

Abb. 6. Saccharosewerte in Abhängigkeit von Korngröße und Erntedatum bei den Sorten „Vorbote“, „Delikatess“ und „Duplex“ in 1150 m Seehöhe im Jahr 1950.

### Zusammenfassung.

Es wurden 4 verschiedene Erbsensorten 3 Jahre hindurch auf Saccharosegehalt und Trockensubstanz untersucht mit dem Ziel, deren Abhängigkeit von Sorte, Korngröße, Saatzeit, Standort und Witterungsverlauf zu ermitteln. Es ergab sich hierbei ein sortencharakteristisches Verhalten hinsichtlich verschiedener dieser Daten sowie eine Reihe praktischer

Schlußfolgerungen für Anbau, Ernte und Züchtung der Erbse.

### Literatur.

1. KOPETZ, L. M.: Gemüsebau und Volksernährung. Schriftenr. f. Heimat u. Volk 1943. H. 82. — 2. ROEMER, TH. u. FUCHS, W. H.: Gemüsezüchtungsforschung. Gartenbauforsch. im Dienste d. Kriegsernährung 1943, H. 1.

(Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Universität Leipzig [Direktor Professor Dr. Dr. O. HEINISCH]).

## Der Gigas-Charakter von Kulturpflanzen und das Verhalten polyploider Wildformen.

(Ein Diskussionsbeitrag.)

Von GERHARD DARMER.

Mit 7 Textabbildungen.

Auf Grund orientierender Untersuchungen über die Zellengröße einer Reihe von Kulturpflanzen sowie der dazugehörigen Wildformen gleicher Valenzstufe kommt SCHWANITZ (1951) zu dem Ergebnis, daß in fast allen Fällen die Kulturpflanzen die größeren, z.T. sehr viel größeren Zellen besitzen. Es wird angenommen und soll durch weitere Untersuchungen geprüft werden, „daß auch die Pflanzen, deren Gigasnatur auf rein genischer Grundlage beruht, die gleichen typischen Veränderungen im morphologischen, physiologischen und entwicklungsphysiologischen Verhalten zeigen wie

die polyploiden Gigaspflanzen“. Die Vergrößerung des Zellvolumens wird als der wichtigste Schritt der Pflanzen auf dem Wege von der Wild- zur Kulturform betrachtet, weil damit eine Erhöhung des Ertrages, der Organgröße und der Qualität verbunden ist.

Mit diesen Untersuchungen wird ein Fragenkomplex angeschnitten, zu dessen Klärung es noch zahlreicher und vielseitiger Untersuchungen an möglichst umfangreichem Material bedarf, ehe man zur Aufstellung von strengen Gesetzmäßigkeiten schreiten kann. Nach SCHWANITZ (a.a.O.) ist dem Schritt von der Wild- zur

Kulturform sowie demjenigen von der diploiden zur polyploiden Pflanze die Veränderung eines einzigen Merkmals, das Ansteigen der Zellengröße, gemeinsam. Als vorläufige Grundlage für die Vermutung, daß die diploiden Kulturformen — falls sie Gigasformen sind — auch die typischen Eigenschaften der polyploiden Gigasformen besitzen müßten, wird die Verringerung der Spaltenzahl, die Herabsetzung der Sexualität und anhand eines Falles die Verlangsamung der Entwicklung angeführt. Ein solches Verhalten würde nach SCHWANITZ auch die Hypothese stützen, „wonach die verschiedenartigsten Veränderungen im biologischen Verhalten polyploider Pflanzen ausschließlich oder doch zum mindesten zu einem sehr großen Teil auf die Vergrößerung des Zellvolumens zurückzuführen sind“.

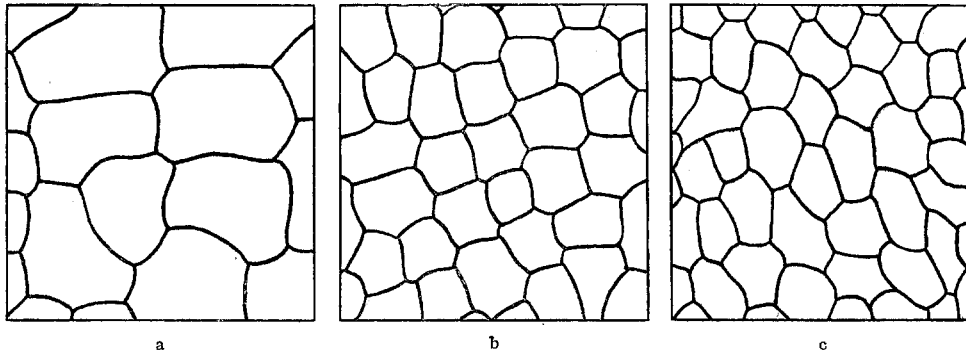


Abb. 1. Epidermiszellen der Blattoberseite von Sanddornblättern. a) Blatt 107 × 15,2 mm, b) Blatt 50,5 × 7,5 mm, c) Blatt 42,5 × 4 mm (280fach).

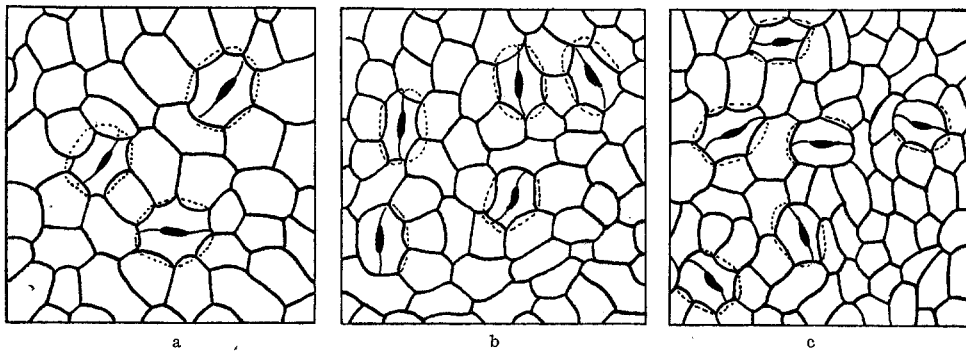


Abb. 2. Epidermiszellen der Blattunterseite von Sanddornblättern. Blattgröße wie bei Abb. 1 (280fach).

Im physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhalten scheinen u. E. zwischen Wild- und Kulturform, soweit es sich um Polyploide handelt, tiefgründige Unterschiede zu bestehen. Während nämlich bei der Herausbildung der Kulturformen das Hauptaugenmerk auf die Vergrößerung der Masse und auf die „Verbesserung“ der Qualität (Nutzpflanzenmerkmale, z. B. Zartheit) gerichtet wird, scheint die Leistungssteigerung bei den natürlichen Polyploiden mehr auf einer Erhöhung der allgemeinen Leistungsfähigkeit in ökologischer Hinsicht zu beruhen. Das wird besonders klar bei einer vergleichenden Betrachtung künstlich hergestellter, also „domestizierter“, und in der freien Natur entstandener Polyploiden. Letztere sind das Ergebnis jener Spannung, die durch die erbmäßig festgelegten Entwicklungsfähigkeiten des Organismus einerseits und die ökologischen Einwirkungen des Lebensraumes im Verlauf langdauernder Zeiträume andererseits gegeben ist.

Durch vergleichende chromosomenstatistische und pflanzengeographische Untersuchungen an einer sehr großen Zahl polyploider Wildformen ist erwiesen, daß

Polyploidie die Pflanzen härter und robuster macht, daß sie eine größere Resistenz aufweisen gegen Dürre, Feuchtigkeit, Kälte, Bodensäure, Kalk- und Salzüberschuß ihrer Standorte (HAGERUP 1932, ROHWEDER 1938, RUDOLF 1943).

Eine günstige Gelegenheit zur Beobachtung dieser Verhältnisse bieten größere Populationen einer Art in Gebieten mit vielseitigen mikroklimatischen Standortbedingungen. Hier bilden sich Variantenreihen mit differierenden ökologischen, morphologischen und anatomischen Merkmalen heraus, deren Auftreten zu den extremen Umweltbedingungen in enger Beziehung steht (DARMER 1947a).

SCHWANITZ (1951) weist auch auf das Vorkommen von Wildrassen mit verschiedener Zellengröße bei

Wildarten von *Lupinus luteus* und *Lupinus angustifolius* hin. Als weiteres Beispiel für das Vorkommen von Wildrassen mit verschiedener Zellengröße innerhalb einer Art seien hier mikroskopische Untersuchungen an den hauptsächlichsten Laubblattgrößen einer Sanddorn-Population auf der Insel Hiddensee (vgl. DARMER 1947b, Tab. 1) ergänzend mitgeteilt.

Neben Blattquerschnitten der größten, mittelgroßen und kleinen Formen wurde die Größe ihrer ober- und unterseitigen Epidermiszellen, die Größe und Zahl der Spaltöffnungen, die Anordnung der Blattnervatur und die Größe der Samen einer vergleichenden

Betrachtung unterzogen. Alle Blattpräparate stammen aus dem Mittelabschnitt der Blattspreite zwischen Blattrand und Hauptnerv; diese Stelle ergibt die gleichmäßigsten Bilder. Am auffälligsten tritt der Anstieg der Zellengröße mit zunehmender Blattgröße an den Epidermiszellen der Blattoberseite hervor (vgl. Abb. 1). Die Blattunterseite ist infolge des dichten Besatzes mit Schildhaaren recht uneben. Trotzdem sind auch hier Unterschiede zu erkennen (vgl. Abb. 2). Der Zunahme der Zellengröße entspricht eine Abnahme der Spaltenzahl. Die Abb. 3 gibt Ausschnitte von Blattquerschnitten wieder. Die Pallisaden lassen das Ansteigen der Zellengröße mit zunehmender Blattgröße besonders augenfällig erkennen und ebenso die Zunahme der Blattdicke. In der Regel sind die Pallisaden in zwei Schichten übereinander angeordnet. In den großen Blättern liegen sie aber häufig in dreifacher Lage übereinander und nehmen dann bis zu 61% des Blattquerschnittes ein, gegenüber 50% bei kleineren Blättern.

Während gleichgerichtete Messungen an den für die Elaeagnaceen typischen Schildhaaren keine sicheren Unterschiede erkennen ließen, weist dagegen die Nerva-

tur der untersuchten Blattgruppen recht erhebliche Divergenzen auf. Das Gefäßnetz vergrößert sich mit zunehmender Blattgröße, die Interkostalräume erweitern sich und die Gefäßdurchmesser werden stärker (Abb.4). Wie die Abb.5 erkennen läßt, haben die Polyploiden größere Samen als die kleinblättrige Rasse.

Um nun die angeführten Varianten richtig bewerten zu können, wurden auch die Chromosomenverhältnisse in den Kreis der Beobachtungen mit einbezogen. Untersuchungen an Wurzelspitzen (Abb.6a, b) erfuhren ihre Ergänzung und Kontrolle an Pollenmutterzellen beider Extremformen (Abb.6c, d). Die kleinblättrigen Rassen sind mit  $2n=12$  diploid (vgl. Abb.6a, c); die großblättrigen Formen enthalten den doppelten

Chromosomensatz  $2n=24$  (vgl. Abb.6b, d), sind also Polyploide. Hier sind die Blätter absolut größer, aber relativ kürzer, dafür breiter und dicker (Abb.7; s. a. DARMER 1947b).

Die genannte Sanddorn-Population bietet also kein einheitliches Artbild, sondern beide Geschlechter zerfallen in Ökotypen, die sich hinsichtlich der Blattgröße und auch der Sproßlänge (vgl. DARMER 1947b) erheblich unterscheiden. Die kleinen Formen überwiegen an den edaphisch günstigen Standorten mit diluvialen Untergrund, während die Gigasrassen bevorzugt das flache, klimatisch und edaphisch extreme Alluvium besiedeln, wo sie mittelbar oder direkt auch unter den Einfluß der Salzwasserwirkung geraten. Trotzdem ist bei diesen Büschen die ganze Wüchsigkeit, vor allem aber die vegetative Ausbreitung und ökologische Anpassungsbreite an allen Standorten eine überlegene. Der vegetativen Kräftigung und gesteigerten Lebenstüchtigkeit steht aber eine schwächere Fertilität gegenüber, die erst mit fortschreitendem Alter der Büsche ausgeglichen wird. Auf die größeren Samen wurde schon hingewiesen; deren größere Startgeschwindigkeit wird zum Teil durch die gestreckte Entwicklung der Jungpflanzen wieder ausgeglichen, trägt aber zur Förderung der Ausbreitung auf neue Standorte bei.

Weitere zahlreiche Beispiele dafür liegen vor, daß in Gegenden mit extremem Klima Polyploide gehäuft auftreten (TISCHLER 1936, 1942). Aus dem Zusammenwirken der idioplasmatischen Bestandteile mit den Außenfaktoren resultiert in den meisten Fällen eine erhebliche, positive Veränderung der ökologischen

Anpassungsfähigkeit und damit auch eine Ausweitung der geographischen Verbreitung. So ist z. B. die diploide *Festuca pratensis* eine Wiesenpflanze, während die hexaploide *Festuca arundinacea* am Meeresstrande zu finden ist. Als diploide Form ist *Galium verum* Wiesenpflanze, als tetraploide behauptet sie sich an trockenen Standorten. *Dianthus superbis* ( $n=15$ ) bevorzugt feuchte Standorte, *Dianthus arenarius*

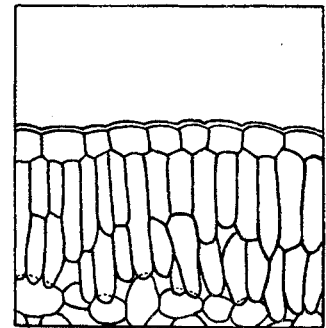
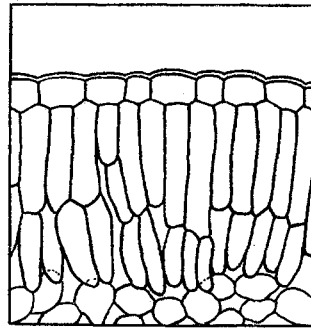
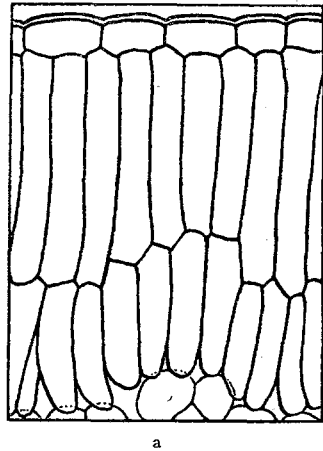


Abb. 3. Ausschnitte aus Blattquerschnitten von Sanddornblättern. Blattgröße wie bei Abb. 1 und 2 (186-fach).

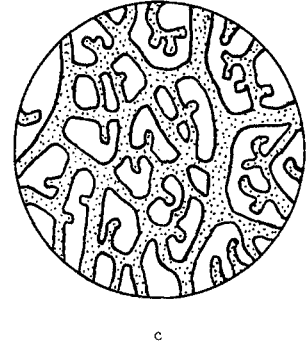
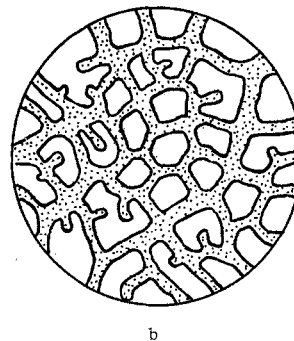
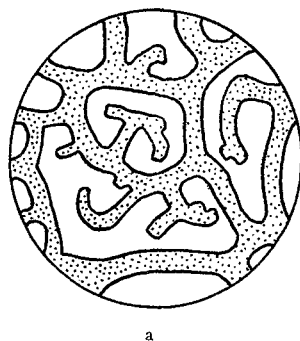


Abb. 4. Blattaderung der verschiedenen Sanddornblätter. a) Blatt 107 x 15,2 mm, b) Blatt 47 x 6 mm, c) Blatt 42 x 6 mm (38-fach).

( $n=30$ ) ist trockenheitsliebend. Diese Beispiele ließen sich beliebig vermehren.

Trotz ihrer anscheinend so überzeugenden Zahl wäre es nun aber verfehlt, natürliche Polyploidie als Universalmittel der Pflanzen zur Erhöhung ihrer Vitalität bei der Eroberung schwieriger Lebensräume anzusehen.

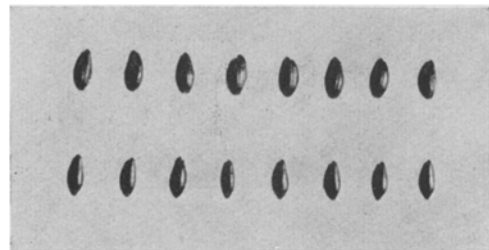


Abb. 5. Sanddornsamen der Gigasrasse (obere Reihe) und einer kleinblättrigen Rasse (untere Reihe). Nat. Größe.

TISCHLER (1935) vertritt die Meinung, daß wir für gewisse Gattungen oder Arten von vornherein eine in dem Gesamtidoplasma gegründete Struktur annehmen müssen, die es ihnen unabhängig von der Zuhilfenahme des Mittels der Polyploidie gestattet, in extremen Klimaten oder an extremen Standorten zu gedeihen. Solche Fälle sind z. B. das Vorkommen diploider *Campanula rotundifolia* im Norden, tetraploider da-

gegen südlicher davon; *Vaccinium uliginosum* ist diploid in den Hochalpen und im hohen Norden, tetraploid dagegen an ökologisch günstigeren Standorten; ähnlich verhält sich *Allium schoenoprasum*, das diploid an alpinen Standorten, tetraploid in tieferen Lagen vorkommt; und *Phleum pratense* tritt diploid an trockenen, hexaploid an nasserem Standorten auf.

sind neben den bisher fast ausschließlich ermittelten zytologischen und ökologisch-pflanzengeographischen Daten jeweils vertiefte ökologische, morphologische und stoffwechselphysiologische Gesamtbetrachtungen typischer Beispiele notwendig.

Aufschlußreichere Ergebnisse liegen über manche Versuchs- und Nutzpflanzenrassen vor. So kommt es bei *Oenothera*, *Datura*, *Allium*, *Narcissus*, *Hyacinthus*, *Fuchsia*, *Dahlia*, *Triticum* u. a. mit steigenden Chromosomenzahlen und Kernvolumina zu Zellen- und Körpvergrößerung.

Auch hier lassen sich aber bisher keine allgemeingültigen Regeln erkennen. Während nämlich die in der Natur gefundenen Polyploiden eine erheblich erhöhte Lebensfähigkeit besitzen, ist bei den im Experiment gewonnenen Polyploiden häufig das Gegenteil

der Fall, sie sind weniger lebensfähig, ihre Entwicklungsgeschwindigkeit ist gesenkt (STRAUB 1941). Infolge der Größenzunahme der Zellen verändern sich die physikalischen Bedingungen des Stoffwechsels, sie verschlechtern sich bei hochvalenten Zellen. Der osmotische Wert solcher Zellen ist geringer, und auf Grund der Stoffwechselschwächen vermindern sich Wachstumsenergie und Entwicklungsgeschwindigkeit. So kann es — obwohl die stoffliche Leistung polyploider Zellen mehr oder minder gesteigert ist — zu einer Verkleinerung der Organe und zum Bilde des Zwergwuchses kommen (WETTSTEIN 1940).

Die bisher vorliegenden, längst nicht ausreichenden experimentellen Grundlagen stimmen durchaus nicht immer überein und sind noch dazu in vielen Fällen durch allzu breit ausgeführte theoretische Erörterungen und Umschreibungen belastet. Die gründliche Untersuchung der physiologischen Leistung Polyploider, nicht zuletzt der natürlichen, gehört noch immer zu den vordringlichsten Aufgaben, und bei Verallgemeinerungen ist Vorsicht am Platze.

Polyploide müssen also nicht immer größer sein als die diploiden Ausgangsformen. Wie schon HERRE (1937) betont, findet die Vorstellung von einer engen Korrelation zwischen Zellengröße und Artbild an Hand der erwähnten Befunde nur eine recht beschränkte Bestätigung. Verschiedene Arten und Rassen reagieren in diesem Falle in spezifischer Weise, sie besitzen hinsichtlich der Zellengröße offenbar eine unterschiedliche Steigerungsfähigkeit, ein unterschiedliches Vermögen zur Herstellung der für den geregelten Ablauf der Stoffwechselvorgänge spezifischen Relation und demzufolge auch eine unterschiedliche Widerstandsfähigkeit gegenüber der Überschreitung der kritischen Zellengröße. WETTSTEIN (1940) nimmt an, daß die Volumenzunahme nach einem „sippenkonstanten Index“ erfolgt, der durch den Genotypus bestimmt wird.

Für die Zellvergrößerung maßgebend sind neben der Chromatinmenge die stoffwechselphysiologischen Wechselbeziehungen zwischen Kern- und Plasmamasse, die ihrerseits wieder von der Umwelt gelenkt

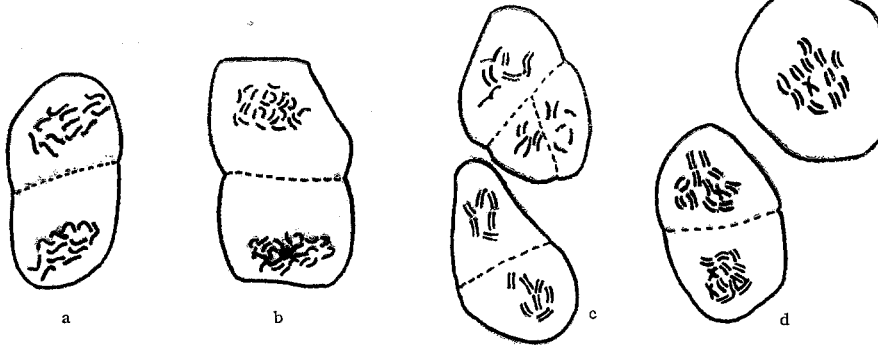


Abb. 6. Chromosomensätze von Sanddornrassen. a) Späte Anaphase aus der Wurzelspitze einer kleinblättrigen Form, c) späte Anaphase aus der Wurzelspitze einer riesenblättrigen Form, b) Metaphasen aus PMZ der kleinblättrigen Form, d) Metaphasen aus PMZ der Gigasform.

Wie fließend auch hier die Grenzen sind, das zeigten folgende, von WETTSTEIN (1940) mitgeteilte Fälle. Die Formen von *Silene inflata* weisen sämtlich gleiche Chromosomenzahlen ( $n=12$ ) auf, sowohl an Hochgebirgsstandorten (*Silene alpina*), als auch am Meeresstrande (*Silene maritima*). Bei *Plantago maritima* haben diploide und tetraploide Formen gemeinsame



Abb. 7. Die Belaubung verschiedener Sanddornrassen. Links Gigasform, rechts kleinblättrige Form. Der Jahreszuwachs der letztgenannten Form beginnt erst in der oberen Hälfte des Zweiges.

Verbreitungsgebiete. Von *Arenaria serpyllifolia* sind fast sämtliche Typen mit  $4n=40$  tetraploid und kommen sowohl im mittel- wie norddeutschen Raum, in den Alpen und in Südtirol vor. In manchen Fällen scheinen also auch Diploide eine höhere Lebensfähigkeit zu besitzen. Um die Ursachen dieses diametralen Verhaltens gründlicher klären zu können,

werden. Und hier liegt u. E. ein Grundunterschied zwischen den von SCHWANITZ (1951) als Gigasformen angesehenen Kulturpflanzen und polyploiden Gigasformen. Die „verzärtelten“ Kulturformen erwarben den Gigaswuchs im Laufe ihrer Entwicklung durch Auslese nach rein menschlichen Gesichtspunkten unter mehr oder weniger optimalen Kulturbedingungen, die ihre allgemeine Lebensfähigkeit einengten.

Demgegenüber führt Polyploidie nicht immer allein zu einer starken quantitativen morphologischen Differenzierung, sondern sie bewirkt auf dem Wege qualitativer, umweltbedingter Stoffwechseländerungen eine Erweiterung der ökologischen Variationsbreite zugunsten der Arterhaltung.

Hatte es zunächst den Anschein, als ob Gigasformen allein durch quantitative Änderungen des Chromosomenbestandes entstehen könnten, so zeigten Befunde von TISCHLER (1919) an *Phragmites*, von HUMPHREY (1937) bei *Lycopersicum esculentum* und von RESENDE (1938) bei *Aloe*, daß auch ohne Änderung der Chromosomenzahl typische Gigasmerkmale auftreten können. Die Chromosomen sind in diesen Fällen größer als bei den normalen Arten. Für die Vergrößerung des Zellvolumens scheinen also Veränderungen der Zahl der Chromosomen nicht unbedingt nötig zu sein.

Diese Befunde erhalten eine Stützung durch neueste Untersuchungen von SCHWANITZ (1951), aus denen hervorgeht, daß an Kulturpflanzen bei gleichbleibendem Chromosomenbestand eintretende qualitative Veränderungen im diploiden Zustand der Zelle zu Volumenänderungen führen können. Wie GEITLER (1940) betont, geht das Zell- und Kernwachstum nicht allein unter Chromosomenvervielfachung, sondern auch unter Wachstum der Chromosomen selbst vor sich.

Die in diesem Falle aus der Vergrößerung des Zellvolumens resultierenden Verschiebungen der Kern-Plasma-Relation dürften auf dem Wege über Stoffwechseländerungen von den Umweltbedingungen zum mindesten in ebensolchem Ausmaß gelenkt werden wie durch die „genischen Grundlagen“, wobei der Zeitfaktor zu berücksichtigen wäre. In diesem Zusammenhang interessiert die Feststellung GEITLERS, daß besonders hohe Polyploidiegrade in Zellen mit gesteigerter trophischer Funktion zu erwarten sind.

Die große Bedeutung des Zeitfaktors als regulatives Element erhellt auch aus dem unterschiedlichen Verhalten „alter“ (natürlicher) und „junger“ (künstlicher) Polyploider, sowie „alter“ und „junger“ Kulturpflanzen.

Eine nicht minder wichtige Rolle spielt die bei der Entstehung von Wild- und Kulturformen jeweils in ganz verschiedener Art und Weise einwirkende natürliche oder von Menschen vorgenommene Selektion. Zur Erreichung einer weiteren Leistungssteigerung auf diesem Gebiete der Pflanzenzüchtung dürfte es u. E. nicht „völlig gleichgültig“ sein, „ob die Steigerung des Zellvolumens durch Gen-, Genom- oder Plasmonmutation hervorgerufen wird“. Wie Untersuchungen von SCHWANITZ (1950) andeuten, lassen genauere Feststellungen der komplizierten Kern-Plasma-Beziehungen und ihrer physikalisch-chemischen Ursachen erst eine Klärung dieser für die Praxis so wichtigen Frage erwarten. Dazu wird es noch ernster experimenteller Arbeit bedürfen, denn „auf keinem Gebiet der Physiologie ist ein so sorgfältiges Arbeiten nötig wie auf dem Gebiet der Vererbungslehre und der Artbildung; denn nirgends läßt sich die Unrichtigkeit einer in die Welt gesetzten Angabe so schwer nachweisen wie hier“ (CORRENS 1903).

#### Literatur.

1. DARMER, G.: Rassenbildung bei *Hippophae rhamnoides* (Sanddorn). Biol. Zbl. 66 (1947). — 2. DARMER, G.: *Hippophae rhamnoides* L. (Sanddorn) als neues Züchtungsobjekt. Züchter 16/18 (1947). — 3. DARMER, G.: Neue Beiträge zur Oekologie von *Hippophae rhamnoides* L. (Sanddorn). Biol. Zbl. 67 (1948). — 4. GEITLER, L.: Die Polyploidie der Dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. dtsh. bot. Ges. 58 (1940). — 5. HAGERUP, O.: Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Oekologie und Phylogenie. Hereditas XVI (1932). — 6. HERRE, W.: Zellengröße und Artbild. Biologie VI (1937). — 7. RESENDE, F.: Gigas-Formen mit geringerer Chromosomenzahl als die Stammarten. Ber. dtsh. bot. Ges. 56 (1938). — 8. ROHWEDER, H.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Anpassung der Angiospermen an die Kalkgebiete Schleswig-Holsteins. BBC 54a (1936). — 9. RUDOLF, W.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution und die Pflanzenzüchtung. Angew. Bot. XXV (1943). — 10. SCHWANITZ, F.: Polyploidie und Phylogenie. Biologie VIII (1939). — 11. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen XII. Der Gigas-Charakter der Kulturpflanzen und seine Bedeutung für die Polyploidiezüchtung. Züchter 21 (1951). — 12. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen VI. Pollengröße und Zellkerngröße bei diploiden und autotetraploiden Pflanzen. Züchter 20 (1950). — 13. STRAUB, J.: Ergebnisse und Probleme der Polyploidieforschung. Forschungsdienst 12 (1941). — 14. TISCHLER, G.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. Bot. Jb. 67 (1935). — 15. TISCHLER, G.: Die Bedeutung der Polyploidie für pflanzengeographische Probleme. Forsch. u. Fortsch. 12 (1936). — 16. TISCHLER, G.: Polyploidie und Artbildung. Naturwiss. 30 (1942). — 17. WETTSTEIN, F. v.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem II. Ber. dtsh. bot. Ges. 58 (1940).