

Mehrjährige Untersuchungen über Stoffbildung und Entwicklung des Maises

3. Mitteilung

Die physiologischen Grundlagen der Ertragsbildung und das Modell des Maiswachstums und seine Variabilität

K. BELLMANN¹, G. MEINL¹, A. RAEUBER³, C. PFEFFER¹ und A. WINKEL²

Several Years of Investigations on Dry Matter Production and Development in Maize

III. The physiological basis of yield formation, a growth model and its variability

Summary. 1. An Analysis of harvest samples of different varieties of maize was undertaken at different times in various localities. Another experiment was carried out in order to find the net assimilation rate (NAR) and transpiration of three varieties.

2. Fifty percent of the variation of leaf dry matter was found to be due to variations in the length of time available for the formation of leaves. Early varieties have a leafarea index (LAI) of 3, the middle and comparatively later ones LAI is 4, and late varieties have an index of 5 or more. A significant interaction growth year and location was noticed in the build-up of leaf matter.

3. The NAR ranges from 0.3–0.4 to a final level of 0.03 g/gram of leaves/day.

4. A significant relationship was found between leaf dry matter and ear dry matter. Under unfavorable weather conditions there is a linear increase of ear dry matter with leaf dry matter of up to 40 dt/ha, while under favorable conditions amounts exceeding 26–32 dt/ha of dry leaf matter have a diminishing effect per leaf unit. Self-shading by the greater number of leaves is assumed to be the reason for this finding. The optimal leaf dry matter is 4.2–4.8 LAI.

5. During the growth period transpiration coefficient and NAR ran a similar course.

6. The distribution of assimilates to the different organs differs with variety and environmental conditions even after adjustment of time parameters.

7. By means of allometry it was possible to distinguish six different growth phases: early development (I), sprouting (II), appearance of panicles (III), flowering (IV), ear development (V), and ripening (VI).

8. The ratio of dry matter produced to time required depends upon varieties and environment. During phase I (32% of the entire vegetative period) only 7% of total dry matter was produced, while during II, III and IV (29% of growing time) 46% were added. During phase V (requiring 39% of the vegetative period) the remaining 47% of total dry matter was formed.

9. For each of 34 experiments models of dry matter production were developed. These models indicated that individual organs are highly affected by environmental conditions (% is about 20–40). It is possible to construct an avarage growth model for dry matter production of leaf, stem, panicle, ear, and whole plant. This model represents an estimate of the "true" model. To establish a universally valid model experiments with different varieties raised in widely differing environments are prerequisite.

In der 1. Mitteilung dieser Serie (BELLMANN, RAEUBER, PFEFFER, WINKEL, MEINL 1967) haben wir den Verlauf der Gesamtmassebildung mit der

Regressionsfunktion der 3. Annäherung des Ertragsgesetzes nach BOGUSLAWSKI und SCHNEIDER approximiert und Beziehungen zwischen den Wachstumsparametern M (maximaler Ertrag), t_M (Zeit vom 1. Schnittermin bis zum Erreichen der Maximalmasse) und z (Maß für die Schnelligkeit der Jugendentwicklung) einerseits und einigen meteorologischen Faktoren andererseits nachgewiesen. In der 2. Mitteilung (RAEUBER, BELLMANN, WINKEL, PFEFFER 1967) ist gezeigt worden, welche Möglichkeiten sich zur Vorhersage des Maximalertrages aus den Prognosemitteln „erreichte Trockenmasse bis zu einem bestimmten Zeitpunkt“ und „Temperatur während der Wachstumsperiode“ ergeben. Es soll nun über Zusammenhänge zwischen Blattmasse, Assimilationsleistung und Gesamtrockenmassenproduktion sowie über das Modell des Maiswachstums berichtet werden. Ein besonderes Anliegen ist es, bei der Modellbildung die durch die Umweltbedingungen und durch Sorteneinflüsse bedingte Variabilität der Modellparameter zu zeigen.

Um die sortenbedingte Variation darzulegen, wird in dieser Mitteilung nicht nur über den in der 1. Mitteilung ausführlich beschriebenen Schnittzeitversuch mit den beiden Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' an den Versuchsorten Groß-Lüsewitz, Karow und Bernburg in den Jahren 1959, 1960 und 1961 berichtet, sondern es werden auch die Ergebnisse eines 1963 und 1964 in Groß-Lüsewitz vorgenommenen Schnittzeitversuches mit Sorten unterschiedlichster Reife-gruppen (sehr früh bis sehr spät) mitgeteilt.

Zum besseren Verständnis der Beziehungen zwischen Blattmasse, Assimilationsleistung und der mit dieser Blattmasse erzeugten Trockenmasse des Speicherorgans (Kolben) legen wir auch die Ergebnisse eines Defoliationsversuches bei den Sorten 'Schindelmeiser' (Mutter), 'WIR 25' (Vater) und 'Siloma' (F_1 -Hybride aus beiden Eltern) aus dem Jahre 1964 in Groß-Lüsewitz dar. Da uns im Rahmen des Gesamtproblems auch der Zusammenhang zwischen Assimilation und Transpiration interessierte, haben wir in Groß-Lüsewitz von 1961 bis 1963 einen Gefäß-Schnittzeit-Versuch zur Bestimmung von Assimilation, Transpiration und des Transpirationskoeffizienten mit den gleichen 3 Sorten durchgeführt.

Material und Methode

Über die Methodik des Schnittzeitversuches zur Untersuchung der physiologischen Grundlagen der Stoffproduktion und ihrer Beziehungen zu verschiedenen Umweltbedingungen mit den Sorten 'Schindelmeiser' (*Zea mays* convar. *indurata*, deutsche freiblühende Sorte) und 'WIR 25' (*Zea mays* convar. *indentata*, sowjet. Doppelhybride) in Groß-Lüsewitz,

¹ Institute für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz und

² Bernburg der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin;

³ Agrarmeteorologische Forschungsstation Groß-Lüsewitz des Meteorologischen Dienstes der DDR, Forschungsinstitut für Agrarmeteorologie Halle.

Karow und Bernburg während der Jahre 1959 bis 1961 wurde bereits in der 1. Mitteilung ausführlich berichtet (Versuch I, 18 Elemente).

In gleicher Weise, wie dieser Schnittzeitversuch I an den Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR' durchgeführt wurde, haben wir in den Jahren 1963 und 1964 folgendes größere Sortiment überprüft:

'Caldera 131'	(Hartmais, holländische Doppelhybride)
'Schindelmeiser'	(Hartmais, deutsche freiabblühende Sorte)
'INRA 200'	(Hartmais, französische Doppelhybride)
'Siloma'	(Halbzahnmais, deutsche Sortenhybride)
'WIR 25'	(Zahnmais, sowjetische Doppelhybride)
'Mv 40'	(Zahnmais, ungarische Doppelhybride)
'Mv 5'	(Zahnmais, ungarische Doppelhybride)
'Rumaer'	(Zahnmais, jugoslawische freiabblühende Sorte).

Die unterschiedliche Reifezeit dieser Sorten wird in Tab. 1 deutlich. Es wurde ebenfalls wieder die Standweite $62,5 \times 20$ cm gewählt (83 334 Pfl./ha), jedoch nicht im 4tägigen Abstand, sondern an jedem 7. Tag geschnitten (Versuch II, 16 Elemente).

Tabelle 1. Dauer der vegetativen Phase der 8 Prüfsorten (Versuch II).

Sorten	Tage vom Auflaufen bis 50% Fahnenschieben
Caldera 131	60
Schindelmeiser	63
INRA 200	66
Siloma	70
WIR 25	76
Mv 40	76
Mv 5	83
Rumaer	89

Den Defoliationsversuch haben wir an den Sorten 'Schindelmeiser', 'WIR 25' und 'Siloma' im Jahr 1964 durchgeführt.

Da aus den Untersuchungen von MEINL und BELL-MANN (1965) eine unterschiedliche Assimilationsintensität verschieden inserierter Blätter hervorging, wurde die Defoliation der Maispflanzen unter Berücksichtigung der Lage der Blätter an den Pflanzen vorgenommen (30 Pfl./Variante). Wir haben „obere“, „mittlere“ und „untere“ Blätter unterschieden. Unter dem Begriff „untere Blätter“ verstehen wir alle Blätter, die unterhalb des Hauptkolbens angesetzt sind, unter dem Begriff „mittlere Blätter“ diejenigen, welche oberhalb des Hauptkolbens angesetzt sind, und unter dem Begriff „obere Blätter“ die zuletzt angelegten 2–3 Blätter unterhalb der Rispe. Es wurden die in Tab. 2 angegebenen Varianten geprüft. Um zu vermeiden, daß Unterschiede in der Assimilationsleistung durch stärkere Belichtung der Restblätter stark defolierter Pflanzen gegenüber der nicht entblätterten Kontrolle zustande kommen, wurden in einer rel. großen Parzelle die 30 Versuchspflanzen verstreut ausgewählt. Da sie immer von normal beblätterten Pflanzen umgeben waren, erschien eine annähernd gleiche vertikale Verteilung der Licht-

Tabelle 2. Defoliationsvarianten.

Nr. der Variante	„obere“ Blätter	„mittlere“ Blätter	„untere“ Blätter
1	+	+	+
2	—	+	+
3	—	+	—
4	+	—	+
5	+	—	—
6	—	—	—

+: Blätter noch vorhanden

—: Blätter abgeschnitten

intensität im Bestand gewährleistet. Als Standweite wurden $62,5 \times 31,3$ cm (= 56748 Pfl./ha) und $125 \times 62,5$ cm (= 12801 Pfl./ha) gewählt. Die Defoliation erfolgte nach der Befruchtung. Zu diesem Zeitpunkt und zum ortsüblichen Erntetermin des Silomais Ende September wurde das Kolben-, Blatt- und Stengeltrockengewicht bestimmt und daraus die Assimilationsleistung während der generativen Phase errechnet:

$$AL_{(K)} = \frac{\text{gebildete Kolbentrockenmasse}}{\text{vorhandene Blatttrockenmasse} \cdot \text{Tag}}$$

Der Versuch dauerte für die 3 Sorten 64, 66 bzw. 58 Tage. Die Trockenmasse der vorhandenen Blätter bei den einzelnen Varianten ist aus Abb. 11 zu entnehmen.

Der Gefäßversuch 1961/63 wurde als Schnittzeitversuch (7 Termine, 7tägiger Abstand, 8 Wiederholungen) in Mitscherlich-Doppelgefäßen vorgenommen. Die Gefäße haben wir in Form eines randomisierten Blockexperimentes aufgestellt. Als Versuchsboden diente ein Gemisch von Lüsewitzer Versuchsfeldboden (sandiger Lehm) mit $\frac{1}{3}$ Sand, der mit einer Nährstoffmenge von $1,2 \text{ g P}_2\text{O}_5$ (als Superphosphat) je Gefäß versorgt wurde. Jedes Gefäß erhielt 10 kg dieses Gemisches. N und K₂O (je 1,2 g/Gefäß in Form von KNO₃ und NH₄NO₃) wurden als wässrige Lösung in 3 Gaben verabreicht: 1. Gabe nach Auflauf, 2. Gabe im 3-Blattstadium, 3. Gabe im 5-Blattstadium. In alle Gefäße wurden 6 einheitlich angekeimte Körner gelegt. Zur Unterbindung der Evaporation haben wir die Oberfläche der Gefäße mit einer Grobkiesschicht abgedeckt. Im 3-Blattstadium erfolgte der 1. Probeschnitt (5 Pflanzen je Gefäß). Nach dem 2. Schnitt (5 Pflanzen/Gefäß) wurde der gesamte Versuch auf 2 Pflanzen/Gefäß vereinzelt. Die Gefäße wurden täglich auf Durchlauf gegossen und der Rücklauf gemessen. Zur weiteren Kontrolle des Wasserverbrauches erfolgte eine wöchentliche Wägung der Gefäße. Es wurden folgende Merkmale bestimmt: Blatttrockenmasse, Stengeltrockenmasse, Blattfläche, Wasserabgabe in 7 Tagen. Daraus wurden für jeden der 6 Wochenabschnitte die Assimilationsleistung:

$$AL_{(G)} = \frac{\text{prod. Gesamt-TM}}{\text{dm}^2 \text{ Blatt} \cdot \text{Tag}}$$

die Transpiration:

$$T = \frac{\text{verbrauchte g H}_2\text{O}}{\text{cm}^2 \text{ Blatt} \cdot \text{Tag}}$$

und der Transpirationskoeffizient:

$$TK = \frac{\text{verbrauchte g H}_2\text{O}}{\text{erzeugte Ges.-TM}}$$

errechnet.

Da die 3 geprüften Sorten unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit besitzen, haben wir die ur-

sprünglich für den einheitlichen Zeitparameter bestimmten AL-, T- und TK-Werte auf einen Parameter umgerechnet, der einen Vergleich dieser Werte verschiedener Sorten für gleiche Blattstadien zuläßt.

Ergebnisse

I. Die Produktion der Assimilate

1. Die Blattmasse. Es soll zunächst die Ausbildung der Blattmasse in Abhängigkeit von der Umwelt (Versuch I) und vom Sortencharakter (Versuch II) untersucht werden.

Bei Versuch I mit den beiden Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' konnten keine signifikanten Sortendifferenzen nachgewiesen werden, bei Versuch II mit 8 Sorten unterschiedlicher Reifezeit war dies jedoch möglich (Tab. 4). Die Sorte 'Caldera 131' besitzt gegenüber den meisten Sorten eine signifikant geringe, 'Rumaer' und 'Mv 5' besitzen eine signifikant höhere Blatttrockenmasse. Die Ursache für diese unterschiedlichen Blattmassen ist in der unterschiedlichen Dauer der vegetativen Phase zu suchen. Es bestand bei Versuch II eine signifikante ($\alpha < 0,1\%$) Korrelation von $r = 0,815$ zwischen den erzielten

Tabelle 3. Mittlere Blatttrockenmasse während der reproduktiven Phase in dt/ha bei Versuch I.

	Schindelmeiser				WIR 25				Mittel über die Sorten			
	1959	1960	1961	\bar{x}	1959	1960	1961	\bar{x}	1959	1960	1961	\bar{x}
Groß-Lüsewitz	18,4	10,4	14,0	14,3	17,1	11,4	14,8	14,4	17,8	10,9	14,4	14,4
Karow	12,6	14,8	12,5	13,3	13,8	16,5	20,0	14,1	13,2	15,7	12,3	13,7
Bernburg	11,1	21,2	28,8	20,4	13,5	22,4	29,5	21,5	12,3	21,8	29,2	21,1
\bar{x}	14,0	15,5	28,8	16,0	14,8	16,8	18,8	16,8	14,4	16,1	16,9	16,4

Differenzen zwischen Sorten-, Orts- und Jahresmitteln nicht signifikant.

Grenzdifferenz für Unterschiede zwischen Mitteln über die Sorten: $GD_{(5\%)} = 2,42$; $GD_{(1\%)} = 4,00$; $GD_{(0,1\%)} = 7,48$

In Tabelle 3 sind die in den verschiedenen Versuchsorten und in den verschiedenen Jahren erzielten mittleren Blattmassen aufgeführt. Es bot sich bei diesen Daten eine varianzanalytische Betrachtung an. Danach sind wegen der sehr großen (signifikanten) Wechselwirkung Orte/Jahre die immerhin sehr auffälligen Orts- und Jahreswirkungen nicht signifikant. Besonders bemerkenswert ist die große Blattentwicklung bei beiden Sorten am Versuchsort Bernburg in den Jahren 1960 und 1961. Daß 1959 in Bernburg nicht mehr Blatt gebildet wurde als in den anderen Versuchsorten, ist auf mangelnde Niederschläge während der vegetativen Phase im Trockenjahr 1959 zurückzuführen. — Die jahresbedingten Unterschiede sind nicht annähernd so deutlich wie die ortsspezifischen Wirkungen. — Sortenspezifische Reaktionsweisen an den Orten wurden nicht nachgewiesen (keine signifikanten Wechselwirkungen Sorten/Orte und Sorten/Jahre).

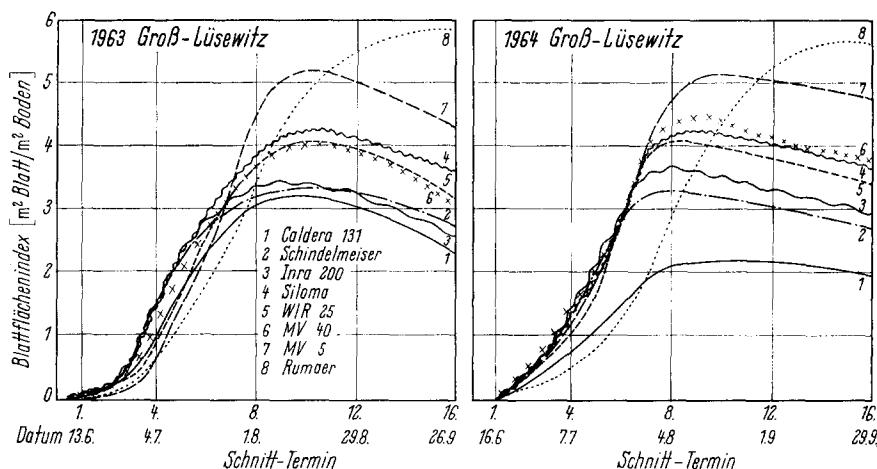


Abb. 1. Blattflächenindices der 8 Prüfsorten im Verlauf der Vegetationsperiode (Versuch II).

Blatttrockenmassen und der Zeit, die zur Bildung dieser Blatttrockenmassen notwendig war. Diese gleiche Korrelation betrug für Versuch I, bei dem die unterschiedlichen Blattmassen im wesentlichen umweltbedingt sind, $r = 0,554$ ($\alpha < 5\%$). Die sortenbedingte Variation der gebildeten Blattmasse (Versuch II) ist also zu etwa 65% und die umweltbedingte Variation (Versuch I) zu etwa 25% eine Funktion der Zeit.

Durch Bestimmung der Blattflächen im Versuch II war es möglich, den Blattflächenindex im Verlauf der Entwicklung zu erfassen (Abb. 1). Auffällig ist, daß der Blattflächenindex bei den ersten 7 Sorten sehr unterschiedlicher Reifezeit übereinstimmend 9 Wochen nach Versuchsbeginn sein Maximum besitzt. Nur die sehr späte Sorte 'Rumaer' erreicht ihren maximalen Index erst am Versuchsende (16 Wochen nach Beginn). Die Höhe der Indices wird durch die Reifezeit der Sorte bestimmt. Die frühen Sorten haben im Mittel der Jahre einen maximalen Index von etwa 3, die mittelfrühen und mittelspäten Sorten von etwa 4, und die späten Sorten einen solchen von 5 und mehr (Tab. 5). Zwischen maximalem Index und vorhandener Blatttrockenmasse besteht eine sehr enge Beziehung (Abb. 2).

Tabelle 4. Mittlere Blatttrockenmasse während der reproduktiven Phase in dt/ha bei Versuch II.

Sorten	1963	1964	Mittel über die Jahre
Caldera 131	20,1	12,3	16,2
Schindelmeiser	20,2	22,2	21,2
INRA 200	18,3	21,6	20,0
Siloma	24,8	26,1	26,0
WIR 25	24,5	22,8	23,7
MV 40	24,5	28,6	26,6
MV 5	33,2	38,8	36,0
Rumaer	29,5	34,6	32,0
\bar{x}	24,4	25,9	25,1

Differenz zwischen den Jahren nicht signifikant.

Grenzdifferenz für Sortenunterschiede im Mittel der Jahre: $GD_{(5\%)} = 7,4$; $GD_{(1\%)} = 10,92$; $GD_{(0,1\%)} = 16,9$

Tabelle 5. Maximale Blattflächenindices der 8 Prüfsorten, Versuch II.

Sorten	1963	1964	Mittel über die Jahre
Caldera 131	3,2	2,2	2,7
Schindelmeiser	3,3	3,3	3,3
INRA 200	3,4	3,7	3,6
Siloma	4,3	4,2	4,3
WIR 25	4,1	4,1	4,1
Mv 40	4,0	4,5	4,3
Mv 5	5,2	5,1	5,2
Rumaer	5,8	5,6	5,7
\bar{x}	4,16	4,09	4,15

Differenz zwischen den Jahren nicht signifikant.
Grenzdifferenz für Sortenunterschiede im Mittel der Jahre:
GD(5 %) = 0,8; GD(1 %) = 1,1; GD(0,1 %) = 1,7

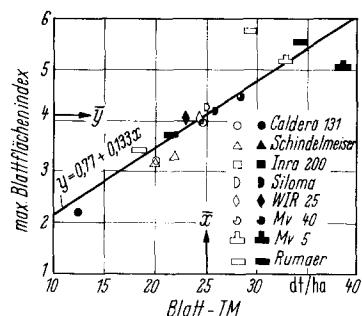


Abb. 2. Zusammenhang zwischen maximalem Blattflächenindex und Blatttrockenmasse im Mittel der generativen Phase.

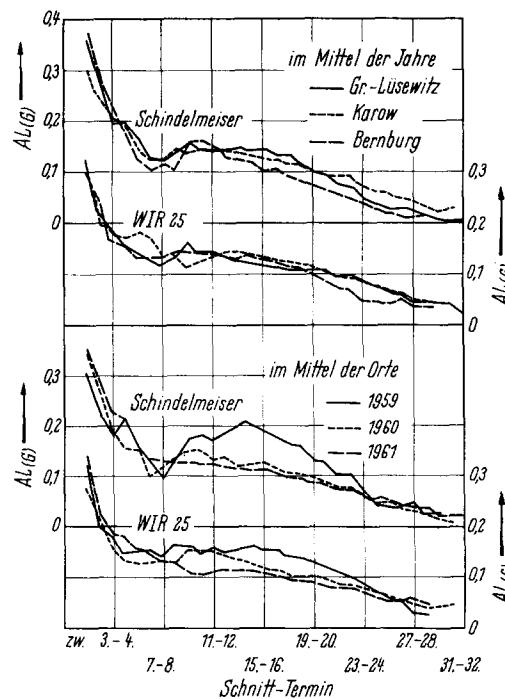


Abb. 3. Assimilationsleistung der Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' im Verlauf der Vegetationsperiode im Durchschnitt der Jahre (a) und im Durchschnitt der Orte (b) bei Versuch I.

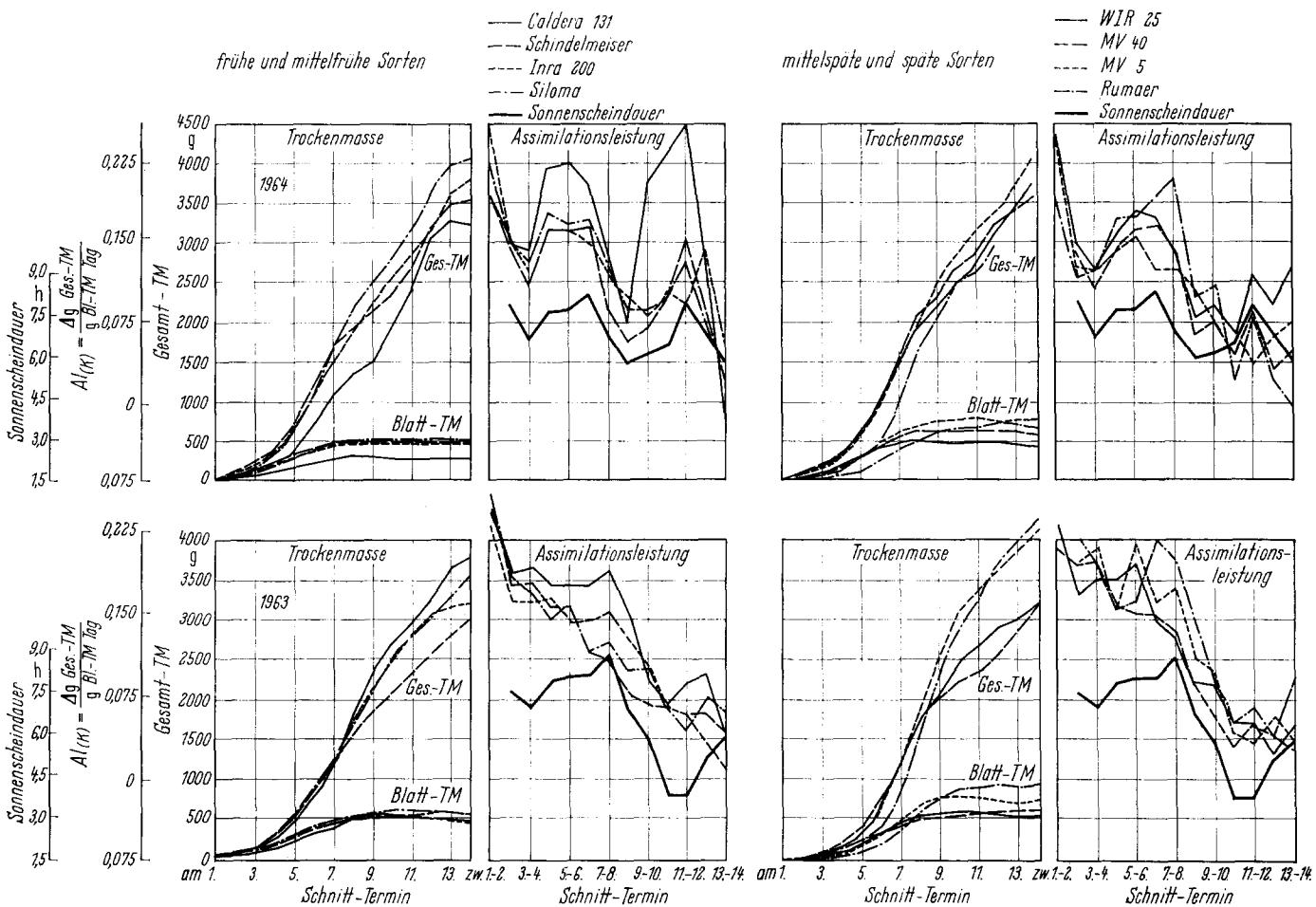


Abb. 4. Verlauf der Gesamt-trockenmassenbildung, der Blatt-trockenmassen und der Assimilationsleistung im Verlauf der Vegetationsperiode der 8 Prüfsorten (Versuch II).

2. Die Assimilationsleistung. In Abbildung 3 wird die Höhe der Assimilationsleistung der beiden Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' im Verlauf der Vegetationsperiode gezeigt. Während es im Mittel

der Jahre zwischen den Orten keine wesentlichen Unterschiede gibt (Abb. 3a), ist der Effekt des für die Assimilation sehr günstigen Jahres 1959 mit langanhaltend trocken-warmer Witterung besonders bei

Tabelle 6. Mittlere Assimilationsleistung während der reproduktiven Phase bei Versuch I

$$(AL_{(K)} = \frac{g \text{ Kolben} - TM}{\text{mittl. } g \text{ Blatt} - TM \cdot \text{Tag}}).$$

	Schindelmeiser				WIR 25				Mittel über die Sorten			
	1959	1960	1961	\bar{x}	1959	1960	1961	\bar{x}	1959	1960	1961	\bar{x}
Groß-Lüsewitz	0,080	0,063	0,059	0,067	0,075	0,052	0,050	0,059	0,078	0,056	0,055	0,063
Karow	0,099	0,094	0,091	0,098	0,087	0,075	0,069	0,077	0,093	0,085	0,080	0,086
Bernburg	0,117	0,074	0,072	0,081	0,115	0,075	0,064	0,079	0,116	0,070	0,056	0,080
\bar{x}	0,099	0,074	0,072	0,081	0,092	0,067	0,055	0,072	0,096	0,071	0,064	0,079

Differenzen zwischen Orts- und Jahresmitteln nicht signifikant.

Grenzdifferenzen für Unterschiede zwischen Mitteln über die Sorten: $GD_{(5\%)} = 0,0062$; $GD_{(1\%)} = 0,0103$; $GD_{(0,1\%)} = 0,0193$

Tabelle 7. Mittlere Assimilationsleistung während der gesamten Vegetationsperiode bei Versuch I

$$(AL_{(G)} = \frac{g \text{ Gesamt} - TM}{\text{mittl. } g \text{ Blatt} - TM \cdot \text{Tag}}).$$

	Schindelmeiser				WIR 25				Mittel über die Sorten			
	1959	1960	1961	\bar{x}	1959	1960	1961	\bar{x}	1959	1960	1961	\bar{x}
Groß-Lüsewitz	0,160	0,117	0,098	0,125	0,137	0,110	0,100	0,116	0,149	0,114	0,099	0,121
Karow	0,131	0,140	0,124	0,132	0,148	0,128	0,118	0,131	0,140	0,124	0,121	0,128
Bernburg	0,153	0,103	0,098	0,118	0,163	0,108	0,098	0,123	0,158	0,106	0,098	0,121

Differenzen zwischen Sorten- und Ortsmitteln nicht signifikant.

Grenzdifferenzen für Unterschiede zwischen Jahren: $GD_{(5\%)} = 0,076$; $GD_{(1\%)} = 0,108$; $GD_{(0,1\%)} = 0,156$

der Sorte 'Schindelmeiser' deutlich sichtbar (Abb. 3b). Im Verlauf der Anfangsentwicklung des Maises ist die Assimilationsleistung am höchsten ($0,3-0,4$ g erzeugte Gesamtrockenmasse je g vorhandene Blattrockenmasse und Tag), fällt dann sehr rasch ab und verbleibt während der Hauptwachstumsperiode etwa bei einer Höhe von 0,15; sie sinkt bis zum Ende der Vegetation bis auf 0,03 ab. Dieser abfallende Verlauf der AL wird auch bei allen anderen Sorten des Versuches II nachweisbar (Abb. 4). Verstärkt wird der Abfall der AL in Jahren mit ungünstigen Witterungsbedingungen. Dies wird aus der Gegenüberstellung der AL-Kurven 1963 und 1964 mit den dazugehörigen Werten der Sonnenscheindauer erkennbar (vgl. Abb. 4).

Betrachtet man nur die Assimilationsleistung während der Zeit der Kolbenproduktion ($AL_{(K)}$), so zeigt sich bei Versuch I (Tab. 6), daß die AL der Sorte 'Schindelmeiser' im Mittel der Orte und Jahre die AL der Sorte 'WIR 25' um 14% signifikant übersteigt. Die Wechselwirkungen Sorten/Orte und Sorten/Jahre waren außerordentlich gering und nicht signifikant, d. h. es gab keine sortenspezifische Umweltabhängigkeit der AL. Der Einfluß des günstigen Jahres 1959 ist wiederum eindeutig erkennbar (signifikante Differenzen zu den anderen Jahren), während der Einfluß des Ortes im Mittel der Jahre und Sorten zu keiner signifikanten Änderung der AL führte. Bei Betrachtung der Einzelwerte (1 Ort, 1 Jahr) zeigt sich, daß in Bernburg 1959 die höchste, in Groß-Lüsewitz 1961 die geringste AL während der Kolbenproduktion erzielt wurde. Diese großen Differenzen (1 : 2,1), die auch innerhalb eines Ortes auftreten können (vgl. z. B. Bernburg), führen zu einer signifikanten Interaktion Orte/Jahre. Auffällig sind die geringen jahresbedingten Differenzen innerhalb des Versuchsortes Karow.

Betrachtet man die Assimilationsleistung im Durchschnitt der gesamten Vegetationsperiode ($AL_{(G)}$; Tab. 7), ergibt sich grundsätzlich das gleiche Bild; lediglich die Signifikanz der Sortendifferenz fehlt.

Tabelle 8. Mittlere Assimilationsleistung während der reproduktiven Phase bei Versuch II

$$(AL_{(K)} = \frac{g \text{ Kolben} - TM}{\text{mittl. } g \text{ Blatt} - TM \cdot \text{Tag}}).$$

Sorten	1963	1964	Mittel über die Jahre
Caldera 131	0,097	0,134	0,166
Schindelmeiser	0,066	0,077	0,072
INRA 200	0,066	0,102	0,084
Siloma	0,065	0,094	0,080
WIR 25	0,057	0,086	0,072
Mv 40	0,064	0,076	0,070
Mv 5	0,063	0,060	0,062
Rumaer	0,041	0,054	0,048
\bar{x}	0,065	0,085	0,075

Jahresdifferenz nicht signifikant.

Grenzdifferenzen für Sortenunterschiede im Mittel der Jahre: $GD_{(5\%)} = 0,024$; $GD_{(1\%)} = 0,035$; $GD_{(0,1\%)} = 0,054$.

Bei Versuch II, der speziell zur Erfassung von Sortendifferenzen mit genetisch sehr unterschiedlichem Material angelegt wurde, zeigt sich eine Abnahme der Assimilationsleistung ($AL_{(K)}$) bei den späten Sorten (Tab. 8). Die AL der extremsten Sorten 'Caldera 131' (sehr früh) und 'Rumaer' (sehr spät) ist während der Kolbenproduktion relativ sehr hoch bzw. relativ niedrig. Auf den Zusammenhang zwischen AL und der Größe der Blattmasse sowie der Jahreszeit, in der die Kolben bei den verschiedenen Sorten gebildet werden, gehen wir im folgenden Abschnitt ein.

Betrachtet man die AL im Durchschnitt der gesamten Vegetationsperiode ($AL_{(G)}$), verschwinden ebenso wie bei Versuch I die signifikanten Sortendifferenzen (Tab. 9). Auch der für die $AL_{(K)}$ gültige hochsignifikante Jahreseffekt ist bei der Betrachtung der $AL_{(G)}$ nicht mehr nachweisbar.

In Abbildung 5 wird eine Übersicht über den Zusammenhang zwischen Dauer der vegetativen und generativen Phasen, der durchschnittlichen Blattrockenmassen, der mittleren Assimilationsleistungen und den erzeugten Gesamtrockenmassen gegeben.

Tabelle 9. Mittlere Assimilationsleistung während der gesamten Vegetationsperiode beim Versuch II
 $(AL_{(G)} = \frac{g \text{ Gesamt} - TM}{\text{mittl. } g \text{ Blatt} - TM \cdot \text{Tag}})$

Sorten	1963	1964	Mittel über die Jahre
Caldera 131	0,120	0,170	0,145
Schindelmeiser	0,104	0,105	0,105
INRA 200	0,102	0,124	0,113
Siloma	0,111	0,116	0,114
WIR 25	0,110	0,121	0,116
Mv 40	0,109	0,102	0,106
Mv 5	0,116	0,102	0,109
Rumaer	0,121	0,103	0,112
\bar{x}	0,112	0,118	0,115

Jahres- und Sortendifferenzen nicht signifikant.

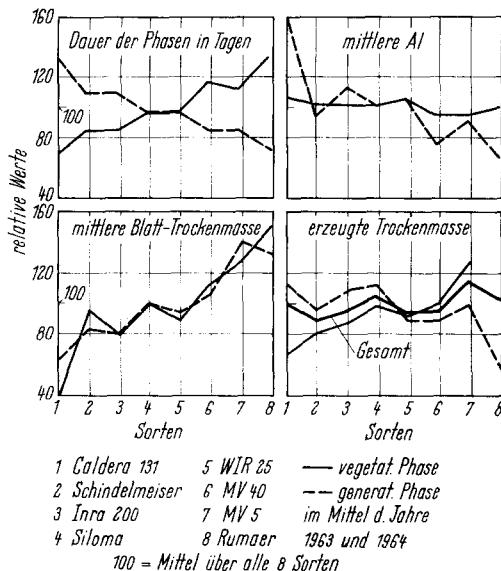


Abb. 5. Dauer der vegetativen bzw. reproductiven Phase, mittlere Assimilationsleistung, Blatttrockenmasse und erzeugte Gesamtmasse der 8 Prüfsorten relativ zum Mittel über alle 8 Sorten im Durchschnitt der Jahre 1963 und 1964 (Versuch II).

Mit später werdender Reifezeit steigen die Blattmassen erheblich, die Assimilationsleistung während der vegetativen Phase bleibt etwa auf gleicher Höhe. Daraus ergibt sich eine größere vegetative Gesamt-trockenmasse der späten Sorten. Während der generativen Phase gelten die gleichen Beziehungen zwischen den Blattmassen, jedoch fällt die mittlere Assimilationsleistung mit zunehmender Reifezeit erheblich ab. Die erzeugte Trockenmasse während der generativen Phase (Kolbentrockenmasse) vermindert sich bei den späten Sorten, da ihre relativ geringe Assimilationsleistung durch ihren relativ großen Blattapparat nicht kompensiert werden kann. Die während der gesamten Vegetationszeit im Mittel der Jahre 1963 und 1964 erzeugte Trockenmasse ist bei allen Sorten etwa gleich groß. Das schließt nicht aus, daß sich im Einzeljahr deutliche Unterschiede in der Gesamt-trockenmasse zeigen können (vgl. Abb. 4).

Es liegt nahe, den Abfall der Assimilationsleistung z. Z. der Kolbenproduktion von der frühen zur späten Reifegruppe mit der abnehmenden Strahlungsdauer vom Hochsommer zum Herbst hin in Zusammenhang zu bringen. Während die frühen Sorten die strahlungsreichen Sommermonate für die Kolbenproduktion nutzen können, fällt die produktive Phase der späten Sorten in eine Zeit mit ungünstigeren Assimi-

lationsbedingungen. Es kommt weiterhin hinzu, daß die Assimilationsleistung im Verlauf der reproduktiven Phase sicherlich endogenen Veränderungen unterworfen ist. Wir haben deshalb die Assimilationsleistung auf die Sonnenscheindauer als Index für die Globalstrahlung bezogen, die im Untersuchungszeitraum beobachtet wurde, und haben weiterhin den Untersuchungszeitraum bei allen Sorten entwicklungsphysiologisch vergleichbar festgelegt. Es war die Zeit, in der die ersten 50% der gesamten erzielten Kolbentrockenmasse gebildet worden sind. Die so von den Witterungsbedingungen weitgehend unabhängige Assimilationsleistung für einen vergleichbaren entwicklungsphysiologischen Abschnitt in der Entwicklung der Maispflanze ist in Abbildung 6 für beide Jahre dargestellt. Der grundsätzliche Trend:

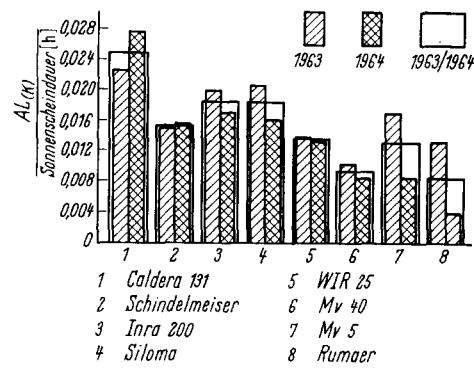


Abb. 6. Mittlere Assimilationsleistung während der reproductiven Phase, bezogen auf die für diese Zeit jeweils gültige Sonnenscheindauer für die 8 Prüfsorten für die Jahre 1963 und 1964 (Versuch II).

„frühe Sorten — hohe $AL_{(K)}$ “, „späte Sorten — geringe $AL_{(K)}$ “ kommt auch hier noch deutlich zum Ausdruck. Die Sorte ‘Caldera 131’ assimiliert z. B. fast dreimal stärker als die Sorte ‘Rumaer’. Damit ist jedoch nicht zwangsläufig verbunden, daß alle frühen Sorten stark assimilieren müssen. Die Sorte ‘Schindelmeiser’ zeigt z. B. eine für ihre Reifegruppe relativ geringe Assimilationsleistung, die Sorte ‘Mv 5’ eine für ihre Reifegruppe relativ hohe.

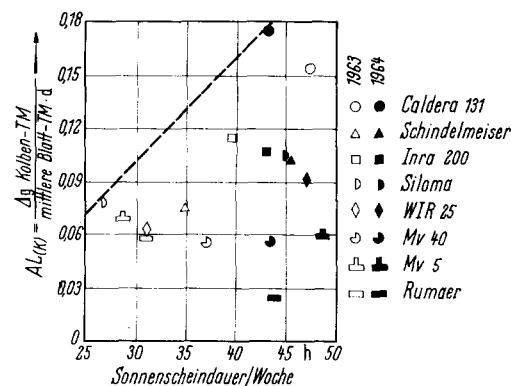


Abb. 7. Abhängigkeit der Assimilationsleistung während der Produktion der ersten 50% der Kolbentrockenmasse von der Sonnenscheindauer (Versuch II).

Besonders in Gebieten mit ungünstigen Bedingungen für das Maiswachstum sind Sorten interessant, die trotz ungünstiger Assimilationsbedingungen viel assimilieren. Leider gab es unter den 8 geprüften Sorten keine, die auch bei geringer Sonnenscheindauer hohe Assimilationsleistungen gebracht hätte (vgl. Abb. 7, links oberes Feld ohne Werte). Unter guten Strahlungsbedingungen können relativ hohe Leis-

stungen erzielt werden ('Caldera 131'), jedoch ist es auch möglich, daß die übrigen Wachstumsbedingungen die auf Grund der Strahlung zu erwartende hohe Assimilationsleistung bei günstigen Strahlungsbedingungen stark reduzieren (z. B. bei 'Mv 40', 'Mv 5', 'Rumaer' 1964).

3. Der Zusammenhang zwischen Blattmasse und Assimilationsleistung. Geht man von der sogenannten „Soghypothese“ aus (vgl. BÖRGER, HUHNKE, KÖHLER, SCHWANITZ und v. SENGBUSCH, 1956; v. SENGBUSCH, 1956; SCHWANITZ, 1960), muß angenommen werden, daß die Stoffeinlagerung in dem Kolben relativ unabhängig von der Größe der assimilierenden Blattmasse erfolgt. Primär wäre die spezifische Wachstumsfähigkeit des Kolbens. Man müßte dann bei Annahme etwa gleicher spezifischer Kolbenwachstumsfähigkeit der 8 Sorten erwarten, daß es einen negativen Zusammenhang zwischen Blattmasse und Assimilationsleistung gibt, da die schwach beblätterten sehr frühen Maisen zur Erzeugung der gleichen Menge an Trockenmasse im Speicherorgan pro Zeit-einheit stärker assimilieren müßten als die stark beblätterten Typen. Die blattarmen Maisen würden also ihren Mangel an assimilierender Blattfläche durch relativ hohe Assimilationsleistungen ausgleichen können. Das gesamte Material von Versuch I und II wurde zur Untersuchung des Zusammenhangs zwischen Assimilationsleistung und vorhandener Blatt-trockenmasse untersucht (Abb. 8).

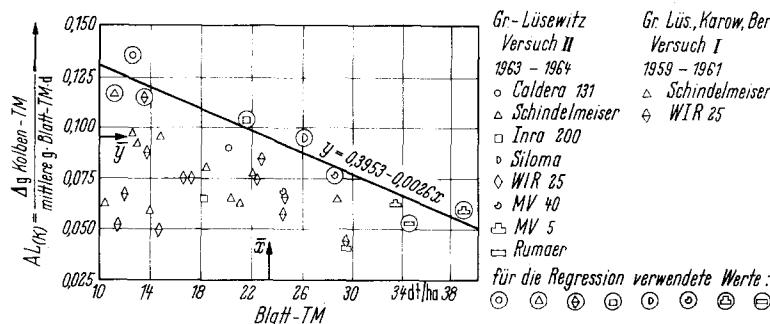


Abb. 8. Abhängigkeit der mittleren Assimilationsleistung während der Kolbenproduktion von der im Durchschnitt der reproduktiven Phase vorhandenen Blatttrockenmasse (Versuche I und II).

Tabelle 10. Beobachtete höchste Assimilationsleistungen während der generativen Phase (y) und die dazugehörigen mittleren Blatttrockenmassen (x) bei Versuch I und II.

Sorten	AL (y)	dt/ha Blatt-TM (x)	Versuch
Caldera 131	0,134	12,3	Gr.-Lü.
Schindelmeiser	0,117	11,1	Be.
INRA 200	0,102	21,6	Gr.-Lü.
Siloma	0,094	16,1	Gr.-Lü.
WIR 25	0,115	13,5	Be.
Mv 40	0,076	28,6	Gr.-Lü.
Mv 5	0,060	38,8	Gr.-Lü.
Rumaer	0,054	34,6	Gr.-Lü.

$$b_{yx} = -0,0026; r = 0,953 \text{ } (\alpha < 1\%)$$

Es zeigte sich eine sehr eigenartige Anordnung der Einzelwerte. Alle 34 Werte sind im linken unteren Bereich des Korrelationsdiagrammes angeordnet; im rechten oberen Bereich befinden sich keine Werte. Wählt man unter den Daten für die geprüften 8 Sorten für jede Sorte den Wert mit der größten Assimulationsleistung und gleichzeitig größten Blattmasse aus (Tab. 10), ist eine hochsignifikante negative Be-

ziehung ($r = -0,953$, $\alpha < 0,1\%$) zwischen Blattmasse und Assimilationsleistung sichtbar. Die Sorten mit den höchsten Blattmassen zeigen die geringste AL und umgekehrt. Die eingezzeichnete (durch den Sortentyp bedingte) Regressionslinie gibt also an, welche größtmögliche Assimilationsleistung bei einer bestimmten Blattmasse in dem untersuchten Sortiment und bei den geprüften Umweltbedingungen erzielt werden konnte. Danach ist während der Kolbenproduktion bei der geringen Blattmasse von 10 bis 12 dt/ha Trockenmasse eine Assimilationsleistung von ca. 0,13 g Kolbentrockenmasse je g vorhandene Blattmasse und je Tag möglich, bei einer Blattmenge von 38–40 dt/ha Trockenmasse dagegen nur eine Assimilationsleistung von 0,05. Hohe Assimilationsleistungen bei gleichzeitig großen Blattmassen wurden niemals beobachtet. Dagegen gibt es jedoch sehr zahlreiche Fälle, bei denen die genetisch mögliche hohe Assimilationsleistung von Sorten mit wenig Blatt (auf Grund ungünstiger Assimilationsbedingungen) nicht erzielt werden konnte. Niemals wurde jedoch, gleich welcher Sortencharakter und gleich welche Umweltbedingungen vorlagen, eine kleinere Assimilationsleistung als etwa 0,04–0,05 erzielt; d.h., daß mit 100 kg Blatttrockenmasse im ungünstigsten Fall der untersuchten Bedingungen stets etwa 4–5 kg Kolbentrockenmasse pro Tag erzeugt werden konnten. Durch Gunst der Umwelt ist es also möglich, eine zusätzliche Assimilationsleistung zu erzielen, die bei den geringsten Blattmassen (Strahlung!) am höch-

sten ist und mit zunehmender Gesamt-Blatttrockenmasse abnimmt (Tab. 11).

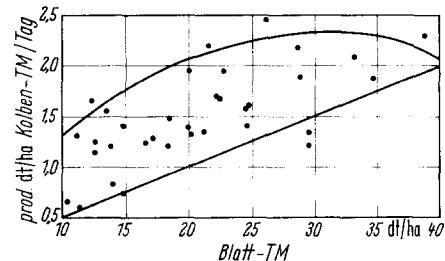


Abb. 9. Abhängigkeit der erzeugten Kolbentrockenmasse von der vorhandenen Blatttrockenmasse (Versuch I und II).

Tabelle 11. *Maximale und minimale Assimilationsleistung während der reproduktiven Phase bei verschiedenen Blatttrockenmassen.*

Blatt-TM	minimale AL(K)	maximale AL(K)	Differenz (Zusatz AL)
10	0,050	0,130	0,080
20	0,050	0,104	0,054
30	0,050	0,078	0,028
40	0,050	0,052	0,002

Errechnet man unter Zugrundelegen einer Minimalassimilationsleistung von 0,05 die möglichen absoluten Koltentrockenmassen, die mit verschiedenen Blattmassen mindestens erzielt werden können, erhält man die in Abbildung 9 eingezeichnete untere Grenze der möglichen Kolbenbildung bei ungünstigsten Bedingungen. Unter Zugrundelegen der unter unseren Strahlungsbedingungen maximal möglichen Assimilationsleistung lassen sich die maximal erzielbaren absoluten Koltentrockenmassen errechnen. Es ergibt sich eine gekrümmte Regressionslinie (vgl. Abb. 9, obere Grenze des Punktebereiches) mit einem Gipfelbereich zwischen 26–32 dt/ha Blatttrocken-

masse. Mais mit mehr und weniger als 26–32 dt/ha Blatttrockenmassen erzielen unter günstigsten Assimilationsbedingungen geringere Kolbenmassen. Als Ursache hierfür sehen wir die rel. große Selbstbeschattung sehr blattreicher Formen an. Hierauf wird bei der Besprechung des Defoliationsversuches einzugehen sein. Zwischen oberer und unterer Grenze sind alle möglichen Kolbenmassen zu finden. Nahezu alle gefundenen Werte liegen innerhalb der vorgegebenen Grenzen.

Unter günstigsten Assimilationsbedingungen können also maximale Kolbenmengen nur dann erzielt werden, wenn die vorhandene Blattmasse 30–32 dt/ha nicht übersteigt. Die optimale Blatttrockenmasse entspricht nach Abbildung 2 einem Blattflächenindex von etwa 4,2–4,8, den die Sorten 'Caldera 131' (2,7), 'Schindelmeiser' (3,1) und 'Inra 200' (3,6) noch nicht erreichten (vgl. Tab. 5) und den die Sorten 'Mv 5' und 'Rumaer' bereits überschritten haben (5,2 bzw. 5,7). Die Sorten 'Siloma' und 'Mv 40' (4,3 bzw. 4,4) sind neben 'WIR 25' (4,1) aus der mittelfröhnen bis mittelpäten Reifegruppe am besten zu bewerten.

Hoyt und Bradfield (1962) haben ebenfalls Beziehungen zwischen Blattflächenindex und Assimilationsleistung bei Mais ermittelt und gefunden, daß bei Beständen verschiedener Dichte die erzeugte Blatttrockenmasse bis zu einem Index von 2,7 mit Zunahme der Blattfläche linear zunahm, dann aber merklich vermindert wurde. Ein Index um 4 war optimal. Da sich schon bei Vorauswertungen des Materials von Versuch I und II der negative Zusammenhang zwischen Assimilationsleistung und vorhandener Blatttrockenmasse andeutete, haben wir den vorn beschriebenen Defoliationsversuch vorgenommen, mit dessen Hilfe größere Unterschiede in der Beblattung experimentell herbeigeführt wurden. Die Ergebnisse decken sich grundsätzlich mit denen der Versuche I und II (vgl. Abb. 10). Mit abnehmender Blatttrockenmasse nimmt zwar auch die Kolbentrockenmasse ab, die Reduktion ist jedoch nicht linear.

Bis zu einer Verminderung der Blattmasse um etwa 30% nimmt die mit den Restblättern erzeugte Kolbentrockenmasse zunächst nicht ab; erst bei einer weiteren Verminderung der Blattmasse erfolgt eine deutliche Reduktion in der Kolbentrockenmassenproduktion. Der nichtlineare Regressionstrend deutet darauf hin, daß auch hier eine negative Beziehung zwischen Assimilationsleistung und Blattmasse besteht (Abb. 11). Sowohl bei geringer als auch bei großer Standweite nimmt mit abnehmender Blattmasse die Assimilationsleistung zu.

Bei der großen Standweite wurden deutlich größere Assimilationsleistungen beobachtet. Die Erhöhung erfolgte jedoch nicht äquivalent des Standraumzuwachses. Während sich der Standraum von 0,20 auf 0,78 m² je Pflanze vergrößerte (1 : 3,9), erhöhte

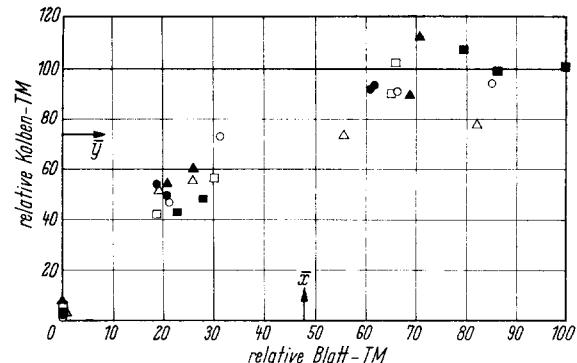


Abb. 10. Abhängigkeit der erzeugten Kolbentrockenmasse (Spindel und Korn, ohne Lieschen) von der vorhandenen Blattmasse bei den Sorten 'Schindelmeiser', 'Siloma' und 'WIR 25' des Defoliationsversuches 1964 (100 = nicht defolierte Kontrolle).

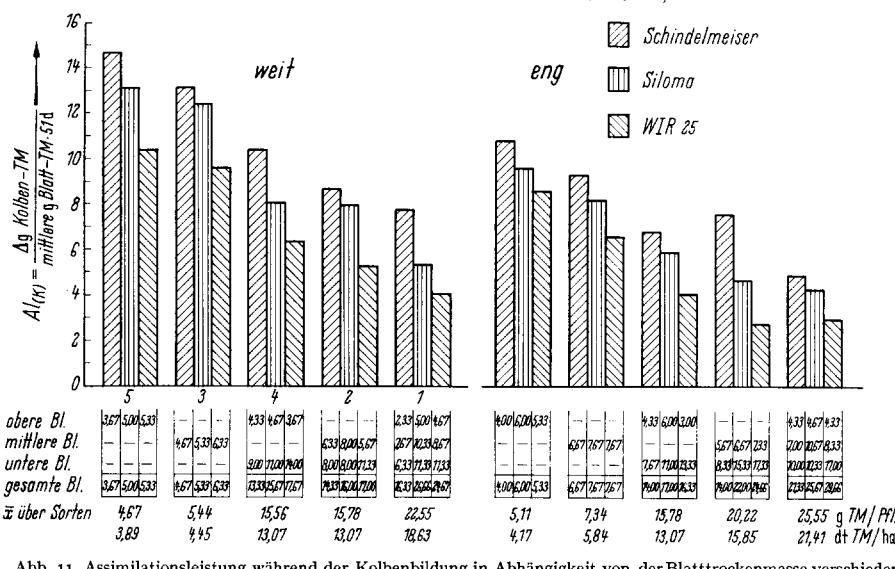


Abb. 11. Assimilationsleistung während der Kolbenbildung in Abhängigkeit von der Blatttrockenmasse verschiedenartig defoliierter Maispflanzen der Sorten 'Schindelmeiser', 'Siloma' und 'WIR 25' bei engem (62,5 cm × 31,3 cm) und weitem Standraum (125,0 cm × 62,5 cm).

sich die durchschnittliche Assimilationsleistung nur von 6,52 auf 9,17 (1 : 1,4). Durch Vergrößerung des Standraumes um das etwa 4fache wurde also nur eine Erhöhung der Assimilationsleistung um die knappe Hälfte erzielt. Die Sortenrelationen sind in diesem Versuch stets eindeutig: 'WIR 25' zeigt eine um fast 30% geringere Assimilationsleistung als die Sorte 'Schindelmeiser'; die Hybride 'Siloma' nimmt bei allen Varianten eine Mittelstellung in der Assimilationsleistung zwischen ihren beiden Eltern ein.

Leider ließen sich keine allgemeingültigen Beziehungen zwischen Insertionshöhe der Blätter und Assimilationsleistung nachweisen. Wir möchten einen Fall herausgreifen, der darauf hindeutet, daß es solche Unterschiede gibt (vgl. die Varianten 2 und 4 bei der großen Standweite in Tabelle 12). Die Gesamtblattmenge ist bei beiden Varianten etwa gleich. Bei Variante 2 sind die oberen Blätter entfernt worden und die mittleren Blätter machen 44,5 bzw. 34,0% der Gesamtblattmasse aus. Bei Variante 4 sind dagegen die mittleren Blätter entfernt worden und die oberen Blätter entsprechen 32,3 bzw. 21,0% der Gesamtblatttrockenmasse. Die unteren Blätter sind bei beiden Varianten vorhanden. Die Assimilationsleistung beträgt bei Variante 2: 9,2, 8,0 bzw. 5,4, bei der Variante 4 dagegen: 10,4, 8,1 bzw. 6,4. Obgleich bei Variante 4 der Anteil der wenig belichteten unteren Blätter an der Gesamtblattmasse höher als bei Variante 2 ist und deshalb zu erwarten wäre, daß die

Tabelle 12. Gegenüberstellung von Assimilationsleistung und Blatttrockenmasse bei verschiedenartig defolierten Pflanzen.

Blatttrockenmasse je Pflanze	Schindelmeiser				Siloma				WIR 25			
	Variante				Variante				Variante			
	2		4		2		4		2		4	
	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.
von oberen Blättern	—	—	4,3	32	—	—	4,7	30	—	—	3,7	21
von mittleren Blättern	6,3	44	—	—	8,0	50	—	—	5,7	34	—	—
von unteren Blättern	8,0	56	9,0	68	8,0	50	11,0	70	11,3	66	14,0	79
von gesamten Blättern	14,3	100	13,3	100	16,0	100	15,7	100	17,0	100	17,7	100
Assimilationsleistung während der Kolbenbildung von gesamten Blättern	9,2	100	10,4	112	8,0	100	8,1	101	5,4	100	6,4	119

durchschnittliche Assimilationsleistung der verbliebenen Restblätter bei dieser Variante geringer als bei Variante 2 ist, wird das Gegenteil beobachtet. Die rel. erhöhte Assimilationsleistung der Variante 4 kann man demnach darauf zurückführen, daß die oben inserierten Blätter (3 Blätter unterhalb der Rispe = „obere Blätter“) assimulatorisch „wertvoller“ sind als die 2–3 darauffolgenden Blätter = „mittlere Blätter“). Bei Gasaustauschmessungen verschieden inserierter Maisblätter fanden wir (MEINL und BELLMANN, 1965) bei gleichen Lichtbedingungen (Kuvette) für alle Blätter die größte Assimilationsleistung bei denjenigen, die dem Kolben am nächsten lagen. Das ist kein Widerspruch zu den hier vorliegenden

Untersuchungsergebnissen, da die Gasaustauschmessungen unter einheitlichen Lichtbedingungen für alle Blätter vorgenommen worden sind, die hier vorliegenden Untersuchungen jedoch für natürliche Bestände gelten. Die höhere potentielle Assimilationsleistung der kolbennahen Blätter wird durch den mangelnden Lichteinfall so stark vermindert, daß ihr assimulatorischer Vorteil verlorengeht.

Auch andere Autoren fanden bei ihren Untersuchungen über die Stoffproduktion beim Mais, daß die oberen, den guten Lichtbedingungen ausgesetzten Blätter wesentlich stärker assimilieren als die mittleren und unteren Blätter. Obgleich der Anteil dieser oberen Blätter nur 26% der Gesamtblattmasse ausmachte, wurden doch mit diesen Blättern etwa 40% der insgesamt nach der Blüte erzeugten Trockenmasse produziert. Die mittleren Blätter (42% der Gesamtblatttrockenmasse) produzierten 35–50% der

Gesamtmasse, die unteren Blätter (32% der Gesamtblatttrockenmasse) produzierten 5–25% der Gesamtmasse. Es wurden damit die Ergebnisse von HOYT und BRADFIELD (1962) bestätigt, die ebenfalls Defoliationstests beim Mais durchgeführt haben und ein Verhältnis der Assimilationsleistung von oberen, mittleren und unteren Blättern (Definition ähnlich wie bei uns) von 4 : 2,2 : 1 fanden. Parallel dazu verhielt sich die Lichtintensität in Höhe dieser drei Blattgruppen im Bestand etwa wie 3 : 1,3 : 1. Daraus wird wiederum deutlich, daß die Leistung der mittleren (d. h. kolbennächsten) Blätter trotz der relativ geringen Belichtung recht hoch liegt.

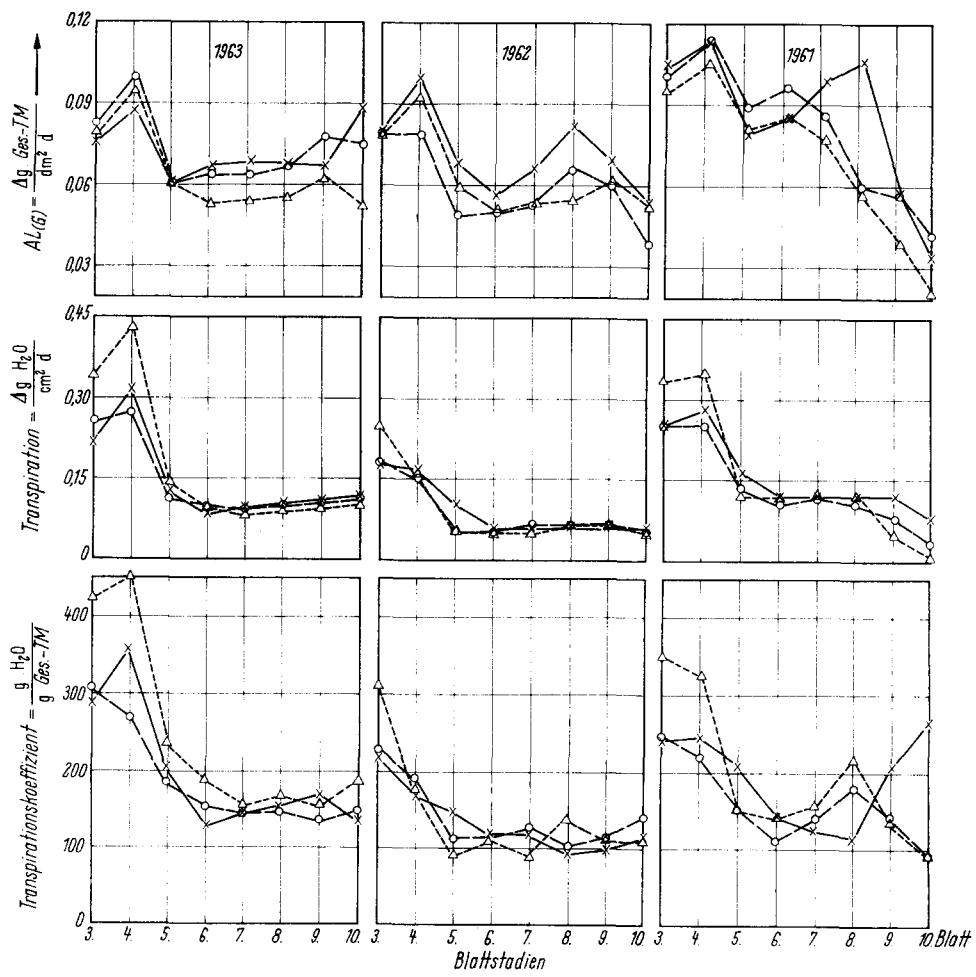


Abb. 12. Assimilation, Transpiration und Transpirationskoeffizient vom 3.- bis 10-Blattstadium der Sorten 'Schindelmeiser', 'Siloma' und 'WIR 25' in den Jahren 1961–1963 (Gefäßversuch mit maximaler Wasserversorgung).

Für eine Sonderstellung der oben inserierten Blätter des Maises sprechen auch die Ergebnisse der Untersuchungen von DUDKO (1960), wonach die Transpiration der oberen Blätter wesentlich höher als die der unteren Blätter war. Auch ihre Saugkraft zeigte höhere Werte. Überdies bestand ein sehr enger Zusammenhang zwischen dem Öffnungsgrad der Stomata und der Assimilation.

Bei der Diskussion über die Rolle der verschiedenen Blätter des Maises für die Trockenmassenbildung des Kolbens müssen schließlich auch die Ergebnisse von Versuchen über die Wirkung versehentlicher Blattentfernung beim Entfarnen des Maises herangezogen werden. Eine Zusammenstellung dieser Ergebnisse gibt AIRY (1955), aus denen hervorgeht, daß das Entfernen der obersten 2–4 Blätter zu Depressionen der Kolbenproduktion von 10–20% führen kann. Auch dies spricht für die besondere Rolle dieser dem Licht besonders ausgesetzten Maisblätter.

4. Der Zusammenhang zwischen Assimilation und Transpiration. Ein Vergleich von Assimilation und Transpiration von Sorten unterschiedlicher Entwicklungsgeschwindigkeiten sollte nur für gleiche Entwicklungsstadien vorgenommen werden. Wir haben deshalb die Abhängigkeit der 3 untersuchten Merkmale Assimilationsleistung, Transpiration und Transpirationskoeffizient aus den Jahren 1961, 1962 und 1963 an den Sorten 'Schindelmeiser', 'Siloma' und 'WIR 25' in Abhängigkeit von den Blattstadien dargestellt (Abb. 12).

Zwischen den 3 geprüften Sorten gibt es bei allen drei Eigenschaften keine wesentlichen Differenzen. Der Verlauf von Assimilation und Transpiration während der Entwicklung ist ungefähr gleich. Dies ist auf Grund der gemeinsamen Aus- bzw. Eintrittspforten für Wasser bzw. CO_2 zu erwarten. In Übereinstimmung mit den in Abb. 4 gezeigten Kurvenzügen für die Assimilationsleistung zeigt sich auch hier wieder eine mehr oder weniger starke Abnahme der AL im Verlauf der Entwicklung. Während der Anfangsentwicklung wird (offenbar besonders von der Sorte 'WIR 25') mehr Wasser zur Erzeugung einer Einheit Trockenmasse verbraucht als in späteren Stadien. Dies könnte auf die starke Respiration junger Blätter zurückzuführen sein.

II. Die Verteilung der Assimilate, Organrelationen und Wachstumsabschnitte

a) Assimilatverteilung. Entsprechend dem Entwicklungsablauf der Pflanzen werden die erzeugten Assimilate im Verlauf der Vegetationsperiode in sehr unterschiedlichem Maße zum Aufbau bzw. zur Erhaltung der verschiedenen Organe benutzt. Für Versuch I ist der Verteilungsmodus für die Sorten 'WIR 25' und 'Schindelmeiser' in Abb. 13 dargestellt. Um in diesem Versuch alle 18 Einzelversuchen vergleichbar zu machen, wurde die Zeit, die bis zum Erreichen der maximalen Gesamtmasse benötigt wird (t_M), in allen 18 Einzelversuchen = 100 gesetzt und damit ein relativer Zeitparameter für die Abszisse geschaffen. Auf der Ordinate sind die relativen Trockenmassen angegeben, wobei 100 diejenige Trockenmasse ist, die zwischen je 2 Probeschnitten (d. h. im Verlauf von 4 Tagen) insgesamt erzeugt worden ist. Versuchsbeginn war im allgemeinen die 20. Zeiteinheit. Zu diesem Zeitpunkt leitet die Mais-

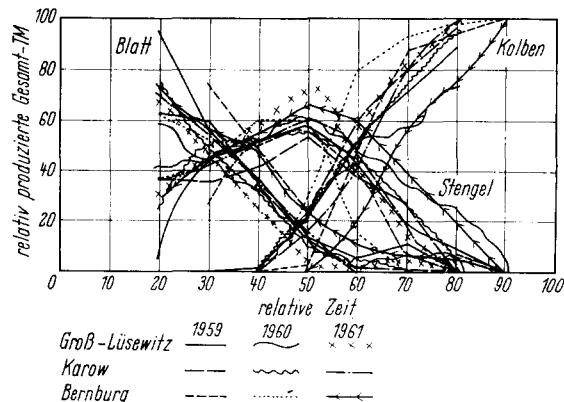


Abb. 13. Verteilungsmodus der erzeugten Assimilate im Verlauf der Vegetationsperiode für die 9 verschiedenen Versuchssituationen des Versuches I im Durchschnitt der Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' (relativer Zeitparameter: 100 = Zeitpunkt des maximalen Gesamt-trockenmasseertrages; rel. Massenparameter: 100 = Gesamterzeugte Trockenmasse in 4 Tagen).

pflanze etwa 70% aller von ihr erzeugten Assimilate in das Blatt, den Rest in den Stengel. Es wird hier deutlich, daß sich der Verteilungsmodus für die Assimilate ständig fließend ändert und es keine diskreten Sprünge gibt. Auffällig ist, daß selbst bei Verwenden eines relativen Zeitparameters die Verteilung der Assimilate zu den verschiedenen relativen Zeiteinheiten an den verschiedenen Orten in den verschiedenen Jahren keineswegs einheitlich erfolgt. Für Versuch II (Abb. 14) gilt grundsätzlich dasselbe, jedoch sind hier die sortenbedingten Veränderungen der „Verteilungsschlüssel“ nicht so groß wie die umweltbedingten Veränderungen bei Versuch I.

Als physiologische Grundlage unterschiedlicher Verteilungsmodi der erzeugten Assimilate können 2 extreme Prinzipien angenommen werden:

1. Es gibt genetische Faktoren für den zeitlich optimalen Beginn der Entwicklung bestimmter Organe und solche für die Wachstumsgeschwindigkeit dieser Organe. Die zum Wachstum benötigten Assimilate, z. B. auch die für das Speicherorgan, werden von ihrer Bildungsstätte zu den meristematischen Zentren geführt, die einen Sog ausüben und nahezu autonom wachsen („Soghypothese“, vgl. BÖRGER, HUHNKE, KÖHLER, SCHWANITZ, v. SENGBUSCH, 1956; v. SENGBUSCH, 1956; SCHWANITZ, 1960). Daraus ergibt sich ein zeit- und organspezifischer Bedarf an Assimilaten. Das führt dann sekundär zu einem zeit- und organspezifischen Modus der Assimilatverteilung.

2. Es gibt die gleichen genetischen Faktoren, die den eigentlichen Beginn der Organentwicklung bestim-

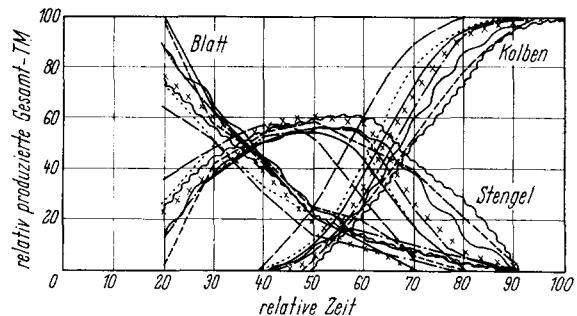


Abb. 14. Verteilungsmodus der erzeugten Assimilate im Verlauf der Vegetationsperiode für die 8 Prüfsorten im Mittel der Jahre 1963 und 1964 in Groß-Lüsewitz (Versuch II); rel. Zeitparameter: 100 = Zeitpunkt des maximalen Gesamt-trockenmasseertrages; rel. Massenparameter: 100 = Gesamterzeugte Trockenmasse in 7 Tagen).

men; die Wachstumsgeschwindigkeit dieser Organe wird jedoch passiv über einen genetisch bedingten Verteilungsmodus, wie er in den beiden Abbildungen dargestellt ist (Abb. 13, 14), gesteuert („Druckhypothese“). Das bedeutet, daß die Assimilate nach einem besonderen genetisch festgelegten „Schlüssel“ in die verschiedenen Organe geleitet werden, wodurch es zu einer diesem „Schlüssel“ entsprechenden Organrelation kommt. Die endogene Steuerung zielt nicht auf das wachsende Organ hin, sondern bewirkt eine zeit- und organspezifische Verteilung der Assimilate auf die verschiedenen Organe, die dann passiv entsprechend dem Assimilatedruck wachsen.

Die Ergebnisse über die Stoffbildung bestäubter und nicht bestäubter Maispflanzen (d. h. mit wachsendem bzw. ohne wachsendes Speicherorgan) von FOCKE, FRANZKE und MÜLLER (1961), MEINL und BELLMANN (1965) und ALLISON und WATSON (1966) zeigen, daß auch bei fehlendem „Sog“ des Speicherorgans die Assimilation zunächst fast unvermindert fortschreitet (stark erhöhter Zuckerspiegel in Lieschen und Stengel). Dies veranlaßte uns zunächst, die Gültigkeit der „Soghypothese“ für die Ausbildung des Maiskolbens anzuzweifeln. Die hier vorliegenden Ergebnisse der Defoliationsversuche lassen jedoch Schlußfolgerungen zugunsten der „Soghypothese“ zu, da sehr eindeutig gezeigt werden konnte, daß eine Verminderung der assimilierenden Blattfläche um ca. 30% zu noch keinen signifikanten Einbußen in der Produktion von Trockenmasse im Speicherorgan führt. Ursache dafür war, daß der verbliebene Blattapparat die Stoffproduktion der fehlenden Blätter mit übernommen hat. Die Beobachtungen der zuletzt zitierten Autoren an abgeschnittenen Maispflanzen, die in Wasser gestellt wurden und deren Kolben durch „Aussaugen“ der anderen Organe weiterwuchsen, sind gleichfalls ein Hinweis auf die eigenständige Rolle des Kolbens, der hier auf Kosten der anderen, auch jugendlichen Organe „parasitiert“. Inwiefern bei Defoliation auch Lieschen und Blattscheiden zu höherer assimilatorischer Leistung induziert werden, ist bis jetzt nicht exakt nachgewiesen worden.

b) *Relation zwischen dem Wachstum der Pflanzen- teile und der Gesamtmassezunahme und die Definition von Wachstumsabschnitten.* Durch die Verteilungsmodi ergeben sich zu bestimmten relativen Zeiteinheiten bestimmte Relationen der Organe zur Gesamtmasse, die zur Festlegung von Entwicklungsabschnitten genutzt werden können (vgl. ENGEL und RAEUBER, 1962; SCHWEIGER und MEINL, 1965; SCHWEIGER unveröffentl.). Wir haben für alle 34 Einzelfälle der Versuche I und II allometrische Organmassendiagramme aufgestellt (z. B. Abb. 15) und überall folgende Entwicklungsabschnitte nachweisen können: „Jugendentwicklung“, „Schossen“, „Rispenschieben“, „Blüte“, „Kolbenentwicklung“ und „Reife“. Jeder Übergang von einem Abschnitt in den anderen ist durch eine Änderung der Allometriekonstanten mindestens eines der untersuchten Organe gekennzeichnet. Der Abschnitt „Schossen“ unterscheidet sich von dem Abschnitt „Jugendentwicklung“ durch eine etwas verminderte Zunahme der Blatt- und eine etwas verstärkte Zunahme der Stengelmasse nur geringfügig. Während des Schossens können schon sehr junge Rispen beobachtet werden. Der Abschnitt

„Rispenschieben“ ist dadurch charakterisiert, daß die Mittelachse der Rispe (Stengelteil) einer starken Streckung unterliegt und die Rispe an Masse zunimmt. Das Verhältnis des Stengelwachstums zur Zunahme der Gesamtmasse nimmt im Verlauf der Schoßphase noch zu, das relative Blattwachstum nimmt weiterhin ab. — Während des Abschnittes „Blüte“ wird die Regression des Stengels und der Rispe vermindert. Als neues Organ tritt (vorher nur in Form von Spindel und Lieschen) der Kolben auf. — Im Abschnitt „Kolbenentwicklung“ kommt es zu einer sehr starken Verminderung der Rispenregression; die Allometriekonstante für den Kolben ist unter allen Regressionen die größte. Es ist die Periode intensiver Stärkeeinlagerung in die heranwachsende Karyopse. — Bei der Sorte ‚Schindelmeiser‘ konnte noch der Entwicklungsabschnitt „Reife“ isoliert werden, der durch eine weitere Reduzierung der Kolbenregression und Blattregression gekennzeichnet ist.

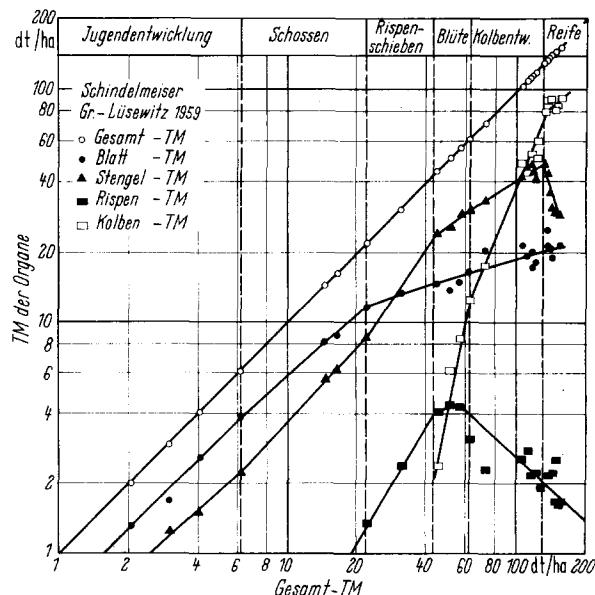


Abb. 15. Trockenmassen der Organe in Abhängigkeit von der Gesamtrockenmasse (allometrische Darstellung im log-log-System) im Verlaufe der Vegetationsperiode für die Sorte ‚Schindelmeiser‘ in Bernburg 1959.

Interessant war eine Gegenüberstellung der relativen Gesamtrockenmassen, die während der einzelnen Entwicklungsabschnitte gebildet worden sind. In Abbildung 16 sind für Versuch I die vergleichbaren relativen Zeiten und relativen Massen für die einzelnen Orte und Sorten im Mittel der Jahre (oben) und für die einzelnen Jahre und Sorten im Mittel der Orte (unten) gegenübergestellt. Während der Jugendentwicklung (32% der Zeit) wird nur ungefähr 7%, während der Phasen „Schossen“, „Rispenschieben“ und „Blüte“ (29% der Zeit) dagegen 46% der Gesamtrockenmasse gebildet. Im Verlauf der Kolbenbildung (39% der Gesamtzeit) wird 47% der Gesamtmasse erzeugt. Damit sind die Phasen „Schossen“, „Rispenschieben“ und „Blüte“ diejenigen, bei denen je Zeiteinheit am meisten produziert wird. Hier wird auch die sehr langsame Jugendentwicklung des Mais deutlich. Durch züchterische Maßnahmen müßte versucht werden, während der Jugendentwicklung ein günstigeres Verhältnis zwischen Zeit und erzielter Masse zu erreichen. Die Beziehungen zwischen Masse und Zeit erfahren durch den Einfluß des Anbauortes (im Durchschnitt der

Jahre) und durch den Einfluß der Jahre (im Mittel der Orte) nur eine unwesentliche Beeinflussung. Die Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' verhalten sich hierbei nicht ganz einheitlich; eine allgemeine Tendenz ist jedoch nicht abzulesen. In Abbildung 17 sind bei Versuch II die Relationen zwischen Massenbildung und Zeit für die Jahre 1963 und 1964 (Versuchsort Groß-Lüsewitz) bei den untersuchten 8 Sorten unterschiedlicher Reifezeit dargestellt. Der Anteil der Jugendentwicklung an der Gesamtmassebildung ist bei allen 8 Sorten etwa gleich groß und ebenso hoch wie bei Versuch I. Die in dieser Zeit gebildeten Massen sind jedoch noch geringer als bei Versuch I.

Während der Phasen „Schossen“ und „Rispenschieben“, „Blüte“ einerseits und „Kolbenbildung“ andererseits gibt es sortenbedingte, gegensätzliche rela-

tive Beziehungen zwischen Zeit und der in dieser Zeit gebildeten Massen. Die relative Dauer der 3 Mittelphasen ist bei den mittelfrüh bis mittelpäten Sorten länger als bei den sehr frühen und sehr späten. Die relative Masse, die während der 3 Mittelphasen gebildet wurde, ist ebenso bei den mittelfrüh bis mittelpäten Sorten sehr viel größer als bei den sehr frühen und sehr späten. Während der Kolbenbildung muß zwangsläufig das Gegenteil gelten.

III. Das Modell der Trockenmassenbildung des Maises und seine Variation

Modellbildungen der Trockenmassenproduktion bei Kulturpflanzen sind bei der Kartoffel (RAEUBER und ENGEL, 1966), bei Futterkohl (SCHWEIGER und MEINL, 1965) und beim Winterroggen (SCHWEIGER, 1967) am Versuchsort Groß-Lüsewitz durchgeführt worden. Bei der Kartoffel (*Solanum tuberosum L.*) ist an 4 Sorten ('Erstling', 'Olympia', 'Zeisig', 'Ora') festgestellt worden, daß in einem System mit relativierten Zeit- und Massenparametern die Massenkurven für die Einzelorgane unabhängig von Sorte und Umwelt etwa deckungsgleich sind. Beim Winterroggen wurden in Groß-Lüsewitz in den Jahren 1962 bis 1964 die Genotypen Groß-Lüsewitz BH 1/60 (früh), 'Bernburger Futterroggen' (früh), 'Mecklenburger Marienroggen' 4 n (mittelfrüh), 'Petka' (mittelfrüh), 'Petkus 113' 4 n (mittelpät) und 'POS Grünschnitroggen' (spät) von *Secale cereale* (L.) geprüft und für die Massenzunahme bis zum Ährenschieber übereinstimmende Modellbilder gefunden. Werden jedoch Genotypen miteinander verglichen, die morphologisch sehr unterschiedlich sind, z. B. Konvarietäten oder Hybriden zwischen Konvarietäten, müssen verschiedene Modelle erwartet werden. SCHWEIGER und MEINL (1965) haben bei Vergleichen extremer Genotypen festgestellt, daß es sehr große sortenspezifische Unterschiede im Verlauf der relativen Massen der Einzelorgane gibt. Geprüft wurden folgende Formen: die beiden Markstammkohle 'Moellier blanc' und 'Langenstein Stamm 2' (*Brassica oleracea* convar. *cephala* var. *medullosa*) und die Bastarde Braunkohl (*B. ol.* convar. *acephala* var. *sabellica f. rubra*) × Markstammkohl, Braunkohl × Rosenkohl (*B. ol.* convar. *oleracea* var. *geminifera*) und Blumenkohl (*B. ol.* convar. *botrytis* var. *botrytis*) × Wirsingkohl (*B. ol.* convar. *capitata* var. *sabauda*). Es wird u. a. der Schluß gezogen, daß ein allgemeines artspezifisches Modell der Trockenmassenbildung nur dann angenommen werden kann, wenn sich die Konvarietäten oder Varietäten innerhalb der Art in ihrem morphologischen Aufbau weitgehend ähneln.

Alle bisherigen Untersuchungen sind an einem einzelnen Versuchsort durchgeführt worden. Wesentliche jahresbedingte Modellvariationen wurden bei den Kartoffel- und Winterroggenversuchen nicht gefunden; bei den Futterkohlversuchen galt das Hauptaugenmerk den genotypisch bedingten Unterschieden. Das vorliegende Material gestattet nun sowohl umfassende Aussagen über die Variation zwischen Modellen der Trockenmassenproduktion, die unter sehr unterschiedlichen Umweltbedingungen gewonnen worden sind (Versuch I), als auch zwischen jenen Modellen, die an einer größeren Zahl von Sorten extremer Reifezeit und Zugehörigkeit zu verschie-

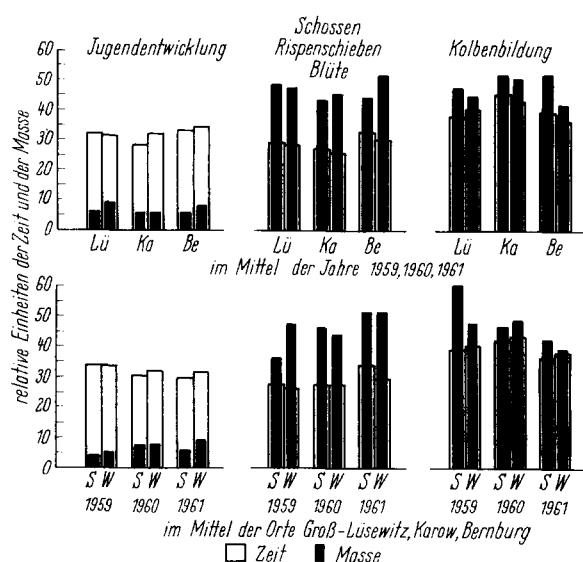


Abb. 16. Relative Dauer der Wachstumsabschnitte: 1. Jugendentwicklung, 2. Schossen + Rispenschieben + Blüte und 3. Kolbenbildung mit den in diesen Abschnitten gebildeten rel. Massen für die Orte Groß-Lüsewitz, Karow und Bernburg im Durchschnitt der Jahre 1959–1961 und für die Jahre 1959, 1960 und 1961 im Durchschnitt der Prüföre (S = Schindelmeiser, W = WIR 25) bei Versuch I.

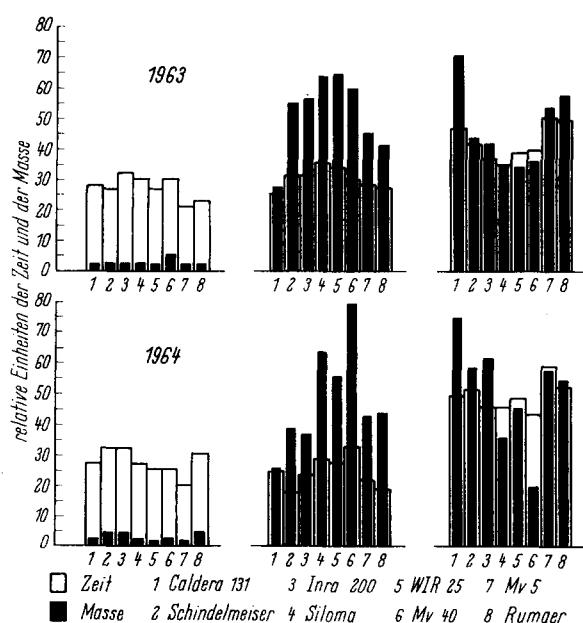


Abb. 17. Rel. Dauer der Wachstumsabschnitte: 1. Jugendentwicklung, 2. Schossen + Rispenschieben + Blüte und 3. Kolbenbildung mit den in diesen Abschnitten gebildeten relativen Massen für die Jahre 1963 und 1964 bei den 8 Prüfsorten (Versuch II).

denen Konvarietäten aufgestellt worden sind (Versuch II).

a) Die umweltbedingte Variation der Massen- und Zeitparameter. Aus den Ergebnissen des Versuches I wurden 18 Einzelmodelle gebildet, die nach der bisherigen Auffassung etwa deckungsgleich sein müssten. In Abbildung 18a und b zeigen wir für die Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' die jeweils 9 verschiedenen Massenmodelle. Hier wird deutlich, welchen Umweltvariationen diese Massenmodelle

unterliegen können. Die hier vorliegende Variation geht über die Größenordnung hinaus, die von SCHWEIGER und MEINL (1965) bei Futterkohl gefunden wurde und die dort durch Genotypen verschiedener Konvarietätenzugehörigkeit entstanden war. Die maximalen Spannweiten sind ganz erheblich und können 10–20 Masseneinheiten ausmachen. In Tabelle 13 sind die Streuungen für die relativen Trockenmassenwerte der Abbildung 18 aufgeführt. Es wurden für jedes Organ drei relative Zeitwerte herausgegriffen.

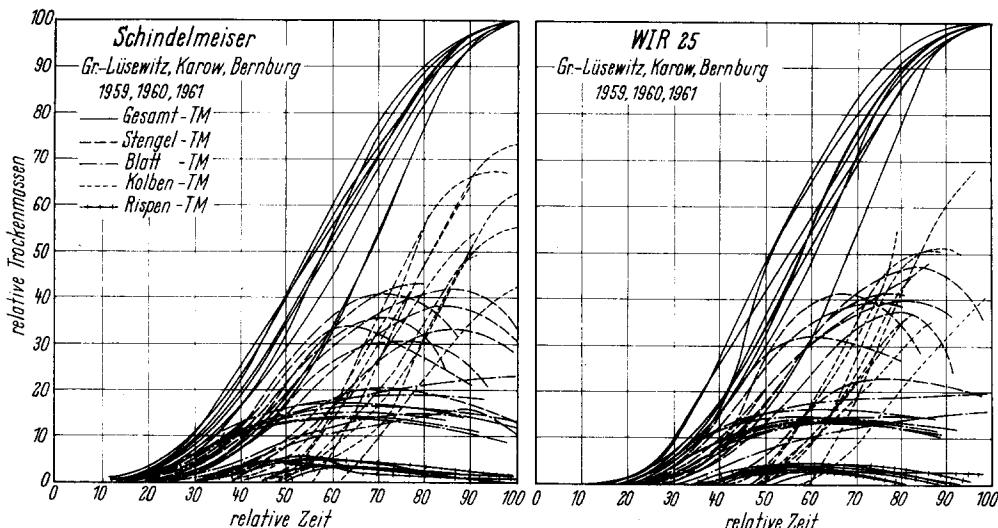


Abb. 18. Rel. Trockenmassen der Organe und rel. Gesamttrockenmasse in Abhängigkeit von der rel. Zeit für die Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' jeweils der Orte Groß-Lüsewitz, Karow und Bernburg in den Jahren 1959, 1960 und 1961 (rel. Zeitparameter: 100 = Zeitpunkt des max. Gesamttrockenmassenertrages; Massenparameter: 100 = max. Gesamttrockenmassenertrag) bei Versuch I.

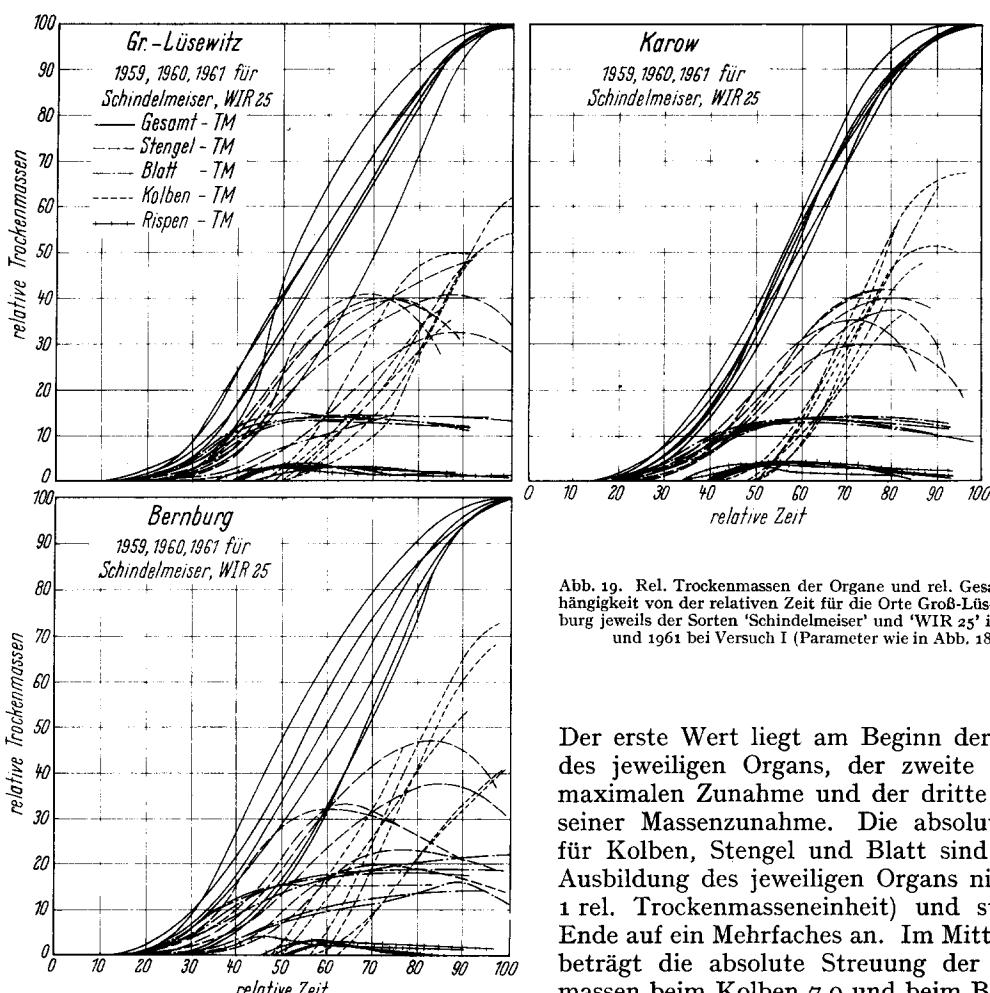


Abb. 19. Rel. Trockenmassen der Organe und rel. Gesamttrockenmasse in Abhängigkeit von der relativen Zeit für die Orte Groß-Lüsewitz, Karow und Bernburg jeweils der Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' in den Jahren 1959, 1960 und 1961 bei Versuch I (Parameter wie in Abb. 18 definiert).

Der erste Wert liegt am Beginn der Massenbildung des jeweiligen Organs, der zweite während seiner maximalen Zunahme und der dritte etwa am Ende seiner Massenzunahme. Die absoluten Streuungen für Kolben, Stengel und Blatt sind zu Beginn der Ausbildung des jeweiligen Organs niedrig (ungefähr 1 rel. Trockenmasseneinheit) und steigen bis zum Ende auf ein Mehrfaches an. Im Mittel beider Sorten beträgt die absolute Streuung der relativen Endmassen beim Kolben 7,0 und beim Blatt 2,1 relative

Tabelle 13. Umweltbedingte Streuungen des Massenparameters (y) für die Gesamt-, Blatt-, Stiel-, Rispen- und Kolvntrockenmasse zu Beginn (1), während des Maximums (2) und am Ende des Wachstums (3) der Organe bei den Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' (Versuch I).

	Beginn (1)	Maxi- mum (2)	Ende (3)	Beginn (1)	Maxi- mum (2)	Ende (3)	Beginn (1)	Maxi- mum (2)	Ende (3)	Beginn (1)	Maxi- mum (2)	Ende (3)
relative Zeiteinheit	20	60	90	25	37	60	25	50	75	50	75	90
y	Schindelmeiser	1,5	49,6	96,7	2,28	8,61	14,59	1,40	17,8	34,0	1,71	31,5
	WIR 25	0,9	53,8	97,2	1,87	7,67	14,26	0,98	19,3	37,8	1,61	33,0
s	Schindelmeiser	1,10	10,54	1,62	1,00	3,28	2,25	0,92	6,18	7,15	1,47	10,54
	WIR 25	0,78	10,03	1,57	0,88	3,02	2,15	0,71	6,83	6,95	1,37	9,39
$s \%$	Schindelmeiser	73,40	21,25	1,68	43,9	38,1	15,4	65,8	34,7	21,0	86,0	33,4
	WIR 25	86,22	18,65	1,62	47,1	39,4	15,1	72,6	35,4	18,7	85,1	28,5

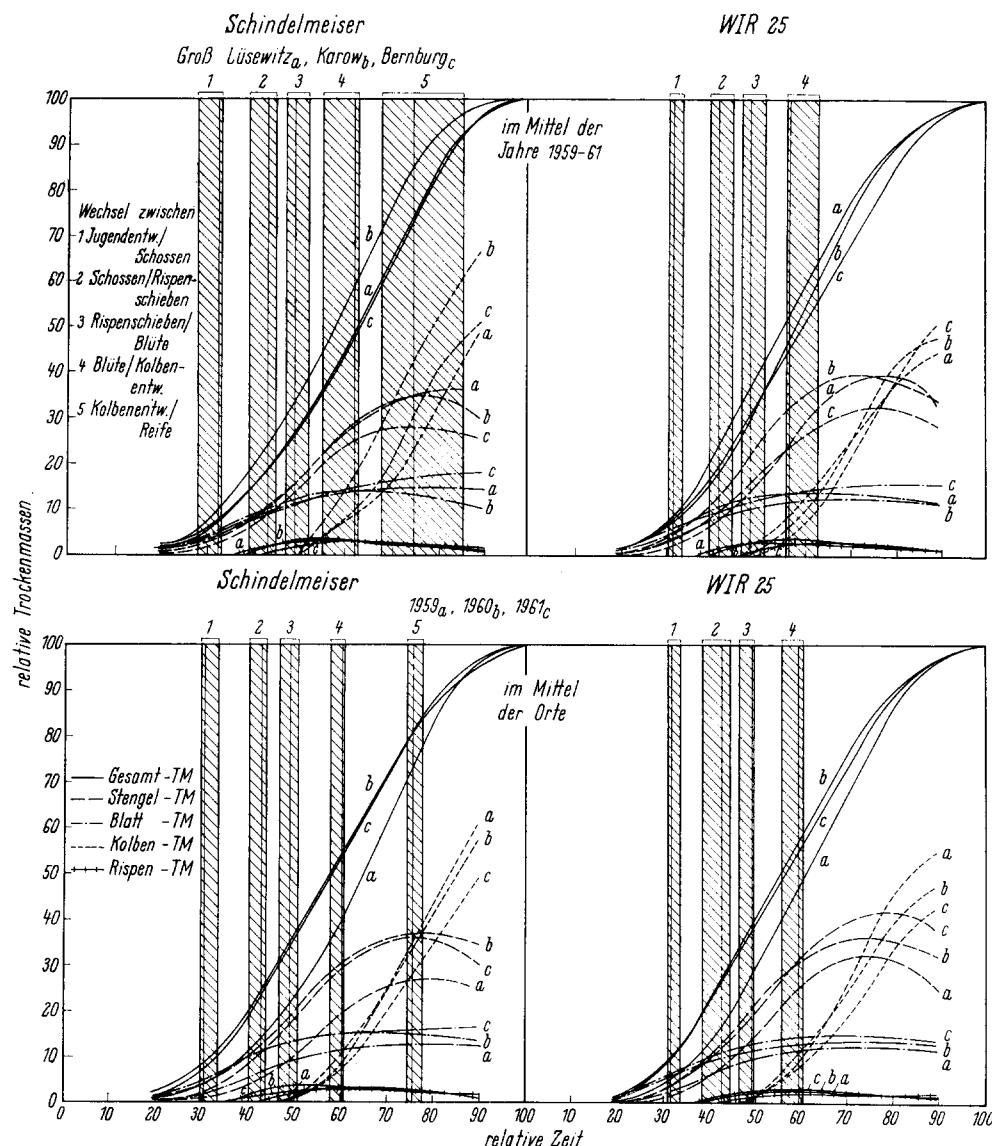


Abb. 20. Rel. Trockenmassen der Organe und rel. Gesamt-trockenmasse in Abhängigkeit von der rel. Zeit und Wechselpunkte aufeinanderfolgender Wachstumsabschnitte für die Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' an den drei Prüforten im Durchschnitt der Jahre und den drei Jahren im Durchschnitt der Orte bei Versuch II (Parameter wie in Abbildung 18 definiert).

Phaseneinheiten. Drückt man diese Streuungen im Verhältnis zu den jeweiligen Mittelwerten aus, ergeben sich natürlich abnehmende Variationskoeffizienten.

Uns ist aufgefallen, daß die jahresbedingte Variation des Modells innerhalb eines Ortes recht unterschiedlich war (Abb. 19). Die Modelle der Versuchsorte Bernburg (Schwarzerde) zeigen ganz erhebliche jahresbedingte Schwankungen; die des Versuchsortes

Karow (Sand) sind dagegen außerordentlich einheitlich. Groß-Lüsewitz (sandiger Lehm) nimmt eine Mittelstellung ein.

Das Modell weist nicht nur für den Massenparameter, sondern auch für den Zeitparameter eine Streuung auf. Der Wechsel von Wachstumsabschnitt zu Wachstumsabschnitt war im Einzelfall sehr unterschiedlich. In Abbildung 20a-d sind die Wechselpunkte von Phase zu Phase für die Sorten 'Schindel-

Tabelle 14. Umweltbedingte Streuungen der rel. Zeitpunkte (x), an denen die 5 Wechsel zwischen den 6 Wachstumsabschnitten bei den Sorten 'Schindelmeiser' und 'WIR' erfolgen (Versuch I).

	Jugendentwicklung Schossen (1)	Schossen Rispenschieben (2)	Rispenschieben Blüte (3)	Blüte Kolbenbildung (4)	Kolbenbildung Reife (5)
\bar{x}	Schindelmeiser 32,4	42,7	49,3	59,9	76,2
	WIR 25 32,4	42,3	49,2	59,3	—
s	Schindelmeiser 4,85	5,50	4,33	5,09	9,04
	WIR 25 2,29	4,33	4,87	6,06	—
$s\%$	Schindelmeiser 15,0	12,9	8,8	8,5	11,9
	WIR 25 7,1	10,2	9,9	10,2	—

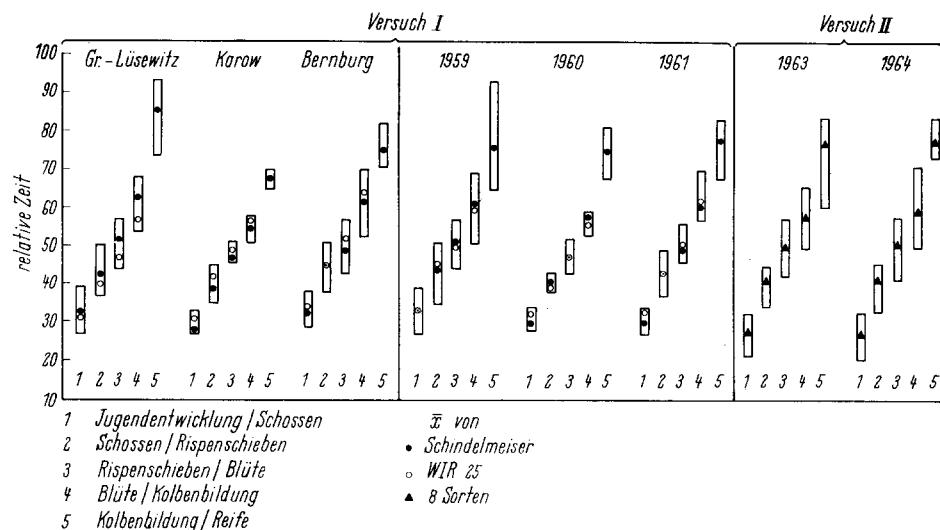


Abb. 21. Maximale Spannweiten der Wechselpunkte aufeinanderfolgender Wachstumsabschnitte für die drei Prüforte (bedingt durch die Jahreseinflüsse am Ort) sowie für die drei Prüfjahre (bedingt durch die Ortsinflüsse innerhalb der Jahre bei Versuch I) und maximale Spannweiten der Wechselpunkte für 1963 und 1964 (bedingt durch die 8 Prüfsorten innerhalb der Jahre) bei Versuch II.

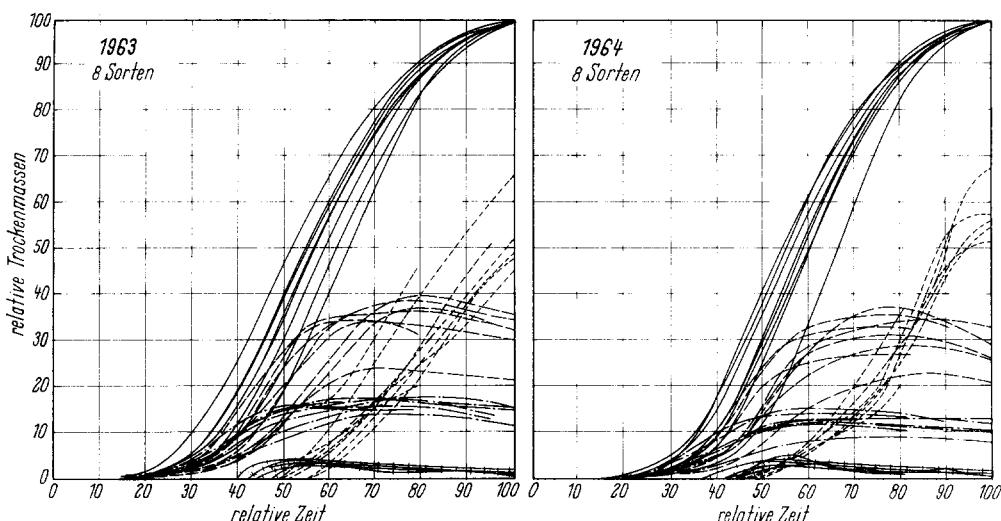


Abb. 22. Rel. Trockenmassen der Organe und rel. Gesamt-trockenmasse in Abhängigkeit von der rel. Zeit für 1963 und 1964 jeweils der 8 Prüfsorten bei Versuch II (Parameter wie in Abbildung 18 definiert).

Tabelle 15. Sortenbedingte Streuungen des Massenparameters (y) für die Gesamt-, Blatt-, Stengel-, Rispens- und Kolbentrockenmasse zu Beginn (1), während des Maximums (2) und am Ende des Wachstums (3) der Organe in den Jahren 1963 und 1964 in Groß-Lüsewitz (Versuch II).

	Gesamt-TM			Blatt-TM			Stengel-TM			Kolben-TM		
	Beginn (1)	Maxi- mum (2)	Ende (3)									
relative Zeiteinheit	20	60	90	25	37	60	25	50	75	50	75	90
y	1963 0,64	66,5	97,0	0,63	5,96	15,0	2,25	20,3	35,4	1,94	24,5	44,6
	1964 0,61	52,6	96,0	0,73	4,58	12,2	0,71	17,0	31,0	0,98	18,9	49,6
s	1963 0,43	7,31	0,97	0,46	2,20	1,82	0,35	6,35	5,12	2,79	8,22	11,60
	1964 0,28	8,32	1,11	0,47	1,82	2,14	0,17	5,69	5,25	0,67	4,41	5,64
$s\%$	1963 67,1	11,0	1,0	73,0	36,9	12,1	16,0	31,2	14,5	143,8	33,6	26,0
	1964 45,9	15,8	1,2	64,4	39,7	17,5	23,9	33,5	16,9	68,4	23,3	11,4

Tabelle 16. Sortenbedingte Streuungen der rel. Zeitpunkte (x), zu denen die 5 Wechsel zwischen den 6 Wachstumsabschnitten in den Jahren 1963 und 1964 in Groß-Lüsewitz erfolgen (Versuch II).

	Jugendentwicklung Schossen (1)	Schossen Rispenschieben (2)	Rispenschieben Blüte (3)	Blüte Kolbenbildung (4)	Kolbenbildung Reife (5)
\bar{x}	1963 27,3	39,6	48,9	57,4	77,0
	1964 27,3	41,0	50,3	58,5	77,3
s	1963 3,7	3,5	5,0	6,0	7,3
	1964 4,2	4,2	4,9	6,9	2,7
$s \%$	1963 13,5	8,9	10,1	10,4	9,5
	1964 15,3	10,2	9,7	11,7	3,5

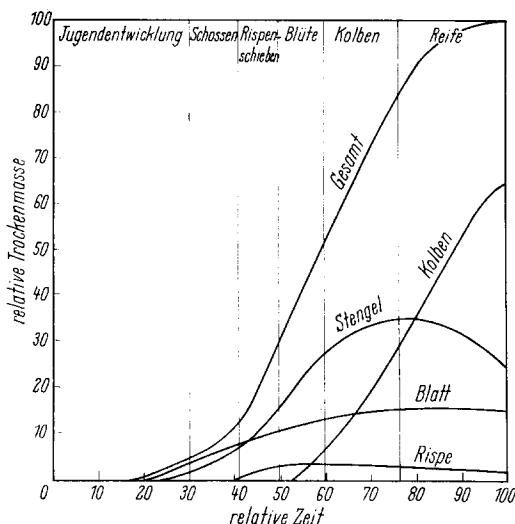


Abb. 23. Allgemeines Wachstumsmodell des Maises. Mittlere rel. Trockenmassen und mittlere Wechselpunkte von Wachstumsabschnitten im Durchschnitt aller 34 Einzelmodelle der Versuche I und II.

meiser' und 'WIR 25' im Mittel der Jahre für die einzelnen Orte und im Mittel der Orte für die einzelnen Jahre zusammen mit den dazugehörigen Massenkurven angegeben. Abbildung 21 vermittelt ein Bild über Spannweiten an den drei Versuchsorten bzw. in den drei Jahren. Es ist auffällig, daß die Wechsel zwischen je zwei benachbarten Wachstumsabschnitten in den einzelnen Jahren wiederum in Karow wesentlich einheitlicher als in Bernburg und Groß-Lüsewitz erfolgen. Betrachtet man die ortsbedingten Spannweiten innerhalb der Jahre, so fällt das Jahr 1960 durch einen sehr einheitlichen Phasenwechsel und das Jahr 1959 durch einen sehr unterschiedlichen Phasenwechsel auf. In Tabelle 14 sind die Mittel, die Streuungen und Variationskoeffizienten der Phasenwechselpunkte aufgeführt. Bei beiden Sorten beträgt die absolute Streuung etwa 3 bis 5 relative Zeiteinheiten. Die maximalen Spannen können 10 bis 20 Zeiteinheiten ausmachen.

b) Die sortenbedingte Variation der Massen- und Zeitparameter. Die sortenbedingte Modellvariation (Versuch II) ist nicht so groß wie die umweltbedingte. Dies geht schon aus dem optischen Vergleich der Massenkurven in den Abbildungen 18 und 22 hervor. Während in Abbildung 18 die umweltbedingten Variationen für eine einzelne Sorte dargestellt sind, liegen in Abbildung 22 die sortenbedingten Variationen für eine einzelne Umweltbedingung vor. Die entsprechenden Streuungen für die Massenparameter sind in Tabelle 15 zusammengestellt. Sie sind niedriger als die umweltbedingten Streuungen.

Ebenso wie im Versuch I wurde auch hier die Streuung der relativen Zeiteinheiten bestimmt, an

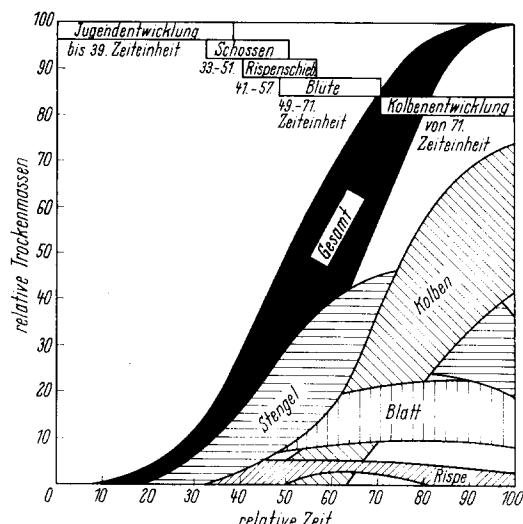


Abb. 24. Variation des allgemeinen Wachstumsmodells des Maises. Unter Berücksichtigung der Variation des Massenparameters und rel. Zeiteinheiten für die Wechsel von Wachstumsabschnitten.

denen die 5 Phasenwechsel erfolgen. In Abbildung 21 (Teil II) sind für die Jahre 1963 und 1964 des Versuchsortes Groß-Lüsewitz die maximalen Differenzen der Phasenwechselpunkte angegeben. Auch die sortenbedingten Spannweiten sind relativ groß (10 bis 20 Zeiteinheiten) und in der Größenordnung der Differenzen, die durch besonders variable Ortsbedingungen und Jahresbedingungen (Groß-Lüsewitz, 1959) ausgelöst werden. In beiden Jahren lag die absolute Streuung zwischen 3,5 und 6,9 Zeiteinheiten (Tab. 16), wenn man den Wechsel von Kolbenbildung zu Reife unberücksichtigt läßt.

c) Das Wachstumsmodell der Trockenmasse. Aus den Ergebnissen möchten wir folgende allgemeine Schlüssefolgerungen ableiten. Die Modellparameter „relative Organmasse“ und „relative Zeiteinheit für den Wechsel der Wachstumsabschnitte“ sind umwelt- und sortenbedingt variable Größen mit einem Mittelwert und einer Streuung. Das Modell für die Trockenmassenbildung des Maises besitzt somit statistischen Charakter. Dies dürfte für alle Wachstumsmodelle gelten. Man muß deshalb fragen, ob die vorliegenden Versuchsdaten trotz ihres relativ großen Umfangs (34 Einzelversuche) ausreichen, einen sicheren Schluß von der Stichprobe auf die Grundgesamtheit vornehmen zu können. Faßt man als Grundgesamtheit alle Maissorten auf, die innerhalb des untersuchten Reifegradbereiches liegen und unter Umweltbedingungen angebaut werden, die den ökologischen Bedingungen der drei Versuchsorte etwa entsprechen (einschl. der Zwischenlagen), kann man sagen, daß das in Abbildung 23 gezeigte „mittlere Modell“ als relativ sichere Schätzung des „wahren Modells“ an-

gesehen werden kann. Keinesfalls sollten bei Modellbildungen wesentliche Extrapolationen über das untersuchte genetische Material hinaus und über die Prüfbedingungen hinaus vorgenommen werden. Wir zeigen deshalb abschließend eine Modelldarstellung, wie sie uns nach Kenntnis der gefundenen Modellvariationen sinnbildlich erscheint (Abb. 24) und die Variation zeigt, denen derartige Modelle unterworfen sein können.

Zusammenfassung

1. Beschrieben und analysiert werden a) ein Schnittzeitenversuch (I) mit den beiden Maissorten 'Schindelmeiser' und 'WIR 25' an den Orten Groß-Lüsewitz, Karow und Bernburg in den Jahren 1959, 1960 und 1961, b) ein Schnittzeitenversuch (II) mit 8 Maissorten (sehr früh bis sehr spät) in Groß-Lüsewitz 1963 und 1964, c) ein Defoliationsversuch mit den Maissorten 'Schindelmeiser', 'WIR 25' und 'Siloma' in Groß-Lüsewitz 1964 und d) ein Gefäß-Schnittzeitenversuch zur Erfassung der Assimulationsrate und der Transpiration mit den gleichen 3 Maissorten in Groß-Lüsewitz in den Jahren 1961, 1962 und 1963.

2. Die Variation der Blatttrockenmasse ist etwa zu 50% mit der Variation der Zeit zu erklären, die zur Ausbildung der Blattmasse zur Verfügung stand.

Bei den Sorten sehr unterschiedlicher Reifezeit wird übereinstimmend 9 Wochen nach Versuchsbeginn das Maximum des Blattflächenindex erreicht. Nur die sehr späte Sorte 'Rumaer' erreicht ihren maximalen Index erst am Versuchsende (16 Wochen nach Beginn). Die frühen Sorten haben einen Index von 3, die mittelfrühen und mittelpäten von 4 und die späten Sorten von 5 und mehr. Es gibt signifikante Interaktionseffekte Jahre/Orte auf die Ausbildung der Blattmasse.

3. Die Assimulationsleistung geht von 0,3 bis 0,4 g erzeugte Gesamt-trockenmasse je g vorhandene Blattmasse und je Tag am Anfang der Entwicklung auf 0,15 g während der Hauptwachstumsperiode zurück und sinkt bis zum Ende der Vegetationszeit auf 0,03 g ab. Zwischen den Orten gab es keine wesentlichen Unterschiede in der Assimulationsleistung; dagegen zeigte sich ein deutlich fördernder Einfluß des günstigen Vegetationsjahres 1959 mit trocken-warmer Witterung und ein rapider Abfall in ungünstigen kühlen und strahlungsarmen Vegetationsjahren.

Die Sorte 'Schindelmeiser' wies während der Zeit der Kolbenproduktion im Mittel der Orte und Jahre signifikant höhere Assimulationsleistungen auf als die Sorte 'WIR 25'. Aus dem Versuch mit acht Sorten sehr unterschiedlicher Reifezeit geht hervor, daß die Assimulationsleistung während der reproduktiven Phase mit zunehmender Reifezeit abnimmt. Die Assimulationsleistung war während der vegetativen Phase bei allen Sorten etwa gleich. Mit fortschreitender Reifezeit steigen die Blattmassen erheblich an, die Assimulationsleistung während der vegetativen Phase bleibt etwa auf gleicher Höhe. Daraus ergibt sich eine größere vegetative Gesamt-trockenmasse der späten Sorten.

Während der generativen Phase gelten die gleichen Beziehungen zwischen den Blattmassen verschiedener Reifezeit, jedoch geht die mittlere Assimulationsleistung mit zunehmender Reifezeit erheblich zurück.

Die erzeugte Trockenmasse während der generativen Phase (Kolbentrockenmasse) ist bei den späten Sorten deutlich geringer, da deren relativ geringe Assimulationsleistung nicht durch den relativ großen Blattapparat kompensiert werden kann. Die während der gesamten Vegetationszeit im Mittel der Jahre 1963 und 1964 erzeugte Trockenmasse ist bei allen Sorten etwa gleich groß.

Assimulationsleistung und Sonnenscheindauer zeigen Ähnlichkeit in ihrem Verlauf über die Vegetationszeit. Die Vermutung, daß der Abfall der Assimulationsleistung mit zunehmender Reifezeit auf abnehmende Strahlungsdauer vom Hochsommer zum Herbst zurückzuführen sei, kann bestenfalls nur teilweise aufrechterhalten werden. Bezieht man nämlich die Assimulationsleistungen auf die Sonnenscheindauer, so bleibt der Assimilationsabfall von frühen zu späten Sorten bestehen. Es gab unter den 8 geprüften Sorten keine, die auch bei geringer Sonnenscheindauer hohe Assimulationsleistungen gebracht hätte.

Gute Strahlungsverhältnisse sind für hohe Assimulationsleistungen eine zwar notwendige, aber nicht hinreichende Bedingung.

4. Der nach der sogenannten „Soghypothese“ zu erwartende negative Zusammenhang zwischen Blattmasse und Assimulationsleistung war signifikant nachzuweisen. Nach unseren Untersuchungen ist während der Kolbenproduktion bei der geringen Blattmasse von 10 bis 12 dt/ha Trockenmasse eine Assimulationsleistung von ca. 0,13 Kolbentrockenmasse je g vorhandene Blattmasse und je Tag möglich, bei einer Blattmenge von 38 bis 40 dt/ha dagegen nur eine Assimulationsleistung von 0,05 g/g d.

Mit 100 kg Blatttrockenmasse wurden in jedem Einzelversuch mindestens etwa 4 bis 5 kg Kolbentrockenmasse je Tag erzeugt. Durch Gunst der Umwelt (Strahlung) ist es möglich, zusätzliche Assimulationsleistungen zu erzielen, die bei den geringsten Blattmassen am höchsten sind und mit zunehmender Gesamt-Blatttrockenmasse abnehmen.

Die produzierte Kolbentrockenmasse pro Tag nimmt somit bei ungünstigen Bedingungen mit zunehmender Blatttrockenmasse (in einem Meßbereich bis 40 dt/ha Blatttrockenmasse) linear zu, während bei günstigen Bedingungen oberhalb 26 bis 32 dt/ha Blatttrockenmasse die je Blatteinheit produzierten Kolbenmassen wieder abnehmen. Als Ursache hierfür wird die Selbstbeschattung sehr blattreicher Formen angenommen.

Die optimale Blatttrockenmasse entspricht einem Blattflächenindex von 4,2 bis 4,8, der etwa bei den Sorten 'Siloma' und 'Mv 40' und nahezu bei der Sorte 'WIR 25' realisiert ist.

Auch nach dem Defoliationsversuch nimmt mit abnehmender Blattmasse die Assimulationsleistung zu. Bei großer Standweite wurden deutlich größere Assimulationsleistungen gemessen, wobei 'WIR 25' unter den 3 Sorten die geringste Assimulationsleistung zeigte.

Unter Feldbedingungen wiesen im Defoliationsversuch die oberen Blätter größere Assimulationsleistungen als die übrigen Blätter auf.

5. Der Verlauf von Assimilation und Transpiration während der Entwicklung ist ungefähr gleich. Die Transpiration geht im Laufe der Ent-

wicklung von etwa 0,30 auf etwa 0,05 g Wasser pro cm^2 Blatt und pro Tag zurück. Der Abfall verläuft, ähnlich wie bei der Assimilationsleistung, zunächst sehr schnell und dann wesentlich langsamer. Auch der Transpirationskoeffizient zeigt diesen Verlauf. Die drei geprüften Sorten unterscheiden sich in ihrem Transpirationskoeffizienten nur unwesentlich.

6. Die Verteilung der Assimilate (Blatt, Stengel, Kolben) wird graphisch dargestellt. Da aus Versuchen verschiedener Autoren (u. a. auch MEINL und BELLMANN) hervorgeht, daß auch bei fehlendem Sog die Assimilation fast unvermindert fortschreitet, müßte die „Soghypothese“ abgelehnt werden. Dagegen sprechen die hier gefundenen Zusammenhänge für die Hypothese. (Bei Verminderung der assimilierenden Blattfläche um ca. 30% gibt es noch keine wesentliche Einbuße an Trockensubstanzproduktion in den Speicherorganen.) Die Verteilung der Assimilate in die einzelnen Organe erfolgt je nach Sorte und Umweltbedingung trotz Relativierung des Zeitparameters sehr unterschiedlich.

7. Mit Hilfe der Allometrie lassen sich die Wachstumsabschnitte „Jugendentwicklung“, „Schosse“, „Rispenschließen“, „Blüte“, „Kolbenentwicklung“ und „Reife“ nachweisen. Jeder Übergang von einem Abschnitt in den anderen ist durch eine Änderung der Allometriekonstanten mindestens eines der untersuchten Organe Blatt, Stengel, Rispe und Kolben, die in ihrer Beziehung zur Gesamt-trockenmasse dargestellt werden, gekennzeichnet.

8. Das Verhältnis von erzeugter Trockenmasse zu der dazu erforderlichen Zeit ist sorten- und umweltabhängig. Im Mittel werden während der Jugendentwicklung (32% der Gesamtzeit) nur ungefähr 7%, während der Phasen „Schosse“, „Rispenschließen“ und „Blüte“ (29% der Zeit) dagegen 46% der Gesamt-trockenmasse gebildet. Im Verlauf der Kolbenbildung (39% der Gesamtzeit) werden 47% der Gesamtmasse erzeugt. Damit sind die drei mittleren Phasen je Zeiteinheit am produktivsten. Bei den mittelfröhnen und mittelpäten Sorten dauern die Mittelphasen länger als bei frühen und späten Sorten.

a) Es wurden für jeden der 34 Einzelversuche die Modelle der Trockenmassenproduktion aufgestellt. Dabei zeigte sich, daß auch bei einer Relativierung der Massen- und Zeitparameter die Massenkurven für die Einzelorgane umweltbedingt stark streuen (s% etwa 20–40%). Es gibt Standorte, die zur Modellbildung besonders geeignet erscheinen, da dort die umweltbedingten Parameterstreuungen sehr klein sind. Die sortenbedingte Variation ist allgemein

geringer. Es läßt sich ein mittleres Wachstumsmodell der Trockenmassen (Blatt, Stengel, Rispen, Kolben, Gesamtpflanze) konstruieren, das eine Schätzung des „wahren“ Modells darstellt. Zur Bildung von allgemeingültigen Modellen sind Versuche unter möglichst verschiedenen Umweltbedingungen und mit möglichst vielen Sorten notwendige Voraussetzung.

Literatur

1. AIRY, O. M.: Production corn seed. In: SPRAGUE, Corn and corn improvement, p. 379–422 (1955). —
2. ALLISON, J. C. S., and D. J. WATSON: The production of dry matter in maize after flowering. Ann. of Bot. **30**, Nr. 119, 365–381 (1966). —
3. BELLMANN, K., A. RAEUBER, CHR. PFEFFER, A. WINKEL, und G. MEINL: Mehrjährige Untersuchungen über Stoffbildung und Entwicklung des Maises. 1. Mitt.: Der Wachstumsverlauf und seine Abhängigkeit von einigen Witterungsfaktoren. Z. Pflanzenzüchtg. **58**, 105–121 (1967). —
4. BÖRGER, H., W. HUHNKE, D. KÖHLER, F. SCHWANITZ und R. von SENGBUSCH: Untersuchungen über die Ursachen der Leistungen der Kulturpflanzen. I. Das Verhalten von Komponenten des Stärkerertrages von Kartoffeln. Der Züchter **26**, 363–370 (1956). —
5. DUDKO, Z. G.: Produktivität der Photosynthese bei Mais im Zusammenhang mit dem Wasserhaushalt der Blätter und der Dynamik der Stomata (russ.). Sb. botan. rabot. Belorusk. otd. Vscs. botan. o-va Nr. 2, 185–188 (1960). —
6. ENGEL, K. H., und A. RAEUBER: Das allometrische Wachstum der Kartoffel. Ein Beitrag zur Festlegung von Wachstumsabschnitten. Z. Pflanzenzüchtung **47**, 114–119 (1962). —
7. FOCKE, R., W. FRANZKE und E. MÜLLER: Beobachtungen über die Stoffproduktion der Maispflanze. Der Züchter **31**, 303–310 (1961). —
8. HOYT, P., and R. BRADFIELD: Effect of varying leaf area by partial defoliation and plant density on dry matter production in corn. Agron. Journ. **54**, 523–525 (1962). —
9. MEINL, G., und K. BELLMANN: Untersuchungen über die Photosynthese, Respiration und Transpiration des Maises unter Berücksichtigung von Unterschieden zwischen Populationen, Pflanzen, Blättern und Blattabschnitten. Biologia Plantarum **7** (1), 41–57 (1965). —
10. RAEUBER, A., und K. H. ENGEL: Untersuchungen über den Verlauf der Massenzunahme bei Kartoffeln (*Sol. tuberosum L.*) in Abhängigkeit von Umwelt- und Erbguteinflüssen. Abhandl. des Meteorol. Dienstes der DDR (1966). —
- 10a. RAEUBER, A., K. BELLMANN, A. WINKEL und CH. PFEFFER: Mehrjährige Untersuchungen über Stoffbildung und Entwicklung des Maises. 2. Mitt.: Möglichkeiten der Vorhersage des Maximalertrages. Z. f. Angew. Meteorol. Im Druck (1967). —
11. SCHWANITZ, F.: Das Ertragsproblem in entwicklungsphysiologischer Sicht. Der Züchter **30**, 45–56 (1960). —
12. SCHWEIGER, W.: Untersuchungen über den Verlauf der Massenzunahme beim Futterroggen. In Vorbereitung (Züchter 1968). —
13. SCHWEIGER, W., und G. MEINL: Untersuchungen zur Stoffproduktion bei Futterkohl. I. Verlauf des Wachstums, der Entwicklung und der Produktivität. Der Züchter **35**, 354–364 (1965). —
14. SENGBUSCH, R. v.: Untersuchungen über die Ursachen der Leistung unserer Nahrungskulturpflanzen. Jb. der Max-Planck-Ges. zur Förd. der Wiss. e. V. S. 200–209 (1956).