

(Aus dem Wheat Research Institute, Christchurch, Neuseeland.)

Analytische Ertragsstudien an Getreide.

(Sammelreferat.)

Von **O. H. Frankel.**

Die Pflanzenzüchtung hat in den letzten Jahren eine deutliche Tendenz zur Qualitätszüchtung gezeigt, nachdem vorher Ertrag oft zu einseitig bearbeitet worden war. Ertragssteigerung bildet aber nach wie vor ein Problem erster Wichtigkeit, ganz besonders im Getreidebau.

Ertragszüchtung stellt ein hochkompliziertes Problem dar und demgemäß stehen ihr verschiedene Wege offen. Sie kann sich eine erhöhte Anpassungsfähigkeit an lokale Bedingungen von Klima und Boden zum Ziel setzen, oder vermehrte Widerstandsfähigkeit gegen schädliche Einflüsse. Solche „physiologische Charaktere“, wie Winterfestigkeit, Dürre-, Wind-, Krankheitsresistenz, Lagerfestigkeit usw., obwohl in ihren biologischen Grundlagen schwer erfassbar und fast völlig unerforscht, setzen ihrer Bestimmung in der züchterischen Praxis nicht unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Die „morphologischen Charaktere“ sind der biologischen Analyse ebensowenig zugänglich. Aber sogar dem Züchter bietet ihre empirische Erfassung die größten Schwierigkeiten, die dadurch nicht geringer werden, daß er sich ihrer nur zu oft nicht bewußt ist.

Die Bedeutung der morphologischen Charaktere — gemeint sind hier ausschließlich einfache Ertragsmerkmale, wie Korngewicht, Bestockung, nicht etwa anatomische Elemente — für die Ertragszüchtung, insbesondere für die Kombinationszüchtung, steht in umgekehrtem Verhältnis zu unserer Kenntnis ihrer Elemente und Zusammenhänge. Für den Züchter sind es insbesondere die folgenden Maßnahmen, in denen er regelmäßig eine Wertung morphologischer Ertragseigenschaften vornimmt, wobei wir grundsätzlich nur direkte Ertragseigenschaften ins Auge fassen, unter Ausschluß aller „physiologischen“ und „Resistenz“-Charaktere:

1. Die Wahl von Elternformen;
2. Selektion von Einzelpflanzen in spaltenden Familien in F_2 , F_3 usw.;
3. Selektion von (scheinbar) homozygotischen Familien in F_2 , F_4 usw.¹

In der Wahl der Elternformen werden bisher

rein morphologische Charaktere selten berücksichtigt. Und doch ist es vorstellbar, daß diese von großer Bedeutung werden könnten, wenn planmäßige hochwertige Kombination von verschiedenen Ertragskomponenten, wie Bestockung und Einzelkorngewicht usw., angestrebt würde. Bisher fehlt i. a. fast jegliche Kenntnis solcher Eigenschaften.

Die Selektion von Einzelpflanzen und Familien durch Schätzung ist eine unumgängliche Notwendigkeit. Es ist unvorstellbar, Zehntausende oder Hunderttausende von Formen bis zu einer exakten Ertragsprüfung zu führen. Nach Ausschaltung offener Heterozygoten, sowie aller Formen mit unvorteilhaften Eigenschaften aus dem Gebiet der „physiologischen“, Widerstandsfähigkeits- und Qualitätscharaktere, muß eine Bewertung der Ertragsfähigkeit vorgenommen werden. Worauf beruht diese? Ist sie von vornherein überhaupt zulässig — mit Hinblick auf das Bestehen von weitgehenden Fluktuationen? Welche sind die Eigenschaften, auf die wir in unserer Schätzung zurückgreifen? Was ist ihr tatsächlicher Wert? Ließe sich die Bewertung auf eine mehr rationale Basis bringen, unter Benutzung dieser Indices oder vielleicht vorteilhafterer oder zuverlässigerer?

Wir müssen uns dessen bewußt sein, daß die „Ertragscharaktere“ biologisch durchaus keine Einheiten sind, vielmehr in jedem Falle den Ausdruck einer wahrscheinlich größeren Anzahl von Erbeinheiten und ihrer wechselseitigen Beziehungen unter den jeweiligen Bedingungen darstellen. Aber solange über die Eigenschaften selbst, ihre Fluktuationen und Wechselbeziehungen und ihre Beziehungen zum Ertrag, so gut wie nichts bekannt ist, solange wir ferner die grundlegende Frage der Bemusterung nicht geprüft haben, ist eine genetische Erforschung stark behindert.

Eine Analyse der Ertragskomponenten — falls sie sich überhaupt als möglich erweist — würde schließlich die Untersuchung des nächsten und wichtigsten Problems ermöglichen, die Biologie der „Anpassungsfähigkeit“. Lokale Spezialisierung einerseits, Anpassungsfähigkeit an wechselnde Bedingungen andererseits, können weder in ihren Grundlagen untersucht, noch können ihre Auswirkungen der Praxis voll zu-

¹ Wenn die Kreuzungspopulation ohne Selektion mehrere Jahre hindurch vervielfältigt, so gilt dasselbe wie für (2) und (3) von dem Einsetzen der Selektion angefangen.

gänglich werden, bevor die Bausteine des Pflanzenkörpers bekannt sind.

Dies ist in Kürze das Problem (ENGLEDOW and WADHAM [1], ENGLEDOW and RAMIAH [7]), an dem Prof. ENGLEDOW und seine Mitarbeiter am Institut für Pflanzenzüchtung der Universität Cambridge (England) während der letzten zwölf Jahre gearbeitet haben. Nach einer allgemeinen Analyse von Einzelpflanzen und Populationen in reinen Linien wurde das Verhalten der Getreidepflanze im Felde, sowie die Verteilung der Population im Feldbestande, einer analytischen Behandlung unterzogen, mit besonderer Berücksichtigung des Standraumproblems. Eine Reihe von Spezialfragen, wie die Wirkung einer N-Kopfdüngung oder eines Krankheitsbefalles, fanden analoge Behandlung. In diesen Feldbestandsuntersuchungen wurde eine spezielle Methode, die „Census“-Methode, entwickelt. Da keiner der Charaktere an sich eine absolute Bedeutung hat, wurde in der Regel mit Vergleichsformen gearbeitet. Alle Untersuchungen standen unter statistischer Kontrolle.

Der Umstand, daß gewisse Eigenschaften oder Eigenschaftsrelationen charakteristische Sorteneigenschaften bilden und daher als Unterscheidungsmerkmale sowie zur Eliminierung synonymen Formen benutzt werden könnten, fand spezielle Beachtung. Dies ist von Bedeutung mit Hinblick auf die gegenwärtigen Bestrebungen eines gesetzlichen Schutzes für Zuchtformen.

In der folgenden Darstellung ist im wesentlichen eine Beschränkung auf diese Serie von Arbeiten beabsichtigt. Nicht nur, weil sie ein geschlossenes — wenn auch nicht abgeschlossenes — Ganzes darstellen; mehr aus dem Grunde, daß hier ein Versuch gemacht wird, den ganzen Lebenslauf der Pflanze einer Analyse im Hinblick auf das Endresultat — Ertrag — zu unterziehen, und ferner, daß diese Analyse auf die Bedingungen im Feldbestande ausgedehnt wird.

Die hier behandelten Untersuchungen stellen nicht mehr als einen Anfang einer Ertragsanalyse dar. Seit den entmutigenden Ergebnissen der biometrischen und Korrelationsstudien — zumeist rein formalistisch und mit ungenügendem Material geführten Untersuchungen, die weder Verallgemeinerungen zuließen noch das Verständnis erweiterten — hat das morphologisch-physiologische Studium des Pflanzenkörpers dem wachsenden Interesse an den Fortschritten der Genetik weichen müssen. Es will aber erscheinen, daß die genetische For-

schung der letzten Jahre dem praktischen Getreidezüchter nicht allzuviel geholfen hat, obwohl sie zu großen Hoffnungen für die Zukunft berechtigt. Es ist wohl unerlässlich, daß wir erst die Entwicklung, den Bau und die Reaktionsnormen der Organismen besser kennenlernen, die wir so grundlegend zu beeinflussen wünschen.

1. Untersuchungen an Populationen mit konstantem Standraum.

Eine einjährige Untersuchung an 2 Sommergerstensorten behandelt die fundamentalen Probleme von Fluktuation, Bemusterung sowie die Beziehungen von verschiedenen Charakteren zu Kornertrag (ENGLEDOW and WADHAM [1], eine vierjährige Studie widmet sich der vergleichenden Analyse der Entwicklung und des reifen Bestandes von drei Winterweizen (ENGLEDOW and RAMIAH [7]).

Methodik der Bemusterung. Abgesehen von dem Ausschluß aller Randpflanzen sowie derjenigen, die nicht im Besitze beider Reihennachbarn waren, wurde in zahlreichen Bestimmungen eine Beschränkung auf jenen Teil der Population vorgenommen, der, als die Klasse mit der größten Individuenzahl, ein einheitlicheres Bild geben sollte als die ganze Population. So wurden in der erstgenannten Arbeit Individuen bemustert, welche für Keimungstermin, Schossenstermin des Haupt- und ersten und zweiten Nebenhalmes und für Ährenzahl, der Klasse mit der größten Individuenzahl, der „Modal“-Klasse, angehörten. Naturgemäß bedeutet dies große zahlenmäßige Verluste, so daß mit genügend großen Populationen gearbeitet werden muß. Während sich diese weitgehende Anwendung des „Modal“-Prinzipes für Versuche an Einzelpflanzen sowie für physiologische Untersuchungen als vorteilhaft erweisen mag — der Erfolg, eine Reduktion der Fluktuation, wurde deutlich festgestellt —, mag in Ertragsprüfungen eine Vereinfachung, etwa eine Beschränkung der Probenahme auf die Klasse mit der modalen Ährenzahl, sich als nützlich erweisen (ENGLEDOW and WADHAM [1], ENGLEDOW [2]).

Bestimmungen im Wachstumsstadium. Keimung und Pflanzensterblichkeit. Unter normalen Umständen keimen etwa 80—90% der gesäten Samen, bei Handsaat ebenso wie im Felde, von welchen die überwiegende Mehrzahl zur Reife gelangt, d. h. etwa 60—80% der Saat. Die Mehrzahl der Verluste ist auf Keimfehler und Keimungssterblichkeit zurückzuführen,

nicht etwa, wie vielfach angenommen wird, auf individuelle Konkurrenz in zu dichtem Bestand.

Physiologisch schlechtes Saatgut gibt verzögerte Keimung im Laboratorium und verzögerte und reduzierte Keimung im Boden. Keimungsnachzügler sind minderwertig in Bestockung und Ertrag.

Deutliche Sortenunterschiede in Keimung und Pflanzensterblichkeit wurden festgestellt. Solche können Ertragsdifferenzen verursachen (ENGLEDOW and RAMIAH [7]).

Länge der Koleoptile und des *ersten Blattes* erwiesen sich von sortendiagnostischem Wert (ENGLEDOW and WADHAM [1]).

Wurzelgewicht und sein Verhältnis zum Gewicht der übrigen Pflanzenteile war außerordentlich variabel, viel mehr als etwa die Beziehung Korn:Stroh. Der Wurzeltypus indessen, mit dem relativen Vorwiegen von Samen- und Adventivwurzeln, ist von gewissem diagnostischem Wert (ENGLEDOW and WADHAM [1]).

Periodische Bestimmungen von *Blattentwicklung* und *Bestockung* (gemessen an der Anzahl von gebildeten Seitenachsen) zeigten das Bestehen von gewissen festen Entwicklungsstadien. Ein solches z. B. bestand für „3 Blätter am Haupttrieb, kein Nebentrieb“ und ein anderes für „4 Blätter am Haupttrieb, 1 Seitentrieb“. So ergab die Zählung am 21. April ($3\frac{1}{2}$ Wochen nach der Keimung) die folgenden Werte in zwei Kontrollversuchen (1 und 2):

Blattanzahl am Haupttrieb	Anzahl von Seitenachsen	Plumage %		Archer %	
		1	2	1	2
2	0	0,51	0,26	0,45	—
3	0	38,31	29,83	28,21	28,16
3	1	5,66	1,57	6,09	4,79
3	2	—	—	0,23	0,28
4	0	11,06	5,23	4,06	4,22
4	1	31,37	43,18	37,92	40,27
4	2	12,86	19,37	22,80	21,96
4	3	0,26	0,52	0,23	0,28

Infolge der oben erwähnten Vorsichtsmaßregeln in der Bemusterung wiesen die Ergebnisse der Triebzählungen eine bemerkenswerte Einheitlichkeit auf. Für Zählungen von 150 Pflanzen aufwärts war der mittlere Fehler zwischen 2 und 4 % des Mittelwertes (ENGLEDOW and WADHAM [1]).

Wichtige Sortenunterschiede in den frühen Entwicklungsstadien zeigten sich in der Weizenstudie (ENGLEDOW and RAMIAH [7]). Blattentwicklung, gemessen an der Blattanzahl vor Einsetzen der Bestockung, zeigte Unterschiede, die

parallel liefen mit solchen der Keimungs- und Bestockungsgeschwindigkeit. Die Entwicklung der Seitenachsen zeigte Zusammenhänge, die ein Beispiel, die Zählung für 1924—25, erläutern mag.

Datum	Durchschn. Anzahl von Seitenachsen und von Ähren (Ernte)		
	A Squarhead's Master	B Yeoman	C Rivet
22. 1.	0,71	0,78	0,54
29. 1.	1,05	1,06	0,54
4. 2.	1,38	1,68	1,18
11. 2.	2,05	2,12	1,78
18. 2.	2,40	2,59	2,08
25. 2.	2,76	2,99	2,43
4. 3.	3,46	3,70	3,17
11. 3.	4,19	4,43	3,63
22. 4.	6,60	7,09	7,87
Ernte (Ähren) % April- achsen, die Ähren bildeten (Haupt- und Seitenachsen)	2,46	2,62	1,87
	32,4	32,4	21,0

B setzt gewöhnlich zeitlicher ein (hier kaum merklich), im wesentlichen aber haben A und B eine ähnliche Entwicklung bis Mitte Februar. Von da ab bis Mitte März gewinnt B einen deutlichen Vorsprung. Am 11. März ist die Reihenfolge B—A—C, am 22. April hingegen hat C, vorher weitaus die letzte Sorte, die beiden anderen überholt und B hat seinen Vorsprung gegen A vergrößert. Ein Blick auf den Prozentanteil von ährentragenden Achsen zeigt indessen, daß diese spät geformten Achsen steril blieben. Die Reihenfolge im Durchschnitt der Jahre ist A—B—C, im Einvernehmen mit der zeitlichen Reihenfolge im Abklingen der Bestockungstätigkeit. Die Sequenz der Ährenanzahl je Pflanze indessen ist B—A—C, entsprechend dem zeitlichen Einsetzen der Bestockungstätigkeit und dem Verhältnis in den frühen Stadien der Bestockung.

Daraus geht deutlich das Bestehen einer zeitlichen Determination für die Bildung fertiler Achsen hervor. Das Bestehen dieser „kritischen Periode“ wurde in zahlreichen Versuchen festgestellt und soll in Verbindung mit dem Standortproblem Erörterung finden (siehe S. 104).

Blütezeit wurde wiederholt als eine scharf umrissene Sorteneigenschaft festgestellt; ebenso ihre Konstanz im Laufe der Jahre, ihre relative Unabhängigkeit von Saatzeit, Witterung usw. (PERCIVAL: The Wheat Plant, London 1921; ENGLEDOW and RAMIAH [7]).

Die Blütezeiten der Seitenachsen sind mit der Hauptachse deutlich korreliert. Untereinander zeigen erstere feste Abstände entsprechend ihrer Ordnung. (ENGLEDOW and WADHAM [1]). Die

Seitenachsen, obwohl bei Winterweizen 70 oder 80 Tage und mehr, „jünger“ als die Hauptachse, erreichen innerhalb ganz weniger Tage von der letzteren dasselbe Stadium: trotz ihres wesentlich kürzeren „physiologischen Alters“ haben sie zur Blütezeit nahezu aufgeholt. Daß dieses Zusammendrängen von Wachstumsvorgängen einen Einfluß auf die Produktion haben kann, ist klar. (ENGLEDOW and WADHAM [1]; ENGLEDOW and RAMIAH [7]).

Eine wichtige Beziehung wurde beobachtet zwischen den Vorgängen der frühesten Jugendentwicklung und dem Eintritt der Blütezeit. Diejenigen Pflanzen (siehe den vorigen Abschnitt), die am 21. April der Klasse „3 Blätter, kein Seitentrieb“ angehörten, zeigten eine verzögerte Blütezeit im Verhältnis zu der Klasse „4 Blätter, 1 Seitentrieb“. Dies stellt eine Verbindung her zwischen wichtigen morphologisch-physiologischen Charakteren und den Vorgängen in den frühesten Perioden des Pflanzenlebens, welche zeigt, daß sogar relativ kleine Unterschiede in den ersten Stadien von grundlegender Bedeutung sein können (ENGLEDOW and WADHAM [1]).

Eine direkte Beziehung zwischen Blütezeit und Ertrag war im Vergleich mehrerer Formen nicht feststellbar (ENGLEDOW and RAMIAH [7]). Dies gilt natürlich nicht für indirekte Einflüsse, wie tierische Schädlinge, Krankheitsinfektion, Frost, Dürre usw.

Bestimmungen an der reifen Population. *Die Ähre als Ertragseinheit.* Das Durchschnittsgewicht des Einzelkornes hat mehr statistischen als analytischen Wert. Die Korngrößenverteilung an verschiedenen Stellen hingegen ist nicht nur von biologischer, sondern auch von praktischer (relative Einheitlichkeit) und diagnostischer Bedeutung (typische „Ährenmuster“). Das Ergebnis ist, bei einer hohen Variabilität der Einzelkorngewichte in der individuellen Ähre, eine deutliche Einheitlichkeit der Durchschnittswerte für die verschiedenen Kornpositionen, für eine größere Anzahl von Ähren. Eine analoge Anordnung wurde in der Entwicklung der primordialen Ährchen und in der relativen Blütezeit beobachtet, so daß hier Zusammenhänge, eine „Vorbestimmung fluktuierender Charaktere“, deutlich werden. Die zahlreichen individuellen Abweichungen bei Einzelkörnern werden in Beziehung gebracht zu Fluktuationen der jeweiligen äußeren Bedingungen (Wetter) in einer für das betreffende Korn kritischen Periode. Sortenunterschiede

des „Ährenmusters“, d. h. der relativen Korngrößen an verschiedenen Kornpositionen, können in ihrem Ergebnis durch die Größensortierung erfaßt werden — nicht aber in ihren Ursachen.

Die Beziehung zwischen Kornanzahl und Gesamtcorngewicht, mit einer Fluktuation bis zu 50% des Gewichtes der kleinsten Ähre, ist wertlos für Einzelähren. Als Durchschnittswert einer größeren Anzahl indessen gehen die beiden Größen deutlich Hand in Hand. Dies ist um so bedeutungsvoller, als das durchschnittliche Einzelkorngewicht ebenfalls mit den beiden anderen Werten steigt und fällt, so daß alle drei als Funktionen derselben Bedingungen anzusehen sind. Eine Ähre mit 2 n-Körnern wiegt demnach mehr als 2 Ähren mit je n-Körnern.

Grannen- und Spelzengewicht unterliegen beträchtlicher Fluktuation, sowohl absolut als auch in ihrem Verhältnis zum Gewicht des zugehörigen Kornes. Obwohl sich allgemeine Beziehungen feststellen lassen, ein zunehmendes Grannengewicht mit wachsendem Korngewicht, ein höherer Spelzenanteil der kleineren Körner, ist eine Berücksichtigung beider Größen, unerlässlich in Analysen von Einzelpflanzen. Dasselbe gilt für den Wassergehalt: bei geringen Schwankungen zwischen Körnern einer Ähre sind diese beträchtlich zwischen verschiedenen Ähren, so daß eine Bestimmung in Ertragsbestimmungen fast jeden Ausmaßes notwendig erscheint¹.

Es ist demnach nicht zulässig, das Gewicht der gesamten Ähre als einen Ausdruck des Kornertrages zu betrachten, und eine Bestimmung des Wassergehaltes erweist sich als notwendig (ENGLEDOW and WADHAM [1]).

Die Pflanze als Ertragseinheit. Für die Technik der Bemusterung, in der Züchtung ebenso wie in biologischen Versuchen, ist eine Kenntnis des Ausmaßes der Fluktuation von Pflanze zu Pflanze unerlässlich. Die besonderen Umstände der Morphologie der Gramineenpflanze, ihr Aufbau aus einer wachsenden Anzahl von mehr oder minder unabhängigen Achsen, macht ihre Auflösung in diese Elemente, die Feststellung ihrer relativen Ertragswerte, das Ausmaß ihrer Fluktuationen, zu einer Notwendigkeit. Wissen wir doch so gut wie nichts über die physiologischen Beziehungen der Achsen einer Gramineenpflanze. Findet ein Austausch von Nährstoffen statt, werden die Achsen, die keine Ähren pro-

¹ Auf Unterschiede im Wassergehalt in Feldversuchen und ihre Bedeutung haben verschiedene Autoren hingewiesen, u. a. ROEMER: Der Feldversuch.

duzieren, von den anderen ausgenützt oder treten sie mit ihnen in Konkurrenz für Wasser und Nährsalze? Solange eine physiologische Lösung aussteht, ist nur eine Annäherung mit statistischen Methoden möglich, die andererseits die Herbeiführung einer physiologischen Analyse erleichtern mag.

In der Untersuchung an zwei Gerstensorten wurden die folgenden Größen bestimmt (ENGLEDOW and WADHAM [1]): Korngewicht, Strohgewicht, Kornanzahl und durchschnittliches Einzelkorngewicht für jede Achse und je Pflanze. Die größtmöglichen Vorsichtsmaßregeln in der Bemusterung werden ergriffen, um eine Einheitlichkeit, soweit überhaupt erzielbar, zu erreichen. Trotzdem weisen alle Bestimmungen weitgehende Fluktuationen auf, sowohl diejenigen je Pflanze und je Achse, als auch insbesondere die der Beziehungen der Achsen einer Pflanze untereinander. Während für die Durchschnittswerte aller Größen die Reihenfolge (in abnehmender Ordnung) ganz deutlich T_0 (Hauptachse), T_1 (erste Seitenachse), T_2 (zweite Seitenachse) ist, gilt dies nicht so allgemein für Einzelpflanzen, indem Umkehrungen nicht selten sind. Bei Pflanzen mit gleichem Gesamtertrag ist die proportionale Verteilung auf die einzelnen Achsen sehr unregelmäßig. Der Ertrag der Hauptachse kann ferner keineswegs als Index für den Ertrag der Einzelpflanze angesehen werden.

Für die praktische Züchtung kann daraus eine wichtige Folgerung gezogen werden. Trotz der größten Vorsichtsmaßregeln in der Herstellung eines ebenmäßigen Bestandes trat Fluktuation in einem solchen Ausmaße auf, daß jede Ertragsfeststellung an Einzelpflanzen zu einem Ding der Unmöglichkeit wurde; sei es, daß man sich auf den Pflanzenertrag beschränkt, sei es, daß man die relative Ausbildung der Achsen ebenfalls in Betracht zieht. Dabei muß man berücksichtigen, daß bei der angewendeten Methode der Probenahme nur etwa 6% der gesäten Samen bemusterungsfähige Pflanzen lieferten, eine Tatsache, welche die Anwendung dieser Methode — selbst wenn sie erfolgreich wäre — für kleinere Familien unmöglich macht. Und daß die Fluktuationen ohne Anwendung dieser Vorsichtsmaßregeln sehr viel größer sind, wurde ebenfalls erwiesen. Eine Lösung des Problems der statistischen Erfassung von Einzelpflanzen erscheint unmöglich. Eine Erforschung der physiologischen Grundtatsachen ist daher von eminenter praktischer Bedeutung.

Wenn demnach eine Bewertung von Ertrags-

faktoren an Einzelpflanzen infolge der hochgradigen individuellen Variabilität ausgeschlossen erscheint, so ist dies nicht der Fall, wenn Durchschnittswerte von Einzelpflanzen in reinen Linien herangezogen werden. Die notwendigen Pflanzenzahlen zur Erreichung einer gesetzten Genauigkeit des durchschnittlichen Pflanzenertrages waren die folgenden:

Für einen mittleren Fehler von 1% des Mittelwertes waren erforderlich 1540, für einen mittleren Fehler von 5% des Mittelwertes 62.

Wenn nicht die ganze Population, sondern nur die Klasse mit der meist vertretenen Ährenanzahl herangezogen wurde, erniedrigten sich diese Zahlen auf 459 bzw. 18 Pflanzen.

In Populationen von reinen Linien bestanden enge Beziehungen — gemessen durch die Korrelationskoeffizienten — zwischen durchschnittlichem Kornertrag je Pflanze und den folgenden Größen (in der Reihenfolge der abnehmenden Korrelation):

Kornanzahl je Pflanze,
Strohertrag je Pflanze,
Kornanzahl je Ähre,
Einzelkorngewicht,
„Migration coefficient“¹.

Die praktische Bedeutung dieser Beziehungen besteht hauptsächlich in der engen Korrelation zwischen Kornanzahl und Ertrag. Da Einzelkorngewicht einen sehr niedrigen Variationskoeffizienten besitzt, erweist sich Kornanzahl als ein zuverlässiger Index für Ertrag — natürlich unter Berücksichtigung der jeweiligen Korngröße —, welcher, in kleinen Populationen unter Umständen leichter und oft zuverlässiger (Kornverluste!) zu bestimmen sein mag als Ertrag, oder jedenfalls zu dessen Kontrolle benutzt werden kann. Diese Erkenntnis mag den Weg öffnen für weitere Vergleichsmaßstäbe zwischen reinen Linien.

Wöchentliche Untersuchungen von Trockensubstanz, N- und Salzgehalt erwiesen das Bestehen hoher Fluktuationen auch für diese Charaktere. Es war ferner nicht möglich, Beziehungen zwischen den drei Größen untereinander sowie zwischen diesen und Bestockung herzustellen. Trotz großer individueller Variabilität ist eine Tendenz zu zunehmendem N-

¹ Der „Migration coefficient“ ist der folgende, von Dr. E. S. BEAVEN aufgestellte und in der Züchtung einer großen Anzahl von Gerstenzuchstämmen mehrere Jahre hindurch als zuverlässiger Ertragsindex gefundene Ausdruck:

$$\frac{\text{Korngewicht}}{\text{Korn} + \text{Strohgewicht}}.$$

Gehalt in sukzessiven Achsen einer Pflanze festzustellen. Den höchsten Gehalt weisen sterile Achsen auf.

Eine mehrjährige vergleichende Analyse von drei Weizensorten (ENGLEDOW and RAMIAH [7]) zeigte grundsätzliche Unterschiede in deren Ertragselementen auf. Die Daten für 1924–25 sind typisch und mögen zur Erläuterung der Ergebnisse dienen:

	A Squareheads Master	B Yeoman	C Rivet
1. Durchschn. Ertrag (Pflanze)	4,23	3,49	5,01
2. Durchschn. Ertrag (Ähre)	1,72	1,34	2,68
3. 1000 Korngewicht	49,1	40,5	48,8
4. Durchschn. Kornzahl (Pflanze)	86,2	86,3	102,8
5. Durchschn. Kornzahl (Ähre)	35,1	33,2	55,0
6. Durchschn. Ährenzahl (Pflanze)	2,46	2,62	1,87

Pflanzenenertrag (1.) ist aufgelöst in Ährenzahl (6.) und Ährenertrag (2.), der letztere wieder in Kornanzahl (4.) und Korngewicht (3.).

Ährenanzahl läuft parallel mit den Bestockungszahlen für Mitte März („kritische Periode“). Der Einfluß von Ährengröße und ganz besonders von Kornanzahl je Ähre, auf Pflanzenenertrag ist offensichtlich. Aber auch Einzelkorngewicht ist von nicht zu unterschätzender Bedeutung als ein Ertragsfaktor. Dies wird deutlicher, wenn Formen von verschiedenerem Typus verglichen werden. So fand der Verfasser (FRANKEL [8]) in einer analogen Untersuchung an 7 Weizensorten das folgende Verhältnis von Kornertrag, Kornanzahl und Korngewicht:

	Durchschnittl. Kornertrag pro Pflanze	Kornanzahl 1000	Korngewicht
Hunters	2,92	58,25	50,22
Red Fife	2,28	60,86	37,52

Bei gleicher Kornzahl je Pflanze war Hunters, infolge seines größeren Korns im Pflanzenenertrag an zweiter, Red Fife an letzter Stelle.

Für die obigen drei Weizensorten kann zusammenfassend festgestellt werden, daß C seinen bedeutenden Mehrertrag vorwiegend seiner hohen Kornzahl je Ähre verdankt, die alle Nachteile — geringere Keimung, höhere Sterblichkeit, geringe Bestockung vor, hohe Bestockung nach der kritischen Periode — reichlich aufwiegt. Zwischen den beiden vulgare-Weizen ist B im Vorteil in Ährenzahl je Pflanze, A im

Ährenertrag. (beruhend auf höherer Kornzahl und höherem Einzelkorngewicht). Ähnliche charakteristische Sortenunterschiede wurden vom Verfasser in zweijährigen Versuchen an einer größeren Anzahl von Weizenformen unter den weitgehend verschiedenen Bedingungen in Neuseeland gefunden (Frankel [8] und unveröffentlichte Ergebnisse).

Der durchschnittliche Ährenertrag zeigte in sämtlichen englischen Versuchen ein Ansteigen mit wachsender Ährenzahl je Pflanze¹. In ihrem Ausmaß wies diese Zunahme deutliche Sortenunterschiede auf. Die Reihenfolge der Intensität war A—C—B. Die (typischen) Zahlen für 1924–25 erläutern die relativen Ausmaße:

Ährenzahl pro Pflanze	Pflanzenenerträge in den versch. Ährenklassen, mit den Erträgen der Klasse mit 1 Ähre als 100		
	A	B	C
1	100	100	100
2	230	197	206
3	391	316	340
4	544	419	500
5	798	664	649

Dieses Ergebnis fand eine Erklärung durch Untersuchung der Primordialähren im frühen Wachstumszustande. Zu einer Zeit, da A bis zur vierten Seitenachse Primordialähren gebildet hatte, war dies der Fall in 8 oder 9 bei B. Während bei A indessen die Seitenähren nur wenig kleiner waren als die Hauptähre, war bei B die letztere relativ kleiner und die Ähren der Seitenachsen sanken rapid zu den kleinsten Ausmaßen.

2. Untersuchungen an Populationen mit variiertem Standraum.

In jedem Feldbestand besteht eine weitgehende Variation des der Einzelpflanze zugemessenen Standraums (siehe Abschnitt 3). Die Reaktion der Pflanze zu Variationen des Standraums, ihre Anpassungsfähigkeit an Extreme, ist ebenso wichtig vom agronomischen wie vom pflanzenzüchterischen Standpunkt. Ist es doch wohl möglich, daß bedeutende Sortenunter-

¹ In einer Untersuchung an 7 Weizensorten in Neuseeland fand Verf. (FRANKEL 8) dieses Prinzip nicht bestätigt, obwohl mehrere Sorten im Typus den von ENGLEDOW und RAMIAH behandelten verwandt, eine (YEOMAN) beiden Versuchen gemeinsam war. Eine vorläufige Erklärung wurde in den unterschiedlichen Bedingungen während der Reifeperiode gesucht. Da es sich in diesem Falle erst um einjährige Ergebnisse handelt, wären allgemeine Rückschlüsse verfrüht. Immerhin ist es wahrscheinlich, daß die obige Beziehung nicht Allgemeingültigkeit besitzt.

schiede in dieser Hinsicht bestehen. Die Sorte, die unter mittleren Bedingungen des Standraums ihren Platz hat, in lückenhaftem Bestand gut ausfüllt und in dichten Stellen keine Schädigung aufweist, wird einen wichtigen Vorsprung vor anderen Formen besitzen. In der Wahl von Elternformen, aber möglicherweise auch in der Auslese von Neuzüchtungen mag dieses Prüfungsprinzip von einer gewissen analytischen Bedeutung sein.

Eine Standraumsanalyse ist möglich direkt im Feldbestand (siehe Abschnitt 3). Indessen hat der handgesäte Versuch den großen Vorteil der ebenmäßigen Saat, die erst Zuverlässigkeit der Ertragsbestimmungen gewährleistet. Der handgesäte Versuch hat ferner die Tendenz, Unterschiede gleichsam unter dem Vergrößerungsglas vorzuführen. Das Prinzip der Variation wird dadurch verdeutlicht, obwohl das Ausmaß gegenüber den Verhältnissen im Felde übertrieben erscheint.

Eine Anzahl von Untersuchungen an Gerste (ENGLEDOW and WADHAM [1]) und Weizen (ENGLEDOW [2], ENGLEDOW and RAMIAH [7]) deckten die grundsätzlichen Beziehungen zwischen Standraum und Pflanzenentwicklung auf. Die Parzellen umfaßten von zwei bis fünf Standraumsgrade.

Wachstumsentwicklung. Wachstumsintensität, gemessen an der Blattanzahl bzw. Halmhöhe, zeigt deutlich eine zunehmende Tendenz mit wachsender Dichte des Bestandes. Dies ist nach Beobachtungen des Verfassers deutlich sichtbar bis zum Einsetzen des Schossens. Bestockung zeigt für eine längere Zeitspanne keinen Einfluß der Bestandesdichte. Dieser wird erst nach der „kritischen Periode“ (siehe unten) deutlich und äußert sich in einer starken Intensitätszunahme mit wachsendem Standraum. Blütebeginn zeigte nur geringe Variation in mittleren Dichtengraden (ENGLEDOW and RAMIAH [7]), jedoch fand der Verfasser in zweijährigen Versuchen das Schossen des Haupthalms in den Parzellen mit weitestem Standraum um etwa eine Woche verzögert im Vergleich mit dem dichtesten Stand; die mittleren Dichten wiesen Zwischenstufen auf, mit oft kaum merklichen Unterschieden. Reifeeintritt wies in Neuseeland dieselben Unterschiede auf wie Schossensbeginn.

Analyse der Ertragskomponenten am reifen Bestande. Kornertrag und Kornanzahl je Pflanze, Ährenzahl und Ährengröße wachsen mit zunehmendem Standraum. Dies gilt für die Durchschnittswerte der gesamten Population sowie für eine bestimmte Ährenklasse, z. B. die Pflanzen

mit 4 Ähren in allen Standraumspopulationen. Einzelkorngewicht ist scheinbar, wenn überhaupt, am wenigsten beeinflusst.

Der Faktor „Ährenzahl je Pflanze“ weist die stärksten Unterschiede in den verschiedenen Populationen auf. Dies ist wenigstens teilweise auf die regelmäßig auftretende geringere Achsensterblichkeit bei weiterem Standraum zurückzuführen.

Sortenunterschiede in der Reaktion auf Standraumvariationen sind beträchtlich, wenn Formen von verschiedenem Typus verglichen werden (ENGLEDOW [2]). Sorten von ähnlichem Typus, wie etwa verschiedene Squareheadformen, verhalten sich in den Standraumsklassen weitgehend analog. In der Prüfung solcher Formen kann daher der Standraumfaktor scheinbar ausgeschaltet werden (ENGLEDOW and RAMIAH [7]).

Eine wesentliche Erweiterung des Verständnisses für das Verhalten wichtiger Lokalsorten und potentieller Elternformen, lieferten analoge analytische Standraumsuntersuchungen an Weizen in Neuseeland (FRANKEL [8]). Während die mittleren Standraumsklassen die Ergebnisse der Versuche mit konstantem Standraum (siehe Abschnitt 1) wiederholten, zeigten die Extreme der Verteilung deutlich die Überlegenheit einer Sorte, die im mittleren Stand durchaus nicht den ersten Platz einnahm. Diese Überlegenheit beruht auf einer geringeren Schädigung der Ährengröße im dichten und durch eine größere Ährenzahl im lockeren Bestand. Nun ist es gerade diese Sorte, welche als die Standardsorte für Neuseeland angesehen werden kann. Sie bedeckt etwa 75% der Weizenfläche und ist in allen Lagen, mit Ausnahme der fruchtbarsten Bodenklassen, vorwiegend. Die Ergebnisse scheinen den Schluß zu gestatten, daß diese Sorte ihre Verbreitung wenigstens teilweise ihrer weitgehenden Anpassungsfähigkeit an Extreme der Verteilung verdankt (FRANKEL [8]).

Die „kritische Periode“ für Bestockung. Aus den Entwicklungsbeobachtungen an Feldbeständen und handgesäten Versuchen geht das Bestehen einer „kritischen Periode“ für die Bestockungstätigkeit hervor. Diese ist charakterisiert durch zwei Umstände, die niemals mehr als wenige Wochen auseinanderliegen (DOUGHTY and ENGLEDOW [5], DOUGHTY, ENGLEDOW and SANSOM [6], ENGLEDOW and RAMIAH [7]).

1. Nur vor der kritischen Periode gebildete Achsen bringen Ähren hervor, spätere bleiben steril.
2. Bis zur kritischen Periode hat der Standraum keinen Einfluß auf den Bestockungsvorgang.

Die kritische Periode zeigt Schwankungen von Jahr zu Jahr. In England liegt sie für Winterweizen gewöhnlich in der zweiten Märzhälfte, in Neuseeland dementsprechend Mitte September.

Die wichtigste Folgerung aus dem Prinzip der kritischen Periode ist die Tatsache, daß die *durchschnittliche* Ährenzahl je Pflanze, innerhalb der Standraumsgrenzen im Feldbestande, durch andere Faktoren als Standraumsausmaß bestimmt wird (Bodenfruchtbarkeit, Bodentemperatur, Drainage usw.). (Standraumserweiterung indes hat den Erfolg einer relativen Hinausschiebung der kritischen Periode — besonders bei Handsaat.)

Aus der Folgerung, daß andere als Standraumsfaktoren die durchschnittliche Ährenzahl regulieren, lassen sich Möglichkeiten zu deren Beeinflussung ableiten. Der Theorie der kritischen Periode zufolge würden solche nur dann erfolgreich sein, wenn sie vor der kritischen Periode zur Wirkung kommen.

Eine Untersuchung der Wirkung einer N-Kopfdüngung in der Form von Ammoniumsulfat am 28. Februar zeigte keinen Einfluß auf das Eintreten der kritischen Periode, aber auch keine wesentliche Erhöhung der Ährenzahl, damit also einen weiteren Beweispunkt für die Gültigkeit der Annahme einer solchen Periode. Die beträchtliche N-Wirkung erstreckte sich ausschließlich auf eine Erhöhung des Ährengewichtes. Für eine Erhöhung der Ährenanzahl war die Anwendung scheinbar zu spät: sie regte nur eine erhöhte Bestockung im späteren Frühjahr an — der früheste statistisch zuverlässige Unterschied in der Achsenzahl zugunsten der Kopfdüngung trat erst am 18. April in Erscheinung —, die aber, da nach der kritischen Periode einsetzend, unwirksam blieb (DOUGHTY, ENGLENDOW and SANSOM [6]).

Während Punkt 1 der obigen Charakterisierung der kritischen Periode für alle geprüften Sorten gleichzeitig eintrat, zeigte 2 — beginnender Einfluß des Standraums auf die Bestockungstätigkeit — deutliche Sortenunterschiede. Formen mit frühzeitigem Einsetzen der Bestockungstätigkeit und dementsprechend kräftiger Bestockungstätigkeit erreichen früher diesen Zustand als solche mit späterer Entwicklung.

Unveröffentlichte Untersuchungen des Verf. stellen das Bestehen der kritischen Perioden in ihren beiden Elementen auch unter den von den englischen Bedingungen weitgehend verschiedenen von Neuseeland außer Zweifel. Die Zu-

sammenhänge zwischen Entwicklungsrhythmus und Ertragskomponenten scheinen indessen nicht dieselben zu sein.

Bevor weitere Ergebnisse vorliegen, ist der Schluß angezeigt, daß das Bestehen einer kritischen Periode sowie ihre weitgehende physiologische Bedeutung sichergestellt ist; daß der Zeitpunkt des Einsetzens der Bestockungstätigkeit und die Proportion fertiler Achsen Sortencharaktere von spezifischer physiologischer Bedeutung sind; daß es aber fernerer Analyse bedarf, um Verallgemeinerungen hinsichtlich der Beziehungen dieser Entwicklungsfaktoren zu den Ertragskomponenten zu ermöglichen.

3. Untersuchungen an Populationen im Feldbestande.

Handgesäte Versuchspflanzen und Populationen, obwohl unentbehrlich für ein grundlegendes Studium der Ertragsselemente, sind nicht direkt vergleichbar mit Feldbeständen. Diese sind es aber, denen letzten Endes alle Bemühungen gelten, von agronomischer wie von züchterischer Seite. Es ist mithin notwendig, ein Bindeglied herzustellen.

Einer der wichtigsten Unterschiede zwischen handgesäter Versuchspflanze und Feldbestand beruht in der räumlichen Verteilung der Pflanzen. Während erstere durch Gleichmaß des individuellen Standraums charakterisiert ist, erweist eine oberflächliche Betrachtung eines Feldbestandes das Bestehen einer außerordentlichen Variation des Standraumes von Punkt zu Punkt. Wird eine Saatreihe etwa 50 oder 100 m weit verfolgt, so findet man, im Wechsel mit mehr oder minder langen Leerstellen, nahezu jede Zwischenstufe von ganz lockerem bis zu ganz dichtem Stand. Man nimmt im allgemeinen an, daß die übliche lokale Saatmenge genügend Korn zur Verfügung stellt, um Verluste infolge von Rauheiten des Saatbettes, Vogel- oder Insekten Schäden usw. auszugleichen, ohne eine Schädigung durch individuelle Konkurrenz in zu dichtem Stand befürchten zu lassen. Es ist ferner eine verbreitete Annahme, daß innerhalb des Pflanzenstandes regulatorische Prozesse einen weitgehenden Ausgleich herstellen; daß die Pflanze, durch Ausdehnung ihrer individuellen Entwicklung — insbesondere in ihrer Bestockungstätigkeit — lebhaft auf Variationen im Standraum reagiert, so daß wechselnde Dichte — in gewissen Grenzen — durch entsprechende Pflanzenreaktion im Endeffekt, d. h. im Ertrag, ausgeglichen wird.

Es ist offensichtlich, daß eine Kenntnis des tatsächlichen Ausmaßes der Standraumsvariation in Feldbeständen sowie der durch diese bedingten Reaktionsweise der Pflanze, von grundlegender Bedeutung sein muß: als jenes notwendige Bindeglied von Versuchsparzelle und Feldbestand; als ein Mittel zur Feststellung der optimalen Pflanzenverteilung sowie der tatsächlich vorkommenden Abweichungen und der eventuellen Nachteile von lokalem zu dünnem oder zu dichtem Stand; als eine mögliche Handhabe zur Aufdeckung der Ursachen von Ertragsunterschieden und Ertragsausfällen, die auf der Pflanzenverteilung beruhen und ihre Wurzel haben mögen in Bodenart, Bodenvariation, Bearbeitung, Saatmenge, Saatgutqualität, Drillwirkung usw.

In sortenvergleichenden Versuchen ist es wesentlich, die Ergebnisse der handgesäten analytischen Versuche auf ihre Gültigkeit im Feldbestande zu prüfen, ganz besonders die Art der Reaktion auf Standraumsvariation. Ein solcher „analytischer Feldversuch“ unterscheidet sich von dem üblichen Typus der Sortenertragsbestimmung durch den Umstand, daß er die Ursachen der Ertragsunterschiede zu finden versucht, wodurch Verallgemeinerungen eher zulässig werden als bei der üblichen Art der statistischen Ertragsbestimmung.

Die Methodik (ENGLEDOW [3], DOUGHTY and ENGLEDOW [5], DOUGHTY, ENGLEDOW and SANSOM [6]) beruht auf dem „Census“ eines Feldbestandes, d. h. auf der Bemusterung eines Feldabschnittes im Ausmaße von einem Acre¹, durch 100 gleichmäßig verteilte Saatzeilenmuster von 1 Fuß Länge. Die Zahl 100 erwies sich bei statistischer Kontrolle als ausreichend für alle Bestimmungen. An solchen Fußmustern wurden alle Entwicklungsbeobachtungen (Pflanzenanzahl, Verteilung und Bestockung) in verschiedenen Stadien sowie nach der Ernte, Ertragsbestimmungen vorgenommen, analog mit den oben beschriebenen handgesäten Versuchen. Wo eine fortlaufende Beobachtung beabsichtigt war, wurden die Fußmuster im Felde bezeichnet; dies ist natürlich nicht notwendig, wenn es nur auf eine Bemusterung zur Erntezeit ankommt.

Die Verteilung im Feldbestand und ihre Ursachen. Die zahlreichen Censusstudien an Weizen und Gerste (ENGLEDOW [3, 4, 9], DOUGHTY and ENGLEDOW [5], DOUGHTY, ENGLEDOW and SANSOM [6], ENGLEDOW and RAMIAH [7]) haben

¹ 1 Acre • • 0,40 ha, 1 Fuß • • 0,30 m, 1 Inch (Elle) • • 2,54 cm, 1 Bushel (Weizen) • • 28,6 kg.

unzweideutig das Bestehen einer weitgehenden Fluktuation der Dichtenverteilung im Feldbestande erwiesen. Ein Ausmaß der Variation von 0—40 Pflanzen je Fuß ist keine Seltenheit. Diese Tatsache findet eine Illustration in der Quintilverteilung eines typischen Feldbestandes (siehe Tabelle S. 108). Es ist kaum möglich, die Bedeutung und das Ausmaß dieser Fluktuation mehr zu unterstreichen als durch die Feststellung, daß ein Fünftel der bemusterten Fläche in Feld G 1—9,3 Pflanzen je Fuß, ein anderes 18,1—33 enthielt und die übrigen drei Fünftel zwischen diesen Extremen lagen. Mit anderen Worten, die Fläche von einem Acre bestand gleichsam aus einer Parzelle von $\frac{1}{5}$ Acre mit nur 1—9 Pflanzen je Fuß, einer anderen gleich großen Parzelle mit 18—33 Pflanzen je Fuß usw.

Folgende Ursachen für diese hohe Fluktuation kommen in erster Linie in Betracht:

1. Ungleichmäßigkeit im Säen, beruhend auf Unvollkommenheit der Drillmaschine, Unreinheit des Saatgutes, Bodenungleichheiten, Rauheiten des Saatbettes usw.
2. Niedrige Keimfähigkeit, Keimschädigung durch zu tiefe Saat usw.
3. Reduktion des Bestandes durch Schädlinge, Wasser, Frost usw.

Die Punkte 2 und 3, obwohl zweifellos u. U. von beträchtlicher Bedeutung, wurden von dieser Untersuchung ausgeschlossen, da sich erweisen ließ, daß diese jedenfalls nicht als Hauptursachen der Fluktuation in Frage kommen. Das Hauptgewicht wurde auf eine Analyse von Punkt 1 gelegt und zwar auf Ungleichheit der Verteilung, beruhend auf der Drillwirkung einerseits, Bodenvariation andererseits (ENGLEDOW [4]).

Auf vier typischen Weizenfeldern wurden nach der „Census“-Methode Zählungen der von der Drillmaschine dem Boden vermittelten Körner angestellt. Diese ergaben eine hohe Fluktuation der Verteilung. Eine Aufzählung der Samenzahlen in 36 aufeinander folgenden Fußlängen einer Saatzeile mag zur Erläuterung dienen:

14 18 9 2 4 11 10 7 10 14 19 13 10 18 14 7 10
17 24 22 10 14 12 22 15 15 20 15 20 13 10 17 6
18 4 18.

Das Ausmaß der Variation veranschaulichen ferner die der Quintilverteilung auf einem der Felder entsprechenden Saatmengen je Acre:

Q 1	1,42 Bushel je Acre
Q 2	2,00 „ „ „
Q 3	2,33 „ „ „
Q 4	3,11 „ „ „
Q 5	3,70 „ „ „

Die beabsichtigte (und erzielte) Saatmenge war 2,5 Bushel je Acre. Mindestens $\frac{1}{5}$ der Fläche war demnach viel dünner gesät als beabsichtigt und eine gleiche Proportion dichter.

Diese Ergebnisse lassen scheinbar keinen Ausweg offen von der Schlußfolgerung, daß in dem Saatvorgang die Hauptursache für die Standortvariation in typischen Getreidefeldern zu suchen ist.

Es ist indessen klar, daß eine Bemusterung von Fußlängen nur ein unvollkommenes Bild der tatsächlichen Verteilung geben kann. Ein engeres Maß ist erforderlich, um die Variation von Punkt zu Punkt zu erfassen und damit die Möglichkeit zu schaffen, den Ursachen der Fluktuation auf den Grund zu gehen.

Eine graphische Methode wurde benutzt zur Erfassung der Verteilung innerhalb der Fußmuster. Dies ermöglichte eine direkte Veranschaulichung der Verteilung von Punkt zu Punkt und eine Bestimmung der Dispersion auch der kleinsten Ausmaße, bis zu 1 Elle (2,54 cm). Während durch diese Methode die Unregelmäßigkeit der Verteilung gleichsam auf den ersten Blick deutlich wird, zeigt die Dispersion der Verteilung auf einem der Musterfelder die bestehende Fluktuation in arithmetischer Darstellung:

Pflanzenanzahl je Elle	0	1	2	3	4	5	6
% der gesamten (bemusterten) Ellen:	40,5	31,0	17,3	6,9	2,8	1,4	0,1

Die Daten für die Verteilung auf kleinsten benachbarten Strecken ermöglichten ferner eine eingehende statistische Analyse der Frage, ob die Verteilung eine rein zufällsmäßige ist oder ob eine Komponente der Drill- oder Bodenwirkung einen einseitigen Einfluß ausübt. Das Ergebnis zeigte eine fast völlig zufällsmäßige Verteilung.

Nunmehr wurde angestrebt, den für die Fluktuation verantwortlichen Faktor in Bodenungleichheiten oder im Drillmechanismus zu lokalisieren. Falls Bodenvariationen größerer Natur — etwa Streifen von wechselnder Qualität — verantwortlich waren, so müßte die Verteilung, gemessen durch den Variationskoeffizienten, Unterschiede zwischen den verschiedenen Teilen einer bemusterten Fläche aufweisen, besonders in Fällen offenkundiger Bodenunterschiede. Die Variationskoeffizienten weisen indessen eine bemerkenswerte Konstanz auf. Eine fernere Probe stellen Korrelationskoeffizienten für die Verteilung auf eng benachbarten Musterlängen dar. Auf zweien der Felder wurden

an jeder Bemusterungsstelle 2 Muster genommen: Keinerlei Korrelation zwischen diesen wurden gefunden. Waren Bodenungleichheiten für die Verteilung verantwortlich, so würden wenigstens in vielen der 100 Muster gleiche Bedingungen für beide Fußlängen bestehen, da man nicht annehmen kann, daß Bodenvariationen in jedem Falle genau mit der Fußlänge enden würden.

So blieb als letzte Komponente die Drillwirkung übrig, die einer eingehenden experimentellen Analyse unterzogen wurde. Obwohl Umstände wie plötzliche starke Geschwindigkeitsänderungen experimentell schwer zu erfassen sind, wies die Untersuchung klar Unvollkommenheiten im Drillmechanismus — besonders in der Form und Gleichmäßigkeit der Becher — als Ursachen wenigstens eines bedeutenden Anteils der Fluktuation auf.

Analoge Versuche an einer größeren Anzahl von Drillmaschinen verschiedener Systeme bestätigten die zitierten Ergebnisse in jedem Falle, durch die Feststellung hochgradiger Fluktuation der von den verschiedenen Saatleitungen gesäten Mengen und durch die Feststellung, daß die Dispersion der von der Einzelsaatleitung gelieferten Saatmengen genau der Dispersion der Pflanzen im Feldbestande entsprach (RAYNS [10]).

Der Einfluß der Verteilung im Feldbestande auf den Ertrag. Eine Gruppierung der gesamten Population in fünf Klassen (Quintile) der Verteilung veranschaulicht den Einfluß der Dichte auf den Ertrag, sowie die Beziehungen der Ertragskomponenten. Zwei typische Felder sollen als Beispiele herangezogen werden. Das erste (G) wird als mittelmäßig in den meisten Belangen, das zweite (P) als in schlechter Ordnung befindlich beschrieben. Die Durchschnittserträge waren 48,6 und 24,4 Bushel je Acre.

Pflanzendichte ist offensichtlich die wichtigste Komponente für den Ertrag je Flächeneinheit im Feldbestande. Weder Ährenzahl je Pflanze noch Ährengröße zeigen genügende Anpassungsfähigkeit an erweiterten Standort, um Fehlstellen ausgleichen zu können.

Die Ährenzahl je Pflanze ist im Feldbestande meist wesentlich niedriger als man gewöhnlich annimmt, im allgemeinen bewegt sich der Durchschnitt zwischen 1,2 und 1,8 Ähren je Pflanze. Dies beruht auf einer relativ hohen Achsensterblichkeit im Felde (siehe unten). Die Ährengröße zeigt nur eine geringe Beeinflussung durch Standortvariation. Die in den handgesäten Versuchen gefundene zunehmende Ährengröße mit wachsender Ährenzahl je

Feld G.	Q 1	Q 2	Q 3	Q 4	Q 5
Quintilgrenzen (Pfl. je Fuß)	1,0—9,3	9,4—11,9	12,0—14,5	14,6—18,0	18,1—33,0
Durchschnittl. Pflanzenzahl je Fuß .	6,1	11,3	13,9	16,5	22,2
Durchschnittl. Ährenzahl je Pflanze.	1,28	1,18	1,12	1,12	1,03
Durchschnittl. Ertrag je Ähre (g) . .	1,52	1,54	1,45	1,41	1,14
Durchschnittl. Ertrag je Pflanze (g) .	1,95	1,82	1,62	1,57	1,18
Durchschnittl. Ertrag je Fuß (g) . .	11,8	20,5	22,6	25,9	26,1
Entspr. Ertrag je Acre (Bushel) . .	27,0	47,0	52,0	59,0	60,0

Feld P.	Q 1	Q 2	Q 3	Q 4	Q 5
Quintilgrenzen (Pfl. je Fuß)	0,0—4,1	4,2—6,9	7,0—8,8	8,9—11,5	11,6—25,0
Durchschnittl. Pflanzenzahl je Fuß .	2,9	5,9	8,2	10,9	16,0
Durchschnittl. Ährenzahl je Pflanze .	1,47	1,31	1,30	1,20	1,09
Durchschnittl. Ertrag je Ähre (g) . .	1,14	1,13	1,10	0,91	0,95
Durchschnittl. Ertrag je Pflanze (g) .	1,67	1,49	1,42	1,08	1,04
Durchschnittl. Ertrag je Fuß (g) . .	4,8	8,8	11,7	11,8	16,6
Entspr. Ertrag je Acre (Bushel) . .	11,0	20,0	26,5	27,0	38,0

Pflanze gilt offenbar auch im Feldbestande. Indessen ist die Zunahme hier sehr gering. Die Ähre des Haupthalmes nimmt zwar an Größe beträchtlich zu, aber die Seitenhalme produzieren Ähren von in steigender Ordnung der Ähre stark abnehmendem Ertrag, so daß Ähren höherer Ordnung keine wesentliche Bedeutung für den Ertrag besitzen.

Die Beziehung zwischen Dichte und Ertrag wird durch die Korrelationskoeffizienten für diese Größen veranschaulicht. Für vier Felder hatte dieser die folgenden Ausmaße:

0,80 0,58 0,66 0,67

Alle Koeffizienten sind statistisch zuverlässig.

Bestockung, abgesehen von ihrer Bedeutung als Ertragskomponente, hat eine beträchtliche Bedeutung als Indikator der Entwicklungsenergie. Frühzeitiges Einsetzen kann im allgemeinen als Index für kräftige Entwicklung gelten. Es ermöglicht eine reichlichere Bestockung vor Einsetzen der kritischen Periode und verleiht den Ähren tragenden Achsen ein längeres physiologisches Dasein. Dieses Prinzip fand Bestätigung in einem Vergleich derselben Sorte in verschiedenen, und verschiedener Formen in derselben Lage. Frühe Eröffnung der Bestockungstätigkeit wird in Cambridge als Selektionsindex benutzt.

Späte Bestockung andererseits, wie sie so häufig nach einer späten Kopfdüngung zu beobachten ist, und als „Aufholen“ eines schwächeren Bestandes bezeichnet wird, enttäuscht oft im Ertrag: die spät geformten Achsen bilden keine oder minderwertige Ähren.

Schließlich kann festgestellt werden, daß eine Korrelation im Ertrag benachbarter Teilstücke ebensowenig festzustellen war wie eine Korrela-

tion der Verteilung. Die Korrelationskoeffizienten zwischen zwei Serien, a und b, (je 100 Muster) von zwei verschiedenen Feldern, sind: Korrelation zwischen a und b Feld D Feld G
für Ertrag + 0,11 + 0,275
für Verteilung — 0,038 — 0,066

Zusammenfassend kann demnach festgestellt werden, daß „Populationsdichte eine wichtige Begrenzung des Ertrages in typischen Feldbeständen“ darstellt. Daß andererseits erhöhte Regelmäßigkeit der Verteilung den Ertrag zu erhöhen vermag, wurde in einem vierjährigen Versuche an Gerste in schlagender Weise erwiesen (RAYNS [11]). Ein Saatversuch unter Anwendung einer Reihenentfernung von 9 cm im Vergleich mit der üblichen Entfernung von 18 cm, bei gleicher Saatmenge je Flächeninhalt, zeigte einen deutlichen Erfolg der besseren Verteilung (9 cm Reihenentfernung):

Reihenentfernung	Kornertrag (Bushel je Acre)				Mittelwert
	1927	1928	1929	1930	
9 cm	45,4	54,8	39,0	34,0	43,3
18 cm	42,4	51,2	36,8	30,6	40,3
Zunahme (Bushel)	3,0	3,6	2,2	3,4	3,0

Der merkliche konstante Mehrertrag von etwa 7% ist, den analytischen Untersuchungen nach der Censusmethode zufolge, auf eine etwas geringere Pflanzensterblichkeit, aber hauptsächlich auf die Bildung einer größeren Ähre zurückzuführen. Unterschiede in der Bestockung sind geringfügig.

Es ist ferner von Interesse, daß ein deutlicher Zusammenhang zwischen Verteilung und Ertrag auch bei Wurzelfrüchten (Zucker- und Futterrüben) gefunden wurde (HUNTER-SMITH und RHYS-WILLIAMS [12], ENGLEDOE and others [13]). Censusstudien zeigten, daß Ertrag, Zuckergehalt und Rentabilität wesentlich von der

Pflanzenverteilung beeinflusst wurden, indem alle drei Größen mit wachsender Regelmäßigkeit stiegen. Eine Vermehrung der Saatmenge erschien vorteilhaft. Auch bei Wurzelfrüchten konnte vermehrte individuelle Entwicklung in dünnem Bestand nicht die Verluste an Individuenzahl, im Vergleich mit vollem Stand, ausgleichen.

Nachtrag.

Einige seit dem Abschluß dieses Artikels erschienene Arbeiten erfordern Erwähnung.

SATHE und CHANDRA (14) beobachteten eine Weizensorte (Squarehead's Master) in drei verschiedenen Anbauzeiten (November, Januar und März). Die Bestockungsperiode war proportional zur Zeitlichkeit der Saat, sowohl in Länge als auch in der Erreichung des Maximums. Die erste Saat indessen setzte nicht nur am zeitigsten ein, sondern erstreckte die Bestockung sogar über das Ende der letzten Saat hinaus. Die Bestockungsintensität (Gesamtanzahl der Achsen) lief indes nicht parallel: sie war am höchsten in der ersten und am niedrigsten in der zweiten Saat. Das Verhältnis der fertilen Achsen zur Gesamtanzahl war am niedrigsten in der letzten Saat (15 %, gegen 23 % in I und 32 % in II). Der Ertrag sank von der ersten zur letzten Saat: der Unterschied zwischen I und II ist auf geringere Kornanzahl pro Ähre bei gleicher Korngröße und Ährenanzahl, zwischen II und III auf geringere Entwicklung in allen drei Faktoren zurückzuführen.

Censusstudien in verschiedenen Klimabezirken in Australien (FORSTER und VASEY, 15) zeigen ähnliche Variationen der Verteilung bei Drillsaat wie die englischen Ergebnisse, bei wesentlich niedriger Populationsdichte. Infolge des trockenen australischen Klimas reicht der Feuchtigkeitsvorrat nur für ein gewisses Bestandsmaximum. Dies hat ferner zur Folge, daß ein relativ hoher Prozentsatz zwischen Schossen und Ernte zugrunde geht — in England fast null — und daß nicht Bestockungsanzahl und frühes Einsetzen der kritischen Periode, wie in England, sondern im Gegenteil geringe Bestockung, aber hoher Anteil fertiler Achsen als Ertragsindizes erkannt werden. Bei Vergleich verschiedener Sorten wird festgestellt, daß die Züchtung unbewußt von einem den englischen Sorten angehörenden Typ zu einem mit kleiner Ähre, hohem Anteil fertiler Ährchen, und, als wichtigsten Faktor, hohem Anteil fertiler Achsen, hingearbeitet hat.

Daß Bestandsverteilung nicht ein wesentlicher Ertragsfaktor ist, suchen SPRAGUE und FARRIS

(16) in einem Versuch an Gerste zu erweisen. Handgesäte Parzellen mit ungleicher Verteilung werden mit solchen mit gleichmäßiger Verteilung verglichen, bei gleicher absoluter Saatmenge. Aus der Tatsache gleicher Erträge, in beiden Fällen ziehen die Autoren obige Schlußfolgerung, die mit Adaptionen erklärt wird: Hingegen läßt sich einwenden, daß bei Handsaat Vorbereitung, Saat und Pflege zweifellos sorgfältiger war und demgemäß Adaptionen viel wirkungsvoller sein konnten als im Feldbestand, ein Unterschied auf den ENGLEDOW und RAMIAH (7) aufmerksam gemacht haben.

Literatur.

1. ENGLEDOW, F. L., and S. M. WADHAM: Investigations on yield in the cereals. I. J. agricult. Sci. **1923**, 13, **1924**, 14.
2. ENGLEDOW, F. L.: Investigations on yield in the cereals. II. A spacing experiment with wheat. J. agricult. Sci. **1925**, 15.
3. ENGLEDOW, F. L.: A census of an acre of corn. J. agricult. Sci. **1926**, 16.
4. ENGLEDOW, F. L.: Investigations on yield in the cereals. IV. The action of the seed drill. J. agricult. Sci. **1928**, 18.
5. DOUGHTY, L. R., and F. L. ENGLEDOW: Investigations on yield in the cereals. V. A study of four wheat fields: the limiting effect of population density on yield and an analytical comparison of yields. J. agricult. Sci. **1928**, 18.
6. DOUGHTY, L. R., F. L. ENGLEDOW and T. K. SANSOM: Investigations on yield in the cereals. VI. A. A developmental study of the influence of nitrogenous top-dressing on wheat. B. A measurement of the influence of disease („Take-all“) upon the yield of wheat. J. agricult. Sci. **1929**, 19.
7. ENGLEDOW, F. L., and K. RAMIAH: Investigations on yield in the cereals. VII. A study of development and yield of wheat based upon varietal comparison. J. agricult. Sci. **1930**, 20.
8. FRANKEL, O. H.: Analytical yield investigations on New Zealand wheat. I. Annual Report of the Wheat Research Institute for 1930 and ... 43.
9. Norfolk Agricultural Station. A census of an acre of barley. J. roy. agricult. Soc. England **1926**, 87.
10. RAYNS, F.: A note on seed drills. J. roy. agricult. Soc. England **1930**, 91.
11. RAYNS, F.: An experiment in the seeding of barley. J. roy. agricult. Soc. England **1930**, 91.
12. HUNTER-SMITH, J., and H. RHYS-WILLIAMS: A census of an acre of roots. J. Ministry Agricult. London **1927**, 4.
13. ENGLEDOW, F. L., and others: Yield and plant population in sugar beet. J. agricult. Sci. **1928**, 18.
14. SATHE, V. V., and CHANDRA, P. P.: Precision records on wheat at Wye. J. South-Eastern Agr. Coll. Wye, Kent **1931**, No. 28.
15. FORSTER, H. C., and VASEY, A. J.: Investigations on yield in the cereals. Victoria. I. J. Agricult. Sci. **1931**, 21.
16. SPRAGUE, H. B., and FARRIS, N. F.: The effect of uniformity of spacing seed on the development and yield of barley. J. Am. Soc. Agr. **1931**, 23.