

Literatur

1. AMANO, E., and H. H. SMITH: Mutations induced by ethylmethansulfonate in maize. *Mutation Res.* **2**, 344–351 (1965). — 2. ARNASON, T. J., L. MOHAMMED, D. KOCHLER and F. M. RENNEBERG: Mutation frequencies in barley after treatment with γ -radiation, ethylene imine, ethyl methansulfonate and maleic hydrazide. *Canad. J. Genet. Cytol.* **4**, 172–178 (1962). — 3. ARNOLD, C. G.: Selektive Befruchtung. *Ergeb. Biol.* **20**, 67–96 (1958). — 4. ARNOLD, C. G.: Untersuchungen an Röntgenmutanten der *Oenothera berteriana*. I. Über gehäufte, durch Trisomie induzierte Translokationen. *Z. Vererbungsl.* **93**, 417–434 (1962). — 5. ARNOLD, C. G.: Untersuchungen an Röntgenmutanten der *Oenothera berteriana*. II. Über die Ursachen der F_1 -Abweichungen nach Röntgenbestrahlung. *Biol. Zbl.* **82**, 185–207 (1963). — 6. ARNOLD, C. G., and M. KRESSEL: Versuche zur Auslösung von Plasmamutationen bei *Oenothera*. *Z. Vererbungsl.* **96**, 213–216 (1965a). — 7. ARNOLD, C. G., and M. KRESSEL: Über das gehäufte Auftreten trisomen Pflanzen in der Nachkommenschaft diploider Röntgenmutanten bei *Oenothera berteriana*. *Z. Vererbungsl.* **96**, 83–92 (1965b). — 8. ARNOLD, C. G., M. KRESSEL and G. FELLEBERG: Über Translokationen in trisomen Mutanten der *Oenothera berteriana*. *Chromosoma (Berl.)* **14**, 541–548 (1963). — 9. BARI, G.: The mutagenic effect of ethyl methane sulphate alone and in combination with copper on wheat. *Caryologia (Firenze)* **16**, 619–624 (1963). — 10. BENDER, K., and H. GAUL: Nachwäsche, Rücktrocknung und Lagerung bei AMS-behandelten Gerstensamen. *Radiation Bot.* **6**, 508–518 (1966). — 11. CATCHESIDE, D. G.: Non-disjunction in an *Oenothera* interchange heterozygote. *Heredity* **18**, 63–75 (1963). — 12. EHRENBURG, L., A. GUSTAFSSON and U. LUNDQUIST: Viable mutants induced in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas (Lund)* **47**, 241–282 (1961). — 13. FREESE-GERTZEN, E., C. F. KONZAK, R. A. NILAN and R. E. HEINER: The effect of ethyl methansulfonate on the growth response, chromosome structure and mutation rate in barley. *Radiation Bot.* **4**, 61–70 (1964). — 14. GAUL, H.: Die verschiedenen Bezugssysteme der Mutationshäufigkeit bei Pflanzen, angewendet auf Dosis-Effektkurven. *Z. Pflanzenzüchtung* **38**, 63–76 (1957). — 15. GAUL, H.: Ungewöhnlich hohe Mutationsraten bei Gerste nach Anwendung von Äthylmethansulfonat und Röntgenstrahlen. *Naturwissensch.* **49**, 431 (1962). — 16. GAUL, H.: Mutationen in der Pflanzenzüchtung. *Z. Pflanzenzüchtung* **50**, 194–307 (1963). — 17. GAUL, H.: Induced mutations in plant breeding. *Genetics Today, Proc. XI Intern. Congr. of Genet., The Hague*, 689–709 (1964). — 18. KRAUTBLATTER, H., and C. G. ARNOLD: Die unterschiedliche Strahlenempfindlichkeit der Genome von *Oenothera berteriana*. *Radiation Bot.* **7**, 283–287 (1967). — 19. MARQUARDT, H., F. K. ZIMMERMANN und R. SCHWAIER: Nitrosamide als mutagene Agentien. *Naturwissensch.* **50**, 625 (1963). — 20. MARQUARDT, H., F. K. ZIMMERMANN und R. SCHWAIER: Die Wirkung krebsauslösender Nitrosamine und Nitrosamide auf das Adenin-6-45-Rückmutationssystem von *Saccharomyces cerevisiae*. *Z. Vererbungsl.* **95**, 82–96 (1964). — 21. MICHAELIS, A., J. SCHÖNEICH und R. RIEGER: Chromosomenaberrationen bei *Vicia faba* und Ascitestumoren der Maus nach Einwirkung von N-Nitroso-N-methylharnstoff. *Chromosoma (Berl.)* **16**, 101–123 (1965). — 22. MOUTSCHEN-DAHMEN, J. et M.: Interactions ioniques dans les effets radiomimétiques du methane sulfonate d'éthyl (EMS) sur les chromosomes de *Vicia faba*. *Radiation Bot.* **3**, 297–310 (1963). — 23. MOUTSCHEN, J., A. MÖES and J. GILOT: Some meiotic consequences of ethyl methane sulphate and the interaction of copper or zinc. *Experientia (Basel)* **20**, 494–495 (1964). — 24. MÜLLER, A. J.: Mutationsauslösung durch Nitrosomethylharnstoff bei *Arabidopsis*. *Züchter* **34**, 102–120 (1964). — 25. NATARAJAN, A. T., and G. SHIVASANKAR: Studies on modification of mutation response of barley seeds to ethyl methansulfonate. *Z. Vererbungsl.* **96**, 13–21 (1965). — 26. RAO, H. K. S., and E. R. SEARS: Chemical mutagenesis in *Triticum aestivum*. *Mutation Res.* **1**, 387–399 (1964). — 27. RIEGER, R., and A. MICHAELIS: Chromatidenaberrationen nach Einwirkung von Äthylmethansulfonat (Methansulfonsäureäthylester) auf Primärwurzeln von *Vicia faba* L. *Kulturpflanze* **8**, 230–243 (1960). — 28. RÖBBELEN, G.: Wirkungsvergleich zwischen Äthylmethansulfonat und Röntgenstrahlen im Mutationsversuch mit *Arabidopsis thaliana*. *Naturwissensch.* **49**, 65 (1962). — 29. RÖBBELEN, G.: Beiträge zur Mutabilität des Plastoms. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **76**, 416 (1963). — 30. SATO, M., and H. GAUL: Effect of ethylmethanesulfonate on the fertility of barley. *Radiation Bot.* **7**, 7–16 (1967). — 31. SCHWEMMLE, J.: Genetische und zytologische Untersuchungen an *Eu-Oenotheren*. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-l.* **75**, 358–800 (1938). — 32. SJÖDIN, J.: Some observations in X_1 and X_2 of *Vicia faba* L., after treatment with different mutagens. *Hereditas (Lund)* **48**, 565–586 (1962).

Physiologisch-genetische Untersuchungen zur Trockenmassebildung in Maisblättern unter Berücksichtigung von Stofftransport und Ertrag

R. FOCKE

Institut für Pflanzenzüchtung Bernburg der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Physiological-Genetic Investigations on Dry Matter Formation in Maize Leaves, with Special Attention to Transport and Yield

Summary. The formation and transport of assimilation products were examined in order to determine their relation to growth and yield. Pieces of maize leaves were used for this purpose. The three genotypes tested showed differences between the quantities of assimilation products that were 1) transported from leaves during the day, 2) accumulated in leaves in the daytime, and 3) respired at night.

The ratio of day/night dispersion of assimilation products determines the extent of vegetative or generative growth. This characteristic exhibits hereditary variation and can be modified as experiments on plant density have shown.

The hybrid has a lower respiration, probably as the result of an enzymatic reaction which requires less energy

for its completion, and is regarded as the primary cause for the development of heterosis.

Einleitung

Der Umfang der Assimilationsfläche und die pro dm^2 Blattfläche in der Zeiteinheit produzierte Stoffmenge sind die bestimmenden Faktoren für den Ertrag. Der Stoffgewinn einer Blattfläche ist abhängig von der Lichtsumme und -qualität, der Temperatur und dem CO_2 -Gehalt der Luft. Physiologische und morphologische Gegebenheiten beeinflussen andererseits bei entsprechenden Umweltverhältnissen die pro dm^2 erzeugte Stoffmenge.

Die den Züchter interessierende Frage nach den erblichen Unterschieden der apparenten Assimilation

der Blattfläche innerhalb einer Art ist eingehend untersucht und von NÁTR (1966) unter Berücksichtigung umfangreicher Literatur diskutiert worden. KRANZ (1966; dort weitere Literatur) ermittelte in umfangreichen Arbeiten Stoffproduktion und Assimilationsleistung in der Evolution der Kulturpflanzen. In einem Symposiumsbericht wurden von LIETH (1962) die vielfältigen Probleme und Methoden zur Bestimmung der Stoffproduktion eingehend behandelt. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzbildung bei Kulturpflanzen und Pflanzengemeinschaften bearbeiteten MEDINA und LIETH (1964). KOBLET und NÖSBERGER (1965) führten Untersuchungen über den Ertragsaufbau von 3 Weißkleesorten und Rotklee unter Berücksichtigung von Blattfläche, Lichtintensität, Temperatur und Saugspannung der Bodenfeuchtigkeit durch, wobei auch hier die Blattfläche für die Stoffproduktion die dominierende Rolle spielt. MEINL und BELLMANN (1965) haben über den Gasaustausch ganzer Maispflanzen 3 Sorten untersucht und signifikante Unterschiede in der CO_2 -Aufnahme pro Stunde festgestellt. Bei einem Vergleich pro dm^2 Blattfläche und Stunde konnte jedoch an diesen Sorten kein signifikanter Unterschied in der CO_2 -Aufnahme festgestellt werden.

Über die durch die Assimilateanhäufung hervorgerufene Gewichtszunahme der Blätter konnten wir die Stoffproduktion der Maispflanze u. a. in verschiedenen Entwicklungsstadien bestimmen und dabei Unterschiede in der pro dm^2 Blattfläche erzeugten Stoffmenge feststellen (Focke 1965). Da sich mit der von uns verwendeten Methodik in ersten Versuchen bereits genetische Unterschiede bezüglich der pro dm^2 Blattfläche erzeugten Stoffmenge abzeichneten, wurde an 2 Linien und der entsprechenden Hybride über 2 Jahre die Blattflächenleistung in verschiedenen Entwicklungsstadien bestimmt.

In vorliegender Mitteilung wird über Differenzen in der Blattflächenleistung zwischen Linien und Hybriden berichtet. Fernerhin wird die Frage geprüft, ob im Tag-Nachtrhythmus der aus den Blättern abzuleitenden Assimilate neben umweltbedingten Einflüssen auch erbliche Unterschiede vorhanden sind und gegebenenfalls ein Zusammenhang mit der Entstehung des Heterosiseffektes besteht. Da unterschiedliche Standweiten beim Mais das Verhältnis der Kolbentrockenmasse zur Resttrockenmasse verändern, wird die weitere Frage aufgeworfen, ob sich diese Veränderung in unterschiedlichen Tag-Nachtrhythmen der Stoffableitung aus den Blättern widerspiegelt. Die pro dm^2 Blattfläche erzeugte Assimilatmenge der beiden Linien sowie der Hybride wurde in Beziehung zur Blattfläche und produzierten Trockenmasse der Pflanze gebracht.

Methoden

Zur gewichtsmäßigen Bestimmung der Assimilate aus den Maisblättern wurden mit einem Korkbohrer 10 Blattstücke pro Blatt und Probe ausgestanzt. Um außer der Gewichts Differenz einer Blattfläche zwischen morgens und abends die Tagableitung aus dem Blatt sowie die Nachtatmung zu erfassen, wurde jeweils die Hälfte eines zur Gewichtsbestimmung ausgewählten Maisblattes (8. Blatt) an der Basis vom

Rand bis zur Hauptrippe quer durchschnitten. Der Probenahmezyklus war wie folgt:

- | | |
|---|----------|
| 1. morgens | } 1. Tag |
| 2. abends | |
| 3. abends, morgens eingeschnitten | |
| 4. morgens | } 2. Tag |
| 5. morgens, Vortag abends eingeschnitten | |
| 6. morgens, Vortag morgens eingeschnitten | |
| 7. abends | |
| 8. abends, Vortag abends eingeschnitten | |
| 9. abends, morgens eingeschnitten | |

Die Proben 1. (morgens), 2. (abends) und 3. (abends, morgens eingeschnitten) wurden für beide Linien (I_6) und die Hybride in der Entwicklungsphase vor dem Pollenstäuben in den Jahren 1965/66 an 35 Tagen, in der Phase nach dem Pollenstäuben an 58 Tagen gezogen. Die Probenahme erfolgte morgens um 7⁰⁰ und abends um 17⁰⁰. Die 10 Blattstanzstücke je Probe wurden einzeln im absolut trockenen Zustand gewogen. Die Blattfläche der Pflanzen wurde in der Weise bestimmt, daß die Länge und Breite des einzelnen Blattes gemessen und die Fläche aus einem gleichschenkligen Dreieck errechnet wurde. Ein Teil der Blätter verjüngt sich konisch; der dadurch bei der Berechnung entstehende Fehler wurde in Stichproben geprüft und kann vernachlässigt werden. Die Bestimmung der Blattfläche und Trockenmasse erfolgte in den Jahren 1965/66 an einzelnen Maispflanzen, die wahllos in 4- bzw. 10facher Wiederholung aus Parzellen in 2facher Wiederholung mit einer Größe von 50 m^2 entnommen wurden. Die Maisaussaat fand 1965 bei der Normalsaat am 26. 4. und bei der Spätsaat am 10. 6. statt, 1966 am 27. 4. und 7. 6. Die

Tabelle 1. *Tagestemperatur der Tage, an denen im Jahre 1965 Proben genommen wurden.*

		Mittl. Tages- temperatur (Mittel der Probe- nahmetage)	Maximale Tages- temperatur (Mittel der Probe- nahmetage)	Minimale Tages- temperatur (Mittel der Probe- nahmetage)
Normal- saat	vor Pollen- stäuben	17,3	22,3	13,1
	nach Pollen- stäuben	14,9	20,5	9,3
	Gesamt	15,6	21,7	10,5
Spät- saat	vor Pollen- stäuben	15,8	21,4	10,5
	nach Pollen- stäuben	14,1	20,8	8,9
	Gesamt	14,9	21,1	9,7

Tabelle 1a. *Tagestemperaturen der Tage, an denen im Jahre 1966 Proben genommen wurden.*

		Mittl. Tages- temperatur (Mittel der Probe- nahmetage)	Maximale Tages- temperatur (Mittel der Probe- nahmetage)	Minimale Tages- temperatur (Mittel der Probe- nahmetage)
Normal- saat	vor Pollen- stäuben	17,8	23,0	12,2
	nach Pollen- stäuben	16,0	21,2	11,7
	Gesamt	16,6	21,9	11,9
Spät- saat	vor Pollen- stäuben	17,7	23,5	12,1
	nach Pollen- stäuben	13,0	18,0	8,9
	Gesamt	14,8	20,2	10,2

Temperaturmittel der Tage, an denen Blattstücke ausgestanzt wurden, sind in den Tabellen 1 und 1a angegeben. Die Lichtmessungen im Standweitenversuch führten wir mit einem Luxmeter der Firma Elektro-Physikalische Werkstätten Dr. B. Lange und Th. Mensing, Berlin-Köpenick, aus; sie sind in der Tabelle 2 wiedergegeben.

Tabelle 2. *Lichtmessungen (in Lux) in einem Mais-Standweitenversuch im Mittel eines sonnigen und eines bedeckten Tages.*

Außerhalb des Bestandes	8 Uhr morgens 6000 Lux	12 ³⁰ Uhr mittags 21000 Lux	15 ³⁰ Uhr nachmittags 6000 Lux
Standweite in cm	Lux in 1/2 Höhe	Lux in 1/2 Höhe	Lux in 1/2 Höhe
20 × 20	1930	450	6500
40 × 40	2650	1020	7420
80 × 80	4000	2570	7750

Ergebnisse

Die in der Tabelle 3 nebeneinander aufgeführten Werte für die Trockenmasse je dm² frischer Maisblattfläche zeigen, daß die Blätter mit zunehmendem Entwicklungsgrad allgemein schwerer werden. Ein Vergleich der drei Genotypen in der morgens gezogenen Probe getrennt nach Entwicklungsphase läßt Unterschiede erkennen. Die Linie 4 besitzt vor dem Pollenstäuben die dünnsten Blätter, gefolgt von der Hybride und der Linie 9; nach dem Pollenstäuben hat die Hybride die dünnsten Blätter. Die pro Bodenfläche größere Blattfläche der Hybride kann dafür nicht verantwortlich sein, denn die Linie 9 hat stärkere Blätter als die Linie 4, letztere aber eine weit geringere Blattfläche pro Bodenfläche. Der Lichtgenuß und die Dicke der Blätter stehen jedoch, wie später noch gezeigt werden soll, im Zusammenhang. Viele dünne Blätter besitzen hinsichtlich der Lage des Lichtkompensationspunktes, der Belüftung sowie der Differenzen zwischen Tag- und Nachttemperatur Vorteile gegenüber wenigen, dickeren Blättern.

Tabelle 3. *Blatttrockenmasse in g je dm² frischer Maisblattfläche von 2 Linien und der Hybride im Mittel zweijähriger Ergebnisse von Normal- und Spätsaat.*

	Linie 4		Linie 9		Hybride 4 × 9	
	vor Pollenstäuben	nach Pollenstäuben	vor Pollenstäuben	nach Pollenstäuben	vor Pollenstäuben	nach Pollenstäuben
morgens	0,386	0,518	0,404	0,530	0,398	0,490
abends	0,423	0,559	0,424	0,546	0,441	0,528
abends, morgens eingeschnitten	0,459	0,596	0,448	0,571	0,467	0,570

Dies könnte mit zur Erklärung der Heterosis herangezogen werden; die eigentlichen Ursachen der größeren Flächenausdehnung bei geringerer Blattdicke sind jedoch in genphysiologischen Bereichen zu suchen.

Der Vergleich von Blattgewichten zwischen morgens und abends sowie abends, morgens eingeschnitten, ermöglicht die Bestimmung der am Tag im Blatt akkumulierten und nachts abzuleitenden Assimilate sowie der während des Tages aus dem

Tabelle 4. *Varianztabelle zur Tabelle 3.*

vor dem Pollenstäuben				
	FG	SQ	MQ	F
Gesamt	314	1627905		
Probenahme	104	1310990	12606	9,49 ⁺⁺
Genotypen	2	40722	20361	15,33 ⁺⁺
Rest	208	276193	1328	
nach dem Pollenstäuben				
Gesamt	521	2357882		
Probenahme	173	1584352	9158	4,62 ⁺⁺
Genotypen	2	87230	43615	21,98 ⁺⁺
Rest	346	686300	1984	

Tabelle 5. *Relative Werte der Blatttrockenmasse von 1 dm² frischer Maisblattfläche von 2 Linien und der Hybride im Mittel zweijähriger Ergebnisse von Normal- und Spätsaat.*

		Relativ					
		100%			abends, morgens eingeschnitten		
		4	9	4 × 9	4	9	4 × 9
morgens	vor Pollenstäuben	110	x	x	119	x	x
	nach Pollenstäuben	108	x	x	115	x	x
	vor Pollenstäuben	x	105	x	x	111	x
	nach Pollenstäuben	x	103	x	x	108	x
4 × 9	vor Pollenstäuben	x	x	111	x	x	117
	nach Pollenstäuben	x	x	108	x	x	116
abends	vor Pollenstäuben	x	x	x	109	x	x
	nach Pollenstäuben	x	x	x	107	x	x
	vor Pollenstäuben	x	x	x	x	106	x
	nach Pollenstäuben	x	x	x	x	105	x
4 × 9	vor Pollenstäuben	x	x	x	x	x	106
	nach Pollenstäuben	x	x	x	x	x	108

Blatt abgeleitet. Vor dem Pollenstäuben akkumuliert die Linie 4 pro dm²/Tg. 37 mg, die Linie 9 20 mg und die Hybride 43 mg Assimilate. Während des Tages werden folgende Mengen aus den Blättern abgeleitet (Differenz zwischen abends und morgens eingeschnitten): Linie 4 36 mg, Linie 9 24 mg, Hybride 26 mg. Nach dem Pollenstäuben akkumuliert die Linie 4 41 mg, die Linie 9 16 mg und die Hybride 38 mg; am Tage werden die folgenden Mengen abgeleitet: Linie 4 37 mg, Linie 9 25 mg, Hybride 42 mg. In der Tabelle 4 sind die statistischen Werte

für den Stoffzuwachs der 2 Entwicklungsstadien angegeben. Sowohl zwischen den Probenahmen als auch den Genotypen ergibt sich eine gute Sicherung der Ergebnisse.

Die Summe aus der akkumulierten und abgeleiteten Menge gibt die pro dm² Blatt produzierte Stoffmenge an. Für die Linie 4 beträgt dieser Wert $37 + 36 = 73$ mg dm² in der Zeit von 7 bis 17 Uhr. Auf die nachts stattfindenden Stoffverluste der Blätter soll noch eingegangen werden, um dann einen Gesamtüberblick über die tägliche Stoffproduktion zu erhalten.

In der Tabelle 5 findet sich eine Gegenüberstellung in Relativzahlen hinsichtlich der Tag-Nachtableitung vor und nach dem Pollenstäuben. Danach beträgt die tägliche Akkumulation der Linie 4 in der vegetativen Phase 10%, in der generativen 8%, die der Hybride 11% und 8%. Nur knapp die Hälfte vermag dagegen die Linie 9 pro dm² Blattfläche zu akkumulieren. In der Tagableitung liegen sowohl die Linie 4

gestaute Menge nachts im Blatt unterschiedlich stark abgebaut. Bei der Linie 4 bleiben 8 bzw. 19 mg, bei der Hybride dagegen 12 bzw. 30 mg als wägbare Substanz außer der am Tage abgeleiteten Menge erhalten. Der genetisch-physiologische Vorteil der Hybride gegenüber der Linie 4 besteht demnach in einem geringeren Stoffverlust während der Nacht bei gleichem Stoffgewinn am Tage. Die von der Linie 9 tagsüber akkumulierten Stoffe werden des Nachts restlos verbraucht, so daß sich die Pflanze in erster Linie aus den während des Tages abgeleiteten Stoffen aufbaut bzw. diese teilweise sogar noch angreift. Da im Durchschnitt der 3 Genotypen vor dem Pollenstäuben, also in der sichtbaren vegetativen Phase, die am Tage akkumulierten Stoffe bis auf 2 mg wieder verbraucht werden, erhärtet sich die These, daß der am Tage abgeleitete Teil für den vegetativen Aufbau der Pflanze verantwortlich und der am Tage akkumulierte Teil vorwiegend Energielieferant ist. Geringerer Stoffverlust bedingt, wie es bei der Hybride der Fall

Tabelle 6. Bestimmung der Atmungsintensität an der Blattoffenmasse in g je dm² frischer Maisblattfläche von 2 Linien und der Hybride im Mittel zweijähriger Ergebnisse von Normal- und Spätsaat.

	Linie 4		Linie 9		Hybride 4 × 9		Ø	
	vor Pollenstäuben	nach Pollenstäuben	vor Pollenstäuben	nach Pollenstäuben	vor Pollenstäuben	nach Pollenstäuben	vor Pollenstäuben	nach Pollenstäuben
morgens, 2. Tag	0,394	0,522	0,410	0,532	0,398	0,482	0,401	0,512
morgens, 2. Tag Vortag abends, eingeschnitten	0,402	0,541	0,396	0,532	0,410	0,512	0,403	0,528
Differenz	+0,008	+0,019	-0,014	±0,000	+0,012	+0,030	+0,002	+0,016

als auch die Hybride mit 9% und 7% bzw. 6% und 8% etwas unter dem Betrag der Akkumulation; bei der Linie 9 ist die Tagableitung dagegen höher als die Akkumulation. Der Tag-Nachtrhythmus der Stoffableitung ist demnach nicht nur auf Umweltfaktoren, sondern auch auf erbliche Ursachen zurückzuführen. Da die Linie 9 eine größere Blattfläche (Tab. 7) bei geringerem Kolbenanteil als die Linie 4 besitzt, wäre die Annahme gerechtfertigt, daß relativ verstärkte Tagableitung das Blattflächenwachstum besonders begünstigt.

Die schnelle Blattflächenausdehnung bei guter Reproduktion der Hybride kann damit jedoch noch nicht erklärt werden; dazu ist die Einbeziehung der Werte des nächtlichen Stoffverlustes pro dm² Blattfläche infolge Atmung notwendig. Die oben wiedergegebenen Werte beziehen sich auf die Stoffbildung zwischen morgens 7 Uhr und abends 17 Uhr. Die vor 7 Uhr und nach 17 Uhr noch stattfindende Stoffproduktion wurde gemeinsam mit der nachts erfolgenden Atmung mittels des nachstehenden Probenahmezyklus erfaßt. Die am Tage im Blatt akkumulierten Stoffe wurden durch einen Einschnitt um 17 Uhr an der nächtlichen Ableitung gehindert und somit den dissimilatorischen Prozessen im Blatt ausgesetzt. Wie stark der durch die Atmung verursachte Abbau in diesen Blättern war, wurde durch einen Gewichtsvergleich mit nicht eingeschnittenen, am Morgen des 2. Tages entnommenen Blättern festgestellt. In der Tabelle 6 ist diese Gegenüberstellung des Atmungsverlustes der 3 Genotypen vorgenommen worden. Während zwischen der Linie 4 und der Hybride in der am Tage im Blatt (pro dm²) akkumulierten Stoffmenge kaum ein Unterschied bestand, wird diese an-

ist, vorwiegend die Ausbildung der generativen Organe. Im Durchschnitt der Genotypen bleiben in der Zeit vor dem Pollenstäuben nur 2 mg, 16 mg aber nach dem Pollenstäuben erhalten (Tab. 6). Diese von uns schon früher getroffene Feststellung konnte somit erneut belegt werden.

Die von den 3 Genotypen bei Normalsaat und teilweiser Spätsaat in den Jahren 1965/1966 unter Berücksichtigung der Blattfläche geerntete Trockenmasse ist in der Tabelle 7 wiedergegeben. Auffallend ist die geringe Blattfläche der Linie 4, der Linie mit guter Stoffproduktion pro Blattflächeneinheit. Die Linie 9 mit der absolut schlechten, aber relativ guten Tagableitung zeichnet sich im Vergleich zu Linie 4 durch größere Blattfläche und Pflanzenlänge aus. Demnach ist nicht die absolute Leistung pro dm² Blattfläche für die Größe der Pflanze entscheidend, sondern vielmehr der Rhythmus der Stoffableitung. Genetisch gesehen sind die Anlagen für den Tag-Nachtrhythmus der Stoffableitung bzw. Stoffverteilung ausschlaggebend für das Größenwachstum. Die Ursache der geringeren Kolbentrockenmasse der Linie 9 ist, wie bereits ausgeführt, anscheinend in der Kombination von geringerer Akkumulation der Assimilate mit verstärktem Nachtabbau zu suchen. Die Gesamttrockenmasse der Linie 9 ist zwar auf Grund der größeren Blattfläche höher, die pro dm² Blatt erzeugte Trockenmasse bei der Normalsaat jedoch wesentlich geringer. Zwischen den Gewichten der Blattstanzstücke und den unter Berücksichtigung der Blattfläche ermittelten Trockenmasseerträgen gibt es demnach eine Übereinstimmung. Die höhere Trockenmasseleistung der Linie 9 gegenüber 4 bei Spätsaat läßt sich damit erklären, daß die Ernte kurz nach

dem Beginn der Blüte vorgenommen wurde, also zu einem Zeitpunkt, bei dem die Linie 4 erst mit verstärkter Akkumulation begann. Der hohe Trockenmasseertrag der Hybride mit dem hohen Kolbentrockenmasseanteil pro dm² Blattfläche resultiert aus guter täglicher Blattflächenleistung (Akkumulation und Tagableitung) mit einhergehendem geringerem nächtlichem Stoffverlust. Der Grund für die bessere

Tabelle 7. Beziehungen zwischen Blattfläche und Trockenmasse von 2 Linien und der Hybride in den Jahren 1965/66, getrennt nach Normal- und Spätsaat.

	Linie 4		Linie 9		Hybride 4 × 9	
	Normal-saat	Spät-saat	Normal-saat	Spät-saat	Normal-saat	Spät-saat
Blattfläche in dm ²	11,3	11,5	16,5	14,8	26,4	20,1
Kolbentrockenmasse in g	69,4	38,1	63,9	31,7	149,6	128,2
Resttrockenmasse in g	64,0	37,6	81,2	76,8	113,9	100,0
Gesamt oberirdische Trockenmasse in g	133,4	75,7	145,1	108,5	263,5	228,2
Trockenmasse in g pro 1 dm ² Blattfläche	11,8	6,6	8,8	7,3	10,0	11,3

Tabelle 8. Blatttrockenmasse in g pro dm² frischer Maisblattfläche von 3 verschiedenen Standweiten.

	Standweiten		
	20 × 20 cm	40 × 40 cm	80 × 80 cm
morgens	0,389	0,458	0,508
abends	0,390	0,483	0,572
abends, morgens eingeschnitten	0,442	0,490	0,576
Differenz morgens: abends Akkumulation	0,001	0,025	0,064
abends: abends, morgens eingeschnitten Tagableitung	0,052	0,007	0,004

Tabelle 9. Beziehungen zwischen Blattfläche und Trockenmasse von 3 verschiedenen Standweiten.

	Standweiten		
	20 × 20 cm	40 × 40 cm	80 × 80 cm
Blattfläche pro Pflanze dm ²	14,7	18,4	18,4
Kolbentrockenmasse pro Pflanze g	66,6	124,1	171,8
Resttrockenmasse pro Pflanze g	70,0	102,0	121,0
Gesamt trockenmasse pro Pflanze g	136,6	226,1	292,8
g pro 1 dm ² Blattfläche	9,3	12,3	15,9
Gesamt trockenmasse pro 1 m ² Bodenfläche g	3415	1413	458

Tabelle 10. Varianztabelle des Standweitenversuches (Tab. 8).

	FG	SQ	MQ	F
Gesamt	71	421 214		
Probenahme	23	82 462	3 585	1,88 ⁺
Standweiten	2	251 211	125 606	66,00 ⁺⁺
Rest	46	87 541	1 903	

Blattflächenexpansion der Hybride, bei der eine relativ starke Tagableitung der Assimilate nicht feststellbar war, müßte demnach, wie bereits gesagt, in dem verhältnismäßig geringen Niveau der Atmung pro Gewichtseinheit Assimilate zu suchen sein.

Die anhand des unterschiedlichen genetischen Materials aufgestellte These, daß die Stoffakkumulation in den Blättern die Ausprägung der generativen Organe fördert und relativ hohe Tagableitung der Assimilate aus den Blättern die der vegetativen, wurde an einem weiteren Versuch überprüft. Es ist bekannt (SARPE 1962), daß mit der Vergrößerung des Standraumes der Einzelpflanze der relative Anteil des Kolbens an der gesamten Trockenmasse der Pflanze steigt. Demnach war zu erwarten, daß das veränderte Verhältnis von Kolben zu Resttrockenmasse bei unterschiedlicher Standweite sich auch in einem veränderten Rhythmus der Stoffableitung äußert. In der Tabelle 8 sind die Werte der pro dm² Blattfläche erzeugten Stoffmenge einschließlich ihrer Dynamik enthalten. Die Tabelle 9 gibt die entsprechenden Werte für die Blattfläche und die Pflanzengewichte wieder. Mit zunehmendem Standraum der Pflanze steigt sowohl die pro dm² frischer Blattfläche vorhandene Trockenmasse als auch die Blattfläche selbst an. Durch die Erweiterung des Standraumes steigt auch die am Tage im Blatt akkumulierte Assimilatmenge und der Anteil Kolbentrockenmasse an der Gesamttrockenmasse der Pflanze an; die am Tage abgeleitete Stoffmenge geht jedoch zurück. So finden an diesem Versuch mit variierten Standraumverhältnissen die eingangs an unterschiedlichem genetischem Material getroffenen Feststellungen ihre Bestätigung.

Diskussion

Die unterschiedliche Stoffproduktion pro Blattflächeneinheit ist, abgesehen von Entwicklungszustand und Umweltverhältnissen, bei den untersuchten Genotypen auf mehrere voneinander zu trennende Eigenschaften zurückzuführen. Es handelt sich dabei 1. um die Menge der am Tage aus der Blattfläche abgeleiteten, 2. um die Menge der am Tage im Blatt angereicherten und 3. um die Menge der des Nachts veratmeten Assimilationsprodukte. Nach den erhaltenen Ergebnissen scheinen beliebige Kombinationen dieser 3 Faktoren mit quantitativ unterschiedlicher Höhe möglich zu sein. Wenn das relative Verhältnis der am Tage abgeleiteten zu den am Tage akkumulierten Assimilationsprodukten des Blattes das verstärkte Wachstum der Pflanze nach der vegetativen bzw. generativen Seite hin bestimmt, sind für die Züchtung und den Pflanzenbau neue Aspekte gegeben. Für die Züchtung würde es bedeuten, daß der gewünschten Nutzungsrichtung entsprechend selektiert werden kann. Bei Futterpflanzen würde der Typ mit relativ starker Tagableitung den Vorzug haben, weil es in erster Linie um die Nutzung ihrer vegetativen Phase geht. Die erfolgreiche Selektion auf hohen Kornertrag beim Getreide würde nach diesen Ergebnissen nicht unbedingt eine große, blattreiche Pflanze voraussetzen, wenn das Wasser der ertragsbegrenzende Faktor ist.

Da das Verhältnis der Tag-Nachtableitung sowohl phänotypisch als auch genotypisch gesteuert werden kann, wäre auch von pflanzenbaulicher Seite aus

daran zu denken, diesen Rhythmus der Assimilateableitung, z. B. mit Hilfe von Wachstumsregulatoren, zu steuern. Bei den Futterpflanzen mit Langtagcharakter ist in den Sommermonaten an eine Verbesserung des vegetativen Wachstums zu denken, für die Samennutzung in umgekehrter Richtung.

Physiologisch-genetisch gesehen ist die Maispflanze das Ergebnis aus dem Zusammenwirken von Wachstumsfaktoren, gekennzeichnet durch die Tagableitung, mit den Entwicklungsfaktoren, die durch die Stoffakkumulation charakterisiert sind.

Das Auftreten der Heterosis und der mit ihr verbundenen Besonderheiten in morphologischer und physiologischer Hinsicht ist eingehend von GOWEN (1952) untersucht worden. An der von uns geprüften Hybride beobachteten wir im Vergleich zu den beiden Eltern dünnere Blätter. Folglich wäre auf einen niedrigeren Lichtkompensationspunkt, gekoppelt mit stärkerer Verdunstung und Angleichung an die Umwelttemperatur bei gutem CO₂-Austausch, zu schließen. Da diesen Vorteilen auch Nachteile gegenüberstehen, ist allein aus dem abweichenden anatomischen Verhalten der Heterosiseffekt nicht zu erklären. Viel eher scheint die geringere Atmung der Hybride eine Ursache für die Heterosis zu sein. Gutes Blattflächen- und Längenwachstum kann durch eine etwas verbesserte Assimilationsleistung bei normaler Atmung oder durch normale Assimilation bei stark herabgesetzter Atmung hervorgerufen werden. Vorausgesetzt, daß die Atmung im überoptimalen Bereich linear mit der Temperatur steigt, die Assimilation hingegen degressiv, wird sich eine prozentuale Herabsetzung der Atmung im überoptimalen Bereich gewichtsmäßig günstiger auf die Stoffproduktion auswirken. McWILLIAM und GRIFFING (1965) konnten im Phytotron zeigen, wie die Heterosis sich im überoptimalen Temperaturbereich am stärksten, im optimalen am schwächsten manifestiert. Die geringere Hitzestabilität der von den Genen der Linien gesteuerten Enzyme sehen die genannten Autoren mit als eine Erklärung an.

Nach der von uns festgestellten geringeren Atmung der Hybride könnten die Ursachen der Heterosis im vollständigeren, weniger energieaufwendigen enzymatischen Reaktionsablauf zu suchen sein. Die Überwindung des für eine biochemische Reaktion erforderlichen Energieniveaus wird um so größer, je unvollkommener die enzymatische Wirkung ist. Da die enzymatische Wirkung bei Hybriden vollkommener als bei Linien ist, wird verständlich, weshalb der Energiebedarf und mithin die Atmung bei Hybriden geringer werden kann. Diese Betrachtungsweise würde beim Mais zu einer verständlichen Erklärung

führen, weshalb die Heterosis nur unter bestimmten Voraussetzungen auftritt und die Fälle negativer Heterosis verhältnismäßig selten sind.

Zusammenfassung

Mit Hilfe von Blattstanzstücken ist beim Mais die Bildung und der Transport von Assimilaten in der Pflanze in Beziehung zum Wachstum und Ertrag untersucht worden.

Bei drei geprüften Genotypen traten Unterschiede in der Menge der am Tage aus dem Blatt abgeleiteten, der am Tage im Blatt angereicherten und der des Nachts veratmeten Assimilate auf.

Das Verhältnis der Tag-Nachtableitung der Assimilate entscheidet über den Umfang des vegetativen bzw. generativen Wachstums. Diese Eigenschaft ist erblich variabel und zeigt eine durch Standweitenversuche ermittelte Modifikabilität.

Die Hybride zeichnet sich durch eine geringere Atmung aus, deren Ursachen in einem vervollständigten, weniger energieaufwendigen enzymatischen Reaktionsablauf gesehen und als primär für das Zustandekommen des Heterosiseffektes betrachtet werden.

Frl. E. VOIGTLÄNDER sei für technische Mitarbeit auch an dieser Stelle herzlich gedankt.

Literatur

1. FOCKE, R.: Gewichtsbestimmung der Assimilate in den Maisblättern als Maß für die Stoffproduktion. *Der Züchter* **35**, 283–290 (1965). — 2. GOWEN, J. W.: *Heterosis*. Ames, Iowa: Iowa State College Press 1952. — 3. KOBLET, R., und J. NÖSBERGER: Untersuchungen über den Ertragsaufbau bei Weiß- und Rotklee. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* **122**, 314–333 (1965). — 4. KRANZ, A.: Stoffproduktion und Assimilationsleistung in der Evolution der Kulturpflanzen. *Biol. Zbl.* **85**, 597–626 und 681–734 (1966). — 5. LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart: Gustav Fischer-Verlag, 1962. — 6. McWILLIAM, J. R., und B. GRIFFING: Temperature-dependent Heterosis in maize. *Aust. J. Biol. Sci.* **18**, 569–583 (1965). — 7. MEDINA, E., und H. LIETH: Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. *Beitr. Biol. Pflanzen* **40**, 451–494 (1964). — 8. MEINL, G., und K. BELLMANN: Untersuchungen über die Photosynthese, Respiration und Transpiration des Maises unter Berücksichtigung von Unterschieden zwischen Populationen, Pflanzen, Blättern und Blattabschnitten. *Biol. Plant. (Praha)* **7**, 41–57 (1965). — 9. NÁTR, L.: Odrůdové rozdíly v intenzitě fotosyntézy. *Rostlinná výroba* **12**, 163–178 (1966). — 10. ŠARPE, N.: Über die Beziehungen von Bestandesdichte, Wachstum, Entwicklung und Ertrag bei Mais-Doppelhybriden. Tagungsberichte Nr. 48 der DAL S. 167 bis 174 (1962).