

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 74 (1964)

**Artikel:** Blattfläche und Trockensubstanzproduktion von Kleebeständen in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen

**Autor:** Nösberger, Josef

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-52026>

#### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 22.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# **Blattfläche und Trockensubstanzproduktion von Kleebeständen in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen**

Von *Josef Nösberger*

Aus dem Institut für Pflanzenbau  
der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich

Vorstand: Prof. Dr. R. Koblet

Manuskript eingegangen am 3. März 1964

## **Inhaltsverzeichnis**

1. Einleitung und Problemstellung .....	109
2. Pflanzenmaterial und Versuchsboden .....	111
2.1. Pflanzenmaterial .....	111
2.2. Versuchsboden .....	111
3. Methoden .....	113
3.1. Der Feldversuch .....	113
3.2. Die Erfassung einiger wichtiger Umweltfaktoren .....	114
3.2.1. Die Messung der Beleuchtungsverhältnisse über und unter dem Bestand	114
3.2.2. Die Temperaturmessungen .....	115
3.3. Die Entnahme und Verarbeitung der Proben von Weissklee und Mattenklee .....	116
3.4. Statistische Bearbeitung der Versuchsdaten .....	117
4. Ergebnisse .....	119
4.1. Erhebungen über die Umweltverhältnisse .....	119
4.1.1. Verlauf der Beleuchtungsstärke .....	119
4.1.2. Verlauf der Temperatur .....	120
4.1.3. Niederschläge und Bodenfeuchtigkeit .....	122
4.2. Der Ertragsaufbau von Weisskleebeständen .....	124
4.2.1. Die Veränderung der Blattfläche .....	126
4.2.2. Einfluss der Blattfläche auf die relative Beleuchtungsstärke unter dem Bestand .....	130
4.2.3. Diskussion .....	132
4.2.4. Der Verlauf der Nettoassimulationsrate .....	135
4.2.5. Diskussion .....	138
4.2.6. Die absolute Trockensubstanzproduktion .....	140
4.2.6.1. Die wöchentliche Zu- oder Abnahme der Trockenmasse .....	140
4.2.6.2. Der Ertrag der einzelnen Schnitte .....	143
4.2.6.3. Diskussion .....	144

4.3. Der Ertragsaufbau von Beständen des Mattenklees .....	147
4.3.1. Die Veränderung der Blattfläche .....	150
4.3.2. Diskussion .....	151
4.3.3. Der Verlauf der Nettoassimulationsrate des Mattenklees .....	152
4.3.4. Die wöchentliche Trockensubstanzzunahme der oberirdischen Teile und der Ertrag der einzelnen Schnitte .....	154
4.3.5. Diskussion .....	155
5. Zusammenfassung .....	157
Summary .....	159
Literaturverzeichnis .....	161

## 1. Einleitung und Problemstellung

Die in der Ernte anfallenden Endprodukte des Pflanzenbaues sind das Ergebnis von sehr komplex verketteten biochemischen und physikalischen Einzeltätigkeiten. Das Problem der Ertragsbildung umfasst in seiner Gesamtheit die Wirkung der Außenfaktoren auf alle physiologischen Prozesse in der Pflanze, die Beziehungen zwischen diesen Prozessen und ihre Abhängigkeit von der genetisch bestimmten Reaktionsweise der Pflanze. Wohl hat uns die Pflanzenphysiologie und Biochemie in viele Teilprozesse schon einen tiefen Einblick gewährt. Die Kenntnisse über die Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen chemischen Reaktionen sind aber noch zu lückenhaft, um von der Umwelt auf den voraussichtlichen Ertrag schliessen zu können. Dem Pflanzenbauer ist deshalb ein tieferes Eindringen in die Gesetzmässigkeiten der Ertragsbildung erschwert. Brooks (1948) schildert die Schwierigkeiten treffend, wenn er sagt: "The producer of crops is concerned with the integration of all the factors which determine plant growth and development, and it is a basic knowledge of this integration which is at present deficient."

Trotz dieser skizzierten Schwierigkeiten sucht man nach Methoden, die es ermöglichen, landwirtschaftlich bedeutsame Gesetzmässigkeiten des Ertragsaufbaues zu erfassen.

Die in den Laboratorien entwickelten Verfahren zur Messung der Photosynthese eignen sich meistens nicht für Untersuchungen an Pflanzenbeständen im Freiland. Es besteht die Gefahr, dass diese Methoden die Umwelt – deren Einfluss man erforschen will – verändern. Ein noch grösseres Hindernis für diese Arbeitsweise ist die hohe Variabilität der Pflanzen; diese kann nur durch eine genügende Zahl gleichzeitig wiederholter Messungen berücksichtigt werden.

Einzelne Forscher entwickelten Apparaturen, um die Kohlensäureassimilation der Pflanzen im Freien zu verfolgen.

Thomas und Hill (1949) bauten Glaskammern, in denen sie die Photosynthese mehrerer Pflanzen messen konnten. Keller und Koch (1962) verwendeten den Ultrarotabsorptionsschreiber, um den Gasstoffwechsel einzelner Blätter zu charakterisieren. Die mit diesen und ähnlichen Methoden erfassten Zusammenhänge sind aber nicht vorbehaltlos auf einen Pflanzenbestand übertragbar.

In neuester Zeit schlugen verschiedene Autoren, Monsi und Saeki (1953), Davidson und Philips (1958), De Wit (1958, 1959), Saeki (1960), einen indirekten Weg ein, um die Trockensubstanzproduktion der Pflanzen zu studieren. Diese Forscher nehmen an, dass bei optimaler Wasser- und Nährstoffversorgung der Pflanzen das Ausmass der Kohlensäureassimilation durch die Intensität der sichtbaren Strahlung bestimmt wird. Auf Grund dieser Annahme versuchen sie, die potentielle Photosynthese und den höchstmöglichen Ertrag zu berechnen. De Wit (1959) stützt sich nur auf die Beleuchtungsverhältnisse, während die andern Autoren zusätzlich die Blattfläche berücksichtigen.

Nebst der Lichtintensität wirken sich auch Temperatur und Feuchtigkeit auf die Stofferzeugung aus. Sie können die Intensität der Photosynthese und das Blattwachstum fördern oder hemmen und damit die Ertragshöhe ebenfalls beeinflussen. Um einen Einblick in diese Beziehungen zu erhalten, planten wir, vor allem angeregt durch die Arbeiten von Watson, einen Versuch mit dem Ziel, durch die Bestimmung leicht messbarer Grössen die Gesetzmässigkeiten der Stoffproduktion landesüblich bewirtschafteter Bestände ausgewählter Futterpflanzen zu studieren. Zu diesem Zweck prüften wir folgende Zusammenhänge:

1. die Abhängigkeit der Blattfläche und der Nettoassimulationsrate (Trockensubstanzzuwachs je  $\text{dm}^2$  Blattfläche) von einigen Umweltfaktoren;
2. den Einfluss von Licht, Temperatur und Feuchtigkeit auf die wöchentliche Trockensubstanzproduktion und die relative Bedeutung der Blattfläche und der Nettoassimulationsrate für den Ertragsaufbau.

Herrn Prof. Dr. R. Koblet möchte ich herzlich danken für die Anregung dieser Arbeit sowie für die wertvollen Hinweise und die stete Förderung der Untersuchungen.

Herrn Prof. Dr. F. Richard schulde ich Dank für die Möglichkeit zur Benützung seiner Laboratorien und für die Anleitungen.

Für ihre uneigennützige Mitarbeit und die vielen guten Ratschläge danke ich aufrichtig den Herren Dr. F. Schwendimann und L. Hasenböhler.

Schliesslich möchte ich auch den Behörden des Schweizerischen Nationalfonds danken für die Gewährung eines Kredites, der diese Untersuchungen ermöglichte.

## 2. Pflanzenmaterial und Versuchsboden

### 2. 1. Pflanzenmaterial

Als Versuchspflanzen wählten wir drei Weisskleesorten, die verschiedene Wuchs- und Nutzungstypen darstellen. Den Reservestoffwechsel dieser drei Sorten hat Vez (1961) am Institut für Pflanzenbau der ETH eingehend untersucht.

Weissklee weist über die Jahre hinweg keine ausgeprägte ontogenetische Entwicklung auf. Der Bestand verjüngt sich fortwährend durch die Stolonenbildung; zeitliche Wiederholungen erübrigen sich.

Die verwendeten Sorten lassen sich kurz wie folgt charakterisieren:

Ladino gigante Lodigiano (in der Folge nur noch Ladino genannt): Eine hochwachsende und grossblättrige Sorte, die aus den Wässermatten der Poebene stammt. Sie zeichnet sich aus durch rasches Nachwachsen, gute Erträge und befriedigende Ausdauer.

Die Stolonenbildung ist im Vergleich zu S<sub>100</sub> und Wilkla gering, unter ungünstigen Bedingungen werden die Bestände lückenhaft. Ladino ist auch nicht besonders winterhart. Im schweizerischen Mittelland wird diese Sorte oft in die Mischungen für Mähwiesen und Weiden aufgenommen (Frey und Guyer, 1960).

S<sub>100</sub>: Eine Züchtung der Pflanzenzüchtungsstation Aberystwyth (Wales). Sie wurde aus englischen, irländischen, holländischen und neuseeländischen Herkünften selektiert. S<sub>100</sub> ist ein mittelgrosser Wuchstyp, der sich vorzugsweise für Weidenutzung eignet. Bei guter Ausdauer vermag er einen sehr dichten Rasen zu bilden. Da die Blattstiele fein sind, neigt diese Sorte bei Reinsaat leicht zur Lagerung.

Wilkla: Diese Sorte stammt aus Holland und ist ausschliesslich für Weiden bestimmt. Ihre Merkmale sind: niedrig im Wuchs, kleinblättrig, ausdauernd und winterhart. Die geringe Internodienlänge und die grosse Zahl der Stolonen verhelfen dem Wilkla zur Bildung eines sehr dichten Rasens.

Nebst diesen drei Weisskleesorten haben wir auch den Mattenklee – die wichtigste Futterpflanze unserer Kunstmärsen – in den Versuch einbezogen. Wir verwendeten dazu die Hofsorte Leisi. Einige physiologische und genetische Eigentümlichkeiten dieses Rotkleetyps sind von Haffter (1959), Nüesch (1960), Koblet und Nüesch (1961) beschrieben worden.

Die Haupteigenschaften sind frühe Entwicklung, gute Ausdauer und ein überdurchschnittliches Nachwuchsvermögen, das unter den Verhältnissen des schweizerischen Mittellandes 3–4 Schnitte ermöglicht.

### 2. 2. Versuchsboden

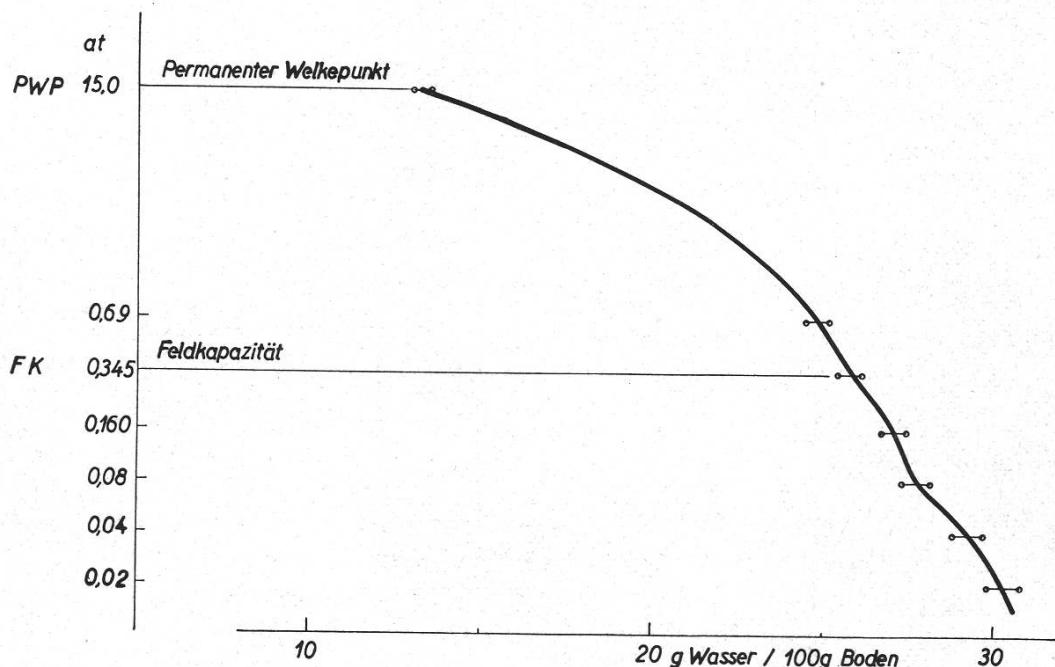
Das Versuchsfeld lag in einer künstlich geschaffenen, horizontal ebenen Terrasse in einem sanft Ost-West-Richtung geneigten Hang. Ausgangsmaterial: Moräne, Schotter (vermutlich Moräneschotter), eventuell Molassesandstein oder Hanglehm. Auf diesem bildeten sich vor der Planierung im Maximum schwach podsolierte Braunerden oder deren

Vorstadien: Parabraunerde, Kalkbraunerde oder gemischte Rendzina. Bei der Planierung wurde der Unterboden mit Material aus vorwiegend A<sub>1</sub> überschichtet. Aus dem Obergrund wurden sehr viele Steine ausgesehen; der Skelettanteil beträgt zirka 20 %. Das Obergrundmaterial ist durchschnittlich sandig-lehmig bis lehmig. (Diese Beschreibung verdanken wir Herrn Prof. Dr. R. Bach.)

Anfangs Winter 1961 durften wir bei Prof. Richard (Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen) einige physikalische Daten des Versuchsbodens ermitteln. Im obersten Horizont von 1–10 cm Tiefe wurden folgende Werte festgestellt:

reelle Dichte	$\rho_r = 2,61 \text{ g/cm}^3$
reelle Dichte der Steine > 2 mm	$\rho_r = 2,70-2,90 \text{ g/cm}^3$
scheinbare Dichte	$\rho_a = 1,67 \text{ g/cm}^3$
Porenvolumen	$V_p = 359 \text{ cm}^3/1000 \text{ cm}^3 \text{ Boden}$
Sauerstoff-Diffusionsrate	$D_r = 34,33 \cdot 10^{-8} \text{ g O}_2/\text{cm}^2 \text{ und min}$

Die mit der Platin-Mikroelektrode nach Lemon (1955) durchgeführten  $D_r$ -Messungen ermöglichen es, das Nachlieferungsvermögen des Bodens für Sauerstoff absolut zu messen. Nach Richard (mündliche Mitteilung) kann die Durchlüftung eines Bodens mit einem  $D_r$ -Wert über  $33 \cdot 10^{-8} \text{ g O}_2/\text{cm}^2 \text{ und min}$  als gut bezeichnet werden.



Figur 1

Sorptionskurve des Versuchsbodens in 0–25 cm Tiefe

Das Zeichen  $\bullet\text{---}\bullet$  gibt den mittleren Fehler (Standard Error) an. Für die Bestimmung der Feldkapazität wurde der theoretische Wert von 0,345 at Saugspannung angenommen. Die unausgeglichene Form der Kurve bei 0,08 at ist durch die Methode bedingt; bis zu diesem Wert erzeugten wir die Saugspannung mit einer Zentrifuge und von 0,160 at an mittels poröser Platten, die an ein Drucksystem angeschlossen waren.

Intensität der Wasserbindung: In den Tiefen von 1–12 cm und 12–25 cm wurde wöchentlich die Bodenfeuchtigkeit ermittelt. Mit einem Bohrer entnahmen wir aus jeder Weisskleeparzelle in beiden Horizonten je 5 Proben (total 90) und trockneten sie bei 105 °C.

Um den pflanzenverfügbaren Anteil des Bodenwassers zu erfassen, bestimmten wir die Sorptionskurve (pF-Kurve) der beiden Horizonte. Die beiden Kurven liessen sich statistisch nicht trennen. Wir konnten deshalb alle beobachteten Wassergehalte auf die in Figur 1 dargestellte pF-Kurve beziehen. Zwischen den beiden charakteristischen Punkten – Feldkapazität und permanenter Welkepunkt – liegt der Bereich des sogenannten verwertbaren Wassers. In Tabelle 1 sind die entsprechenden Werte zusammengestellt.

Tabelle 1

Wassergehalt des Versuchsbodens bei der Feldkapazität und beim permanenten Welkepunkt

	g Wasser/100 g Boden $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Anzahl untersuchter Proben
Feldkapazität	25,73 $\pm$ 0,36	65
Permanenter Welkepunkt	13,27 $\pm$ 0,21	53

### 3. Methoden

#### 3. 1. Der Feldversuch

- Anbauort: Oberhof Rossberg bei Kemptthal (Zürich)  
8° 43' E; 47° 48' N. 475 m ü. M.  
Die durchschnittlichen Niederschläge betragen 1025 mm im Jahr.
- Versuchsanordnung: Blöcke in zufälliger Anordnung mit 3 Wiederholungen. Parzellengrösse 37 m<sup>2</sup>
- Vorfrucht: Winterweizen
- Saatzeit: 26. April 1961
- Saatmenge: Ladino und Wilkla 2000 keimfähige Samen je m<sup>2</sup>  
 $S_{100}$  1700 keimfähige Samen je m<sup>2</sup>  
Mattenklee 1100 keimfähige Samen je m<sup>2</sup>  
Die Saatmengen wurden nach Stebler berechnet.
- Düngung: Die nach der Methode Dirks und Scheffer bestimmten Gehalte an P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> und K<sub>2</sub>O zeigten eine gute Versorgung mit diesen beiden Nährstoffen an. Vor jedem Vegetationsbeginn verabreichten wir eine Düngergabe von 210 kg K<sub>2</sub>O/ha und 45 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>/ha.

Zahl der Schnitte im Jahr:	1961	1962	1963
Weissklee	3	4	4
Mattenklee	3	3	3

### 3. 2. Die Erfassung einiger wichtiger Umweltfaktoren

Wir versuchten alle wichtigen Faktoren zu messen, um nicht – bedingt durch Wechselwirkungen – die beobachteten Ergebnisse falsch zu interpretieren.

#### 3.2.1. Die Messung der Beleuchtungsverhältnisse über und unter dem Bestand

Für die Messung der Strahlungsverhältnisse stehen zwei verschiedene Messprinzipien zur Verfügung:

- a) kalorimetrische Methoden, die den ganzen natürlichen Strahlungsbereich mit gleicher Empfindlichkeit erfassen und absolute Messungen ermöglichen;
- b) photoelektrische Methoden, die einen begrenzten Wellenlängenbereich zu messen erlauben.

Durch Vorschalten von optischen Filtern lassen sich bei beiden Verfahren Spektralgebiete abgrenzen.

Für unsere Messungen wählten wir Selenzellen. Ihr Empfindlichkeitsbereich entspricht ungefähr dem für die Photosynthese wichtigen Spektralgebiet. In vielen Untersuchungen wurden sie benutzt, um grundlegende Zusammenhänge zwischen Stofferzeugung und Beleuchtungsstärke aufzudecken (vgl. z.B. Blackman, 1961). Selenzellen sind auch in beliebigen Größen verwendbar. Bei Globalstrahlungsmessgeräten dürfen gewisse minimale Masse nicht unterschritten werden. Wohl aus diesen Gründen benützten auch verschiedene Autoren, zum Beispiel Nägeli (1940) und Keller (1954), die Sperrsichtphotoelemente in Feldversuchen, um die Lichtverhältnisse zu charakterisieren.

Die verwendete Selenzelle (Fabrikat: 1961, Dr. B. Lange ; 1962, EEL) war in ein wasserdichtes Spezialgehäuse eingebaut. Sie wurde zwei Meter über dem Boden auf einer soliden Unterlage befestigt und mit dem Registriergerät «Speedomax» (S. 116) verbunden. Die Stromabgabe wurde alle 12 Minuten aufgezeichnet. Das Messgerät und die Selenzelle sind von den technischen Prüfanstalten des Schweizerischen Elektrotechnischen Vereins zweimal geeicht worden. Der Faktor des aufsteckbaren Platin-Opal-Filters betrug 1 : 155 und die grösste messbare Beleuchtungsstärke 110 000 Lux. Dieser obere Messwert wurde aber selten beobachtet. Wir haben alle aufgezeichneten Kurven planimetriert und für jeden Tag die «Lichtsumme» berechnet. Wie Blackman et al. (1953) wählten wir dazu die Einheit Luxstunden (Lux · h). (Der Begriff Lux wird in dieser Arbeit nicht im streng physikalischen Sinn verwendet; denn die spektrale Zusammensetzung des Sonnenlichts und der Himmelsstrahlung sind veränderlich.) Beim Vergleich der Lux · h mit den Globalstrahlungsmessungen (mit Kugelpyranometer nach Bellani) der 22,5 km entfernten

Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Birmensdorf (Zürich) zeigten sich folgende Zusammenhänge:

$$1961 \quad y = 13,41 + 2,29 x^{***1}; r = 0,96$$

$$1962 \quad \hat{y} = 80,63 + 2,12 x^{***}; r = 0,93$$

wobei  $\hat{y}$  = Lux·h/Tag auf dem Rossberg gemessen,

$x$  = cal/cm<sup>2</sup> und Tag in Birmensdorf gemessen.

Trotz des starken Reduktionsfilters zeigten die Selenzellen 1961 und 1962 von Mitte Juni bzw. September an geringe Müdigkeitserscheinungen. Für diese Periode wurden die auf dem Rossberg beobachteten Werte auf Grund der obigen Regressionsgleichungen korrigiert.

Für die Messungen der Beleuchtungsstärken unter dem Blätterdach verwendeten wir ebenfalls Selenzellen (Fabrikat: International Rectifier Corporation, Texas), die mit den Fassungen 300 × 12 × 12 mm massen. Diese schmalen Zellen konnte man unter den Bestand schieben, ohne ihn zu stören. Je nach den Lichtintensitäten brauchten wir für die Messungen in Plexiglas eingelegte Wratten-Reduktionsfilter, welche die Beleuchtungsstärke zehn- oder hundertfach abschwächten. Alle beobachteten Werte lagen damit im Bereich der linearen Charakteristik zwischen Lichtintensität und Stromabgabe.

Als Messgerät wurde ein Mikroampèremeter (Innenwiderstand zirka 50 Ohm) benutzt. Durch die jeden Dienstag um die Mittagszeit ausgeführten Erhebungen versuchten wir, den Anteil des Tageslichtes zu erfassen, der nicht durch die Pflanzen absorbiert oder reflektiert wurde. Wir verwendeten hiezu zwei Photozellen, deren angeschlossene Messgeräte mit Hilfe von Potentiometern bei vollem Tageslicht auf einen Ausschlag von 100 % eingestellt wurden. Eine Selenzelle blieb auf einer waagrechten Unterlage, um die Schwankungen des Tageslichtes zu verfolgen; mit der andern wurden je Parzelle 6 Messungen unter dem Bestand ausgeführt. Bei klarem Wetter ermöglichte diese Messvorrichtung, gleich die gesuchten Prozentwerte abzulesen; dagegen war bei wechselnder Bewölkung eine entsprechende Umrechnung nötig.

### 3.2.2. Die Temperaturmessungen

Zehn Messstellen standen zur Beobachtung des Ganges der Temperaturen zur Verfügung. Ein Messpunkt war zwei Meter über dem Boden, die übrigen verteilten sich folgendermassen auf die 3 Weisskleesorten:

- a) drei im Boden in 12 cm Tiefe;
- b) drei auf dem Boden;
- c) drei in der Bestandesmitte.

<sup>1</sup> Die Zeichen \*, \*\*, \*\*\* bedeuten, dass der beobachtete Wert mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %, 1 % bzw. 0,1 % gesichert ist.

Um durch die Messungen die natürlichen Verhältnisse im Pflanzenbestand nicht zu stören, wählten wir Thermoelemente als Temperaturfühler. Die mit Glasfaser und Email isolierten Drähte aus Kupfer-Konstantan hatten einen Durchmesser von  $2 \times 0,25$  mm. Alle Leitungen zu den Messpunkten wurden durch die im Boden eingelegten Polyvinylschläuche gezogen. Die Messstellen im Boden wurden ebenfalls durch solche Schläuche geschützt.

Wöchentlich stellten wir die Thermoelemente in der Bestandesmitte auf die entsprechende Höhe nach. Für die Messstelle über dem Bestand wurden folgende Vorsichtsmaßnahmen getroffen, um eventuelle durch die Wärmestrahlung bedingte Messfehler abzuschwächen: Durch die 30 cm langen Schenkel eines V-förmigen Glasrohres zogen wir je einen Thermodraht. In der Mitte der 20 cm langen oberen Spannweite wurden die beiden Drähte möglichst fein zusammengelötet. Zwischen den Enden der Schenkel entfernten wir von den Drähten die Glasfaser-Email-Isolation, um die für die Strahlungsfehler verantwortliche Masse zu reduzieren.

Alle Thermoelemente waren mit dem Mehrfarbenschreiber Speedomax (Leeds und Northrup, Philadelphia) verbunden. Jede Messstelle wurde alle 12 Minuten abgetastet. Wie schon früher erwähnt, hatten wir auch die Selenzellen für die Aufzeichnung der täglichen Lichtschwankungen an dieses Instrument angeschlossen. Das Registriergerät ist ein selbst-abgleichender Gleichstromkompensator mit automatischer Kaltlötstellenkompensation, die bei den Lichtmessungen ausschaltet.

Im Frühjahr 1961 und im Herbst 1962 kontrollierten wir die Temperaturabgabe aller Thermoelemente. Sie stimmte sehr gut überein.

Alle Temperaturkurven wurden mit einem Ott-Rollbandtisch-Planimeter ausgemessen, um die Durchschnittstemperaturen zu ermitteln. Für die Berechnung der mittleren Tagestemperatur wählten wir die Zeitspannen mit Beleuchtungsstärken über 1000 Lux.

### 3.3. Die Entnahme und Verarbeitung der Proben von Weissklee und Mattenklee

Probeentnahme: Beim Weissklee entnahmen wir während der Vegetationsperioden 1961 und 1962 wöchentlich aus jeder Parzelle zwei zufällig ausgewählte Proben. Wir benützten dazu einen  $9 \text{ dm}^2$  umschliessenden Metallrahmen, an dessen Rand entlang mit der Stechschaufel die Rasenstücke rund 25 cm tief ausgestochen wurden. Im zweiten Versuchsjahr entnahmen wir auch unmittelbar nach dem Schnitt Proben, um die Veränderung der Trockenmasse in der ersten Woche des Nachwachsens zu messen. Die Erde entfernten wir durch sorgfältiges Waschen aus den Blöcken. Bis zur anschliessenden Verarbeitung wurde der Weissklee und auch der Mattenklee in einem Kühllraum von  $0^{\circ}\text{C}$  aufbewahrt. Wegen des tiefen Wurzelwerkes des Mattenkles beschränkten wir uns bei der periodischen Ermittlung seiner Trockensubstanz auf die oberirdischen Teile. Die Pflanzen wurden etwa 4 cm über dem Boden ab-

geschnitten; Zahl, Grösse und Auswahl der Proben waren sonst gleich wie beim Weissklee. Im Jahre 1961 konnten wir beim Mattenklee aus arbeitstechnischen Gründen den Zuwachs nur alle 14 Tage feststellen; 1962 war dies aber alle Wochen möglich.

Verarbeitung der Proben: Im Saatjahr wurden die Weisskleefpflanzen getrennt in:

- a) Wurzeln
- b) Stolonen und Blattstiele
- c) Blattspreiten
- d) faule und verdorrte Pflanzenteile
- e) eventuell Unkraut (*Poa annua*)

Während des zweiten Vegetationsjahres bestimmten wir die Wurzelmasse nur noch bei jedem Schnitt. Bei den übrigen Probenahmen wurden die Wurzeln nicht von den Stolonen abgeschnitten. Den Mattenklee trennten wir in:

- a) Stengel und Blattstiele
- b) Blattspreiten
- c) dürres und faules Material

Um die Fläche der gesamten Blattmasse zu schätzen, entnahmen wir dem Mattenklee und den drei Weisskleesorten zufällig je 8mal 50 Teillblätter. Mit einem Korkbohrer von 7, 8 oder 9 mm Durchmesser stanzten wir 400 Scheiben aus und bestimmten deren Trockenmasse – wie die der andern Pflanzenteile – bei 105 °C. Mit den beobachteten Verhältnissen von Blattfläche zu Blattgewicht schätzten wir die Blattfläche aller Proben. Die mit dieser Methode berechneten Werte wichen im Durchschnitt um  $-3,37\% \pm 0,54\%$  von der planimetrisch bestimmten Fläche ab. Als Mass für die Ausdehnung der Blattspreiten wählten wir den von Watson (1947) eingeführten Begriff Blattflächenindex (abgekürzt BFI oder LAI, Leaf Area Index). Dieser gibt die  $\text{dm}^2$ -Blattfläche je  $\text{dm}^2$  Bodenareal an.

### 3.4. Statistische Bearbeitung der Versuchsdaten

Der Landwirt betrachtet nur die genutzten Teile oder Organe der Pflanzen als Ernteprodukt. Für ein tieferes Verständnis der Zusammenhänge zwischen Ertragsaufbau und Umwelt stützen wir uns mit Vorteil zuerst auf die gesamte Produktion an Trockenmasse. Untersuchungen über den Einfluss der Umwelt auf die Verteilung der durch die Assimilation neu erzeugten organischen Substanz in die verschiedenen Pflanzenorgane liefern weitere Bausteine zur Erforschung pflanzenbaulich wichtiger Gesetzmässigkeiten der Ertragsbildung.

Der Trockensubstanzzuwachs der Pflanzen ist zum grössten Teil auf die Photosynthese zurückzuführen. Mach und Hermann (1934) stellten in ihren Analysen fest, dass

beim Weiss- und Rotklee die aufgenommenen Mineralstoffe etwa 10–14 % der Trockenmasse ausmachen.

Die absolute Wachstumsrate wird annähernd durch das Produkt der folgenden zwei Faktoren bestimmt:

a) Blattflächenindex

b) Trockensubstanzzuwachs je Einheit Blattfläche während der Zeit  $t \left( \frac{1}{A} \frac{dW}{dt} \right)$ , wobei  $A$  = Blattfläche und  $W$  = Gewicht der Trockenmasse). Diese Funktion schätzt den Stoffgewinn durch die Photosynthese abzüglich die Atmungsverluste. Gregory (1917) nannte diese Beziehung Nettoassimulationsrate (abgekürzt NAR). Briggs et al. (1920) prägten dafür den Begriff «unit leaf rate». Um die NAR für die Zeit  $t_2 - t_1$  zu schätzen, verwenden die meisten Autoren folgende, erstmals von Gregory (1926) benutzte Formel:

$$NAR = \frac{(W_2 - W_1)}{(A_2 - A_1)} \cdot \frac{(\ln A_2 - \ln A_1)}{(t_2 - t_1)} \quad (1)$$

wobei  $W_1$  und  $A_1$  bzw.  $W_2$  und  $A_2$  das Trockengewicht ( $W$ ) und die Blattfläche ( $A$ ) zur Zeit  $t_1$  und  $t_2$  bedeuten. Williams (1946) hat als erster hervorgehoben, dass diese Funktion nur genaue Werte gibt, wenn das Verhältnis zwischen  $W$  und  $A$  in der Zeitspanne  $t_2 - t_1$  linear ist. Kann man annehmen, dass zwischen den Probenahmen sowohl der *Zuwachs* der Trockensubstanz als auch die *Zunahme* der Blattfläche linear sind, so lässt sich obige Gleichung vereinfachen:

$$NAR = (W_2 - W_1) / \frac{A_1 + A_2}{2} \quad (2)$$

Wir verglichen die nach beiden Formeln berechneten NAR; die Unterschiede waren unbedeutend. In der vorliegenden Arbeit sind die nach Gleichung (1) berechneten Werte wiedergegeben.

Den Einfluss von Licht, Temperatur und Feuchtigkeit auf den BFI, die NAR und die gesamte Trockensubstanzproduktion suchten wir durch Mehrfachregressionen zu erfassen. Die Signifikanz der mehrfachen Korrelationskoeffizienten wurde nach Snedecor (1950) geprüft.

Verschiedene biologische Prozesse lassen sich annähernd durch Normalkurven darstellen (vgl. z.B. Gäumann, 1946). Rauber und Mitarbeiter (1961) wählten deshalb für ihre phänometrischen Arbeiten mit Mais auch die Gaußkurve als Regressionslinie. Sind die für diese Berechnungsart benötigten Optimalwerte der meteorologischen Größen noch nicht bekannt, so kann man sie durch Eingaben abschätzen. Die Verwendung der Gaußkurve als Regressionstrend brachte auch in unseren Versuchen einen Informationsgewinn.

Die Versuchsdaten der Jahre 1961 und 1962 wurden zusammen verarbeitet, um die Aussagesicherheit der statistischen Berechnungen zu erhöhen. In folgenden Fällen war das Wachstum offensichtlich nicht durch die beobachteten Umweltfaktoren bestimmt:

1. in der ersten Woche nach dem Schnitt, in welcher der Zuwachs an Blattmasse hauptsächlich auf die in den Stolonen und Wurzeln gespeicherten Reservestoffe zurückzuführen war;

2. beim Wilkla, der sich im Frühjahr 1962 ungleich entwickelte. Die Werte der ersten zwei Probenahmen im Mai wiesen eine grosse Streuung auf.

Diese Daten wurden für die Ergründung der in Frage stehenden Umweltbedingungen nicht berücksichtigt.

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Erhebungen über die Umweltverhältnisse

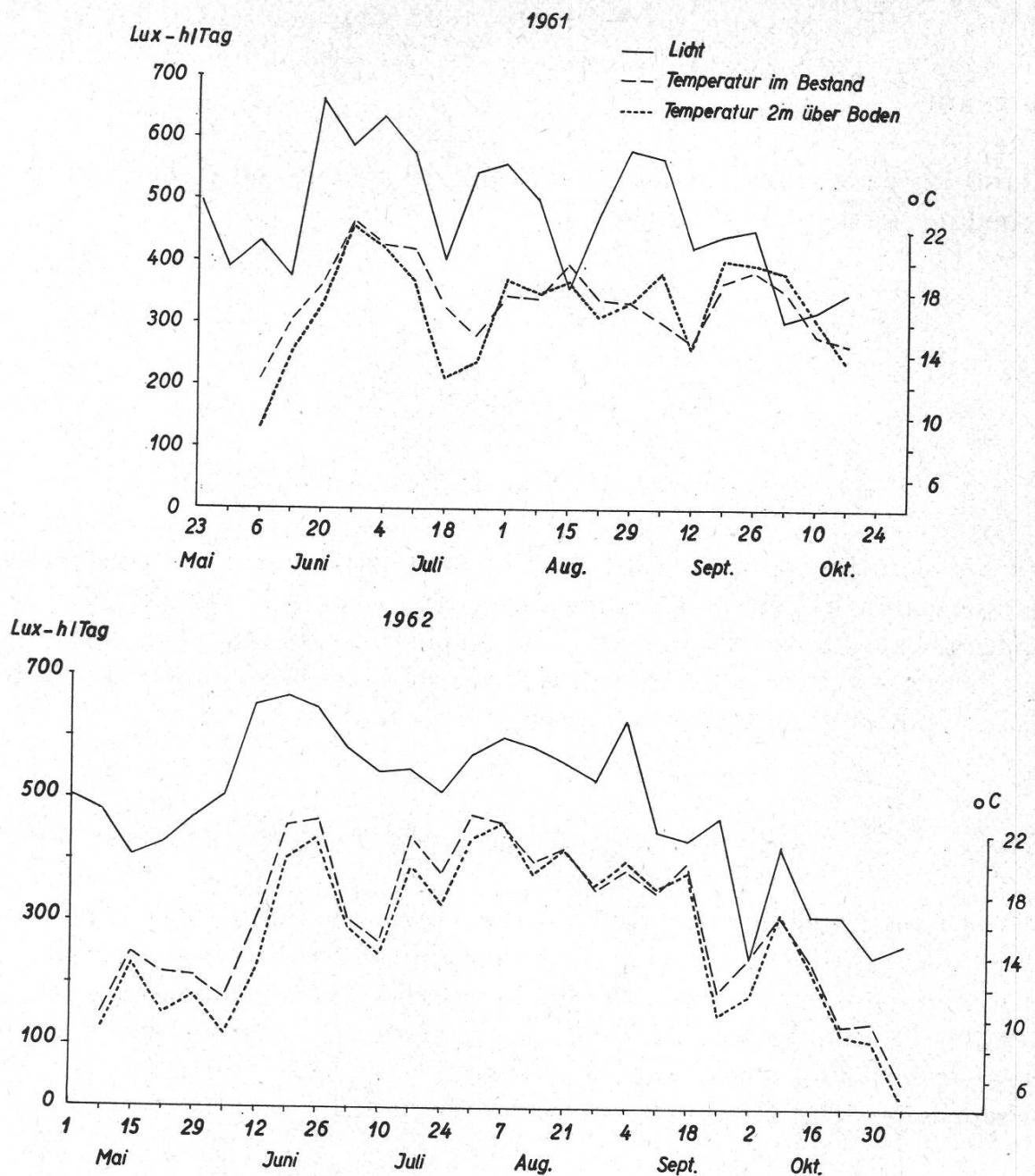
Die Vegetationsperiode 1961 begann mit warmem Frühlingswetter, das durch den kalten und nassen Mai abgelöst wurde. In den übrigen Monaten war die Witterung für das Wachstum günstig. Die pflanzenbauliche Produktion des Jahres 1962 wurde durch den kühlen Frühling und die vom Juli bis Oktober dauernde Trockenheit beeinflusst.

#### 4.1.1. Verlauf der Beleuchtungsstärke

Aus Figur 2 geht hervor, dass die Vegetationsperiode 1962 bedeutend sonniger war als die des vorhergehenden Jahres. Während der vergleichbaren Zeitspannen war die durchschnittliche Beleuchtungsstärke 1962 je Tag rund 10 % grösser als 1961. Die grössten Lichtsummen beobachteten wir in beiden Jahren um Mitte Juni. Zu dieser Zeit erreichten die wöchentlichen Durchschnitte folgende Werte:

1961	662 Lux·h/Tag oder zirka 283 cal/cm <sup>2</sup> und Tag
1962	667 Lux·h/Tag oder zirka 276 cal/cm <sup>2</sup> und Tag

In beiden Jahren zeichneten sich die Herbstmonate durch wenig Nebel und geringe Niederschläge aus. Die Lichtsummen erreichten deshalb in dieser Jahreszeit noch relativ hohe Werte.



Figur 2

Wöchentliche Mittelwerte der Lichtsumme, der Temperatur zwei Meter über dem Boden, sowie der Tagestemperatur in der Bestandesmitte

#### 4.1.2. Verlauf der Temperatur

Vergleicht man in Figur 2 die wöchentlichen Mitteltemperaturen, so ergibt sich, dass die Ende Juni 1961 beobachteten 20,2 °C im Jahre 1962 nicht erreicht wurden. Die Durchschnittstemperaturen betrugen 1961 (Juni–Oktober) 14,7 °C und 1962 (Mai–Oktober) 14,5 °C.

Die mit zehn Thermoelementen erfassten Unterschiede zwischen verschiedenen Messstellen sind in Tabelle 2 zusammengefasst.

Tabelle 2

Durchschnittliche ( $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ ) und maximale Abweichung der wöchentlichen Mittelwerte der Tages- und Nachttemperaturen verschiedener Messstellen von der 2 m über dem Boden beobachteten Temperatur

Bestandesmitte		Auf dem Boden		Im Boden (12 cm tief)	
Tag	Nacht	Tag	Nacht	Tag	Nacht
$0,69 \pm 0,11$	$-1,44 \pm 0,02$	$0,67 \pm 0,31$	$0,29 \pm 0,19$	$-0,20 \pm 0,33$	$2,51 \pm 0,20$
4,56 bis —3,28	0,95 bis —3,32	5,71 bis —4,03	2,56 bis —1,99	5,54 bis —6,27	5,32 bis 0,26

Die Tagestemperaturen in der Bestandesmitte und auf dem Boden wurden durch die Blattfläche beeinflusst. Für die Temperatur in der Bestandesmitte stellten wir folgende Beziehung fest:

$$\hat{y} = 5,06 + 0,858 x_1 - 0,896 x_2; R = 1,0$$

$\hat{y}$  = Temperatur in der Bestandesmitte während des Tages

$x_1$  = Temperatur während des Tages 2 m über dem Boden

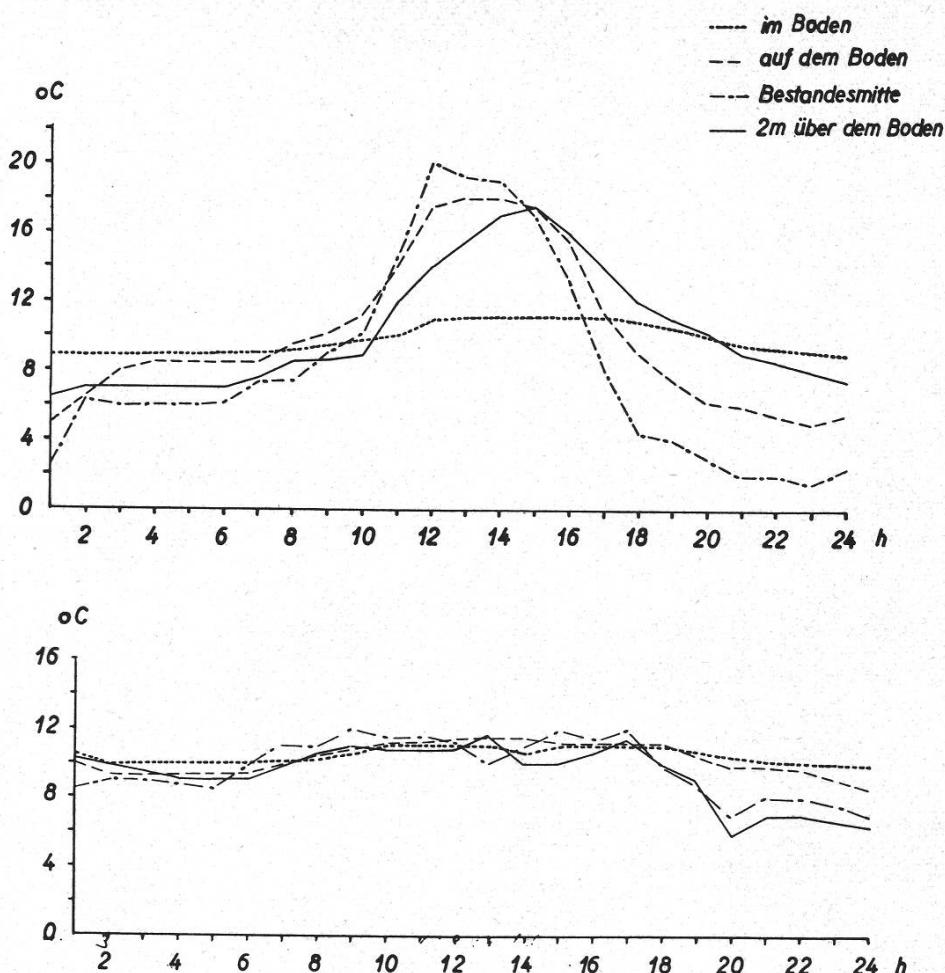
$x_2$  = ln des Blattflächenindexes

R = mehrfacher Korrelationskoeffizient; er misst den Erfolg, mit dem  $\hat{y}$  aus den beiden Größen  $x_1$  und  $x_2$  geschätzt werden kann

Tabelle 3

Monatliche Niederschläge und Anzahl Tage mit Niederschlägen über 0,3 mm

Niederschläge in mm				Anzahl Tage mit Niederschlägen über 0,3 mm		
Monat	1961	1962	1963	1961	1962	1963
1		131	48		13	4
2		54	51		6	2
3		77	142		6	11
4		69	72		7	5
5	115	136	109	7	17	12
6	191	85	186	14	5	12
7	141	52	160	11	11	8
8	103	126	130	11	8	12
9	50	85	78	5	8	10
10	48	16	84	9	4	4
11	36	42	138	8	7	15
12	116	115	3	6	12	1
Summe		988	1201		104	96



Figur 3

Gang der Temperatur verschiedener Messstellen an einem klaren und einem stark bewölkten Tag

Oben: Sonniger Tag und klare Nacht (12.10.1962)  
Unten: Tag mit starker Bewölkung (24.5.1962)

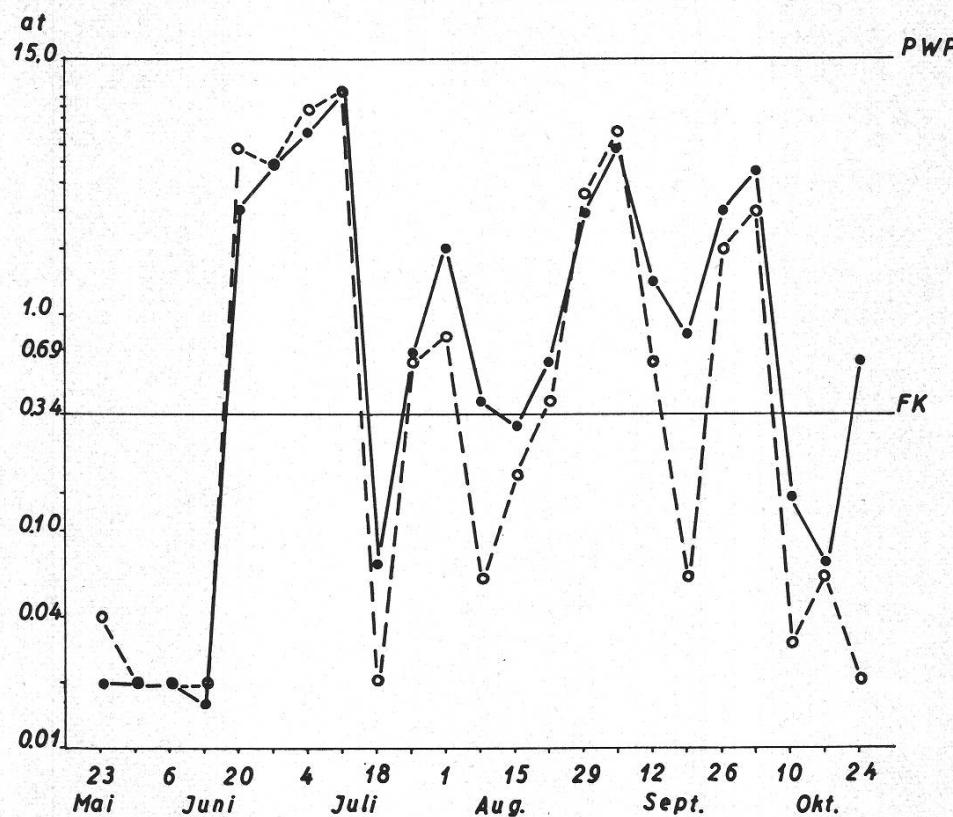
Die Temperaturunterschiede zwischen den verschiedenen Messstellen wurden von der Witterung ebenfalls beeinflusst. In Figur 3 sind die an einem sonnigen Herbsttag und an einem stark bewölkten Tag gemessenen Wärmegrade eingetragen.

Die Temperatur in der Bestandesmitte weist während des Tages die höchsten und in einer klaren Nacht die tiefsten Werte auf. Bei starker Bewölkung sind die Unterschiede bedeutend kleiner.

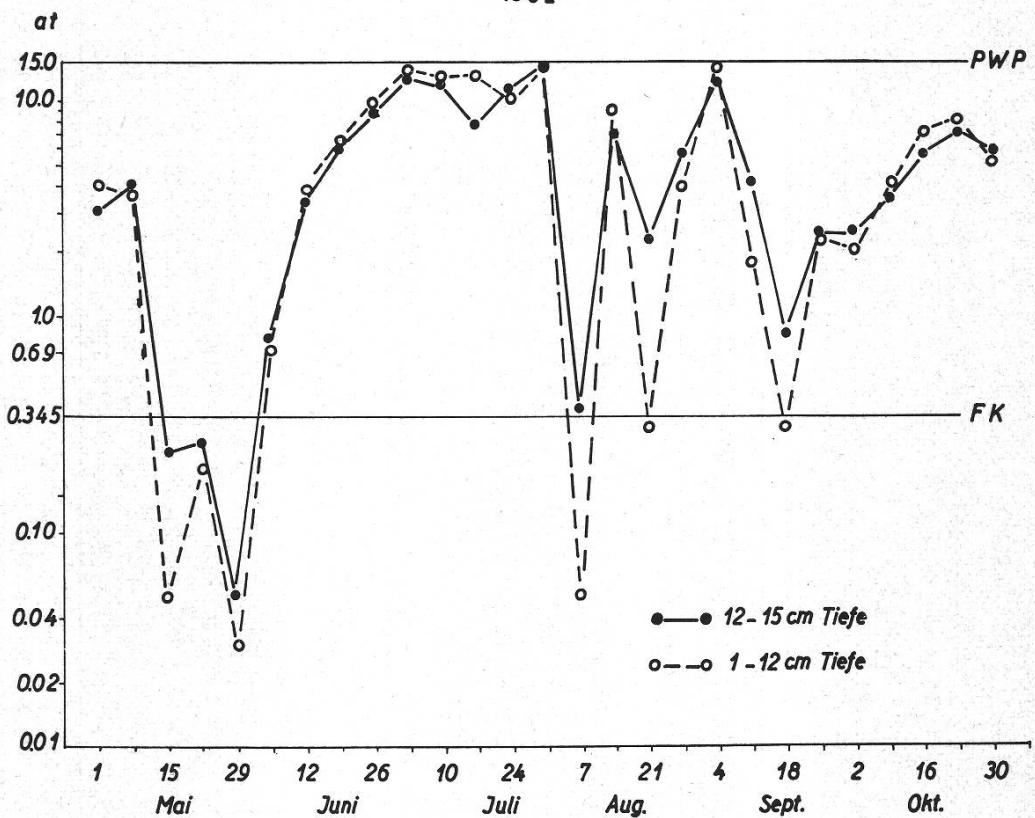
#### 4.1.3. Niederschläge und Bodenfeuchtigkeit

Tabelle 3 gibt Aufschluss über die Niederschlagsverhältnisse auf dem Rossberg.

1961



1962

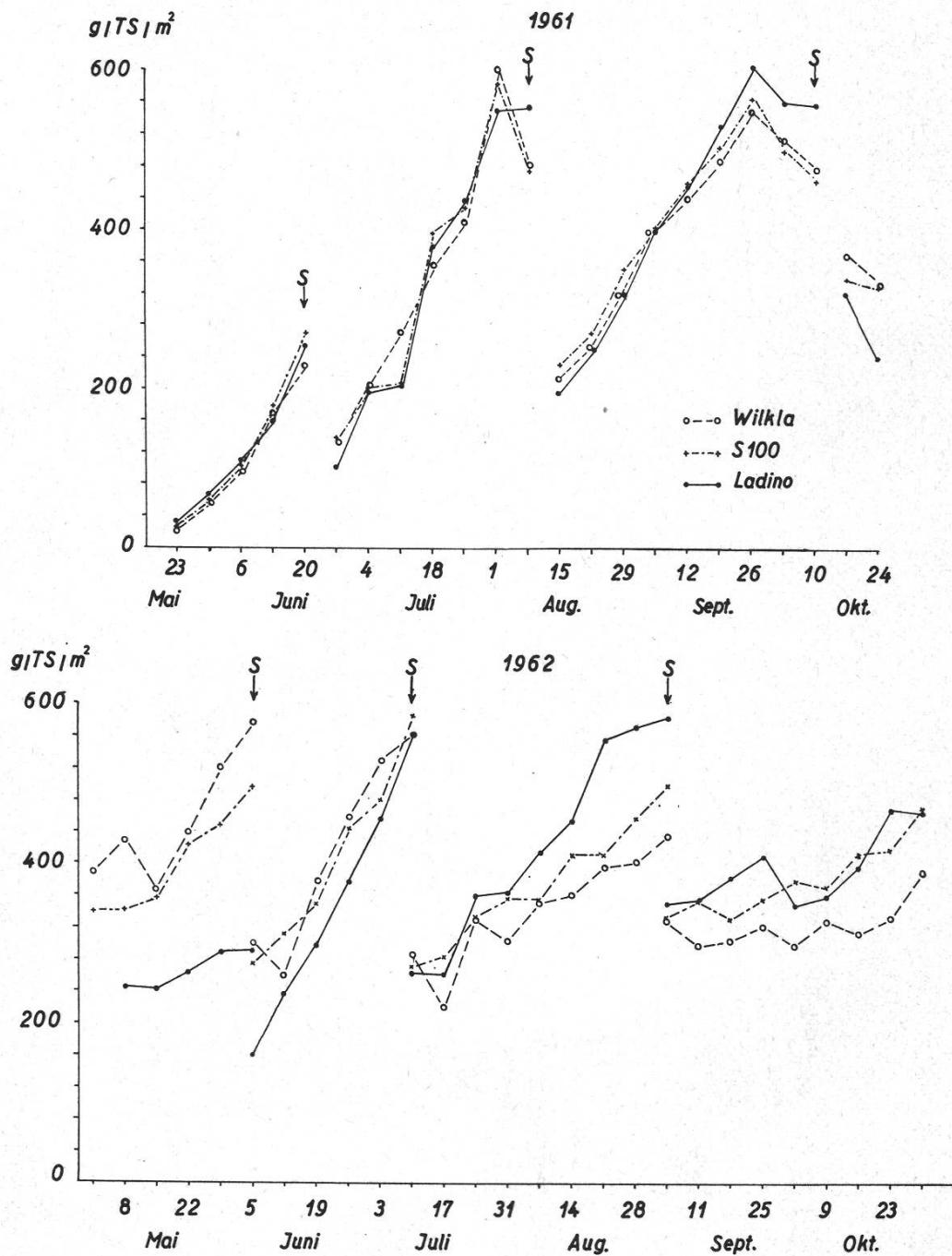


Figur 4

Intensität der Wasserbindung während der Vegetationsperioden 1961 und 1962 in den Schichten von 1-12 cm und 12-25 cm Tiefe

In Figur 4 ist die Schwankung der Bodenfeuchtigkeit im Bereich der Sorptionskurve dargestellt. Während der Vegetationsperiode 1961 sank der Wassergehalt in 0–25 cm Tiefe einmal, 1962 viermal teilweise bis auf den permanenten Welkepunkt.

Im ersten Versuchsjahr erreichte die durchschnittliche Saugspannung den Wert von 1,9 at, 1962 stieg sie auf 5,0 at. Vom Juni 1962 an verursachte die geringe Bodenfeuchtigkeit bei oberflächlich wurzelnden Kulturpflanzen bedeutende Ertragsausfälle.



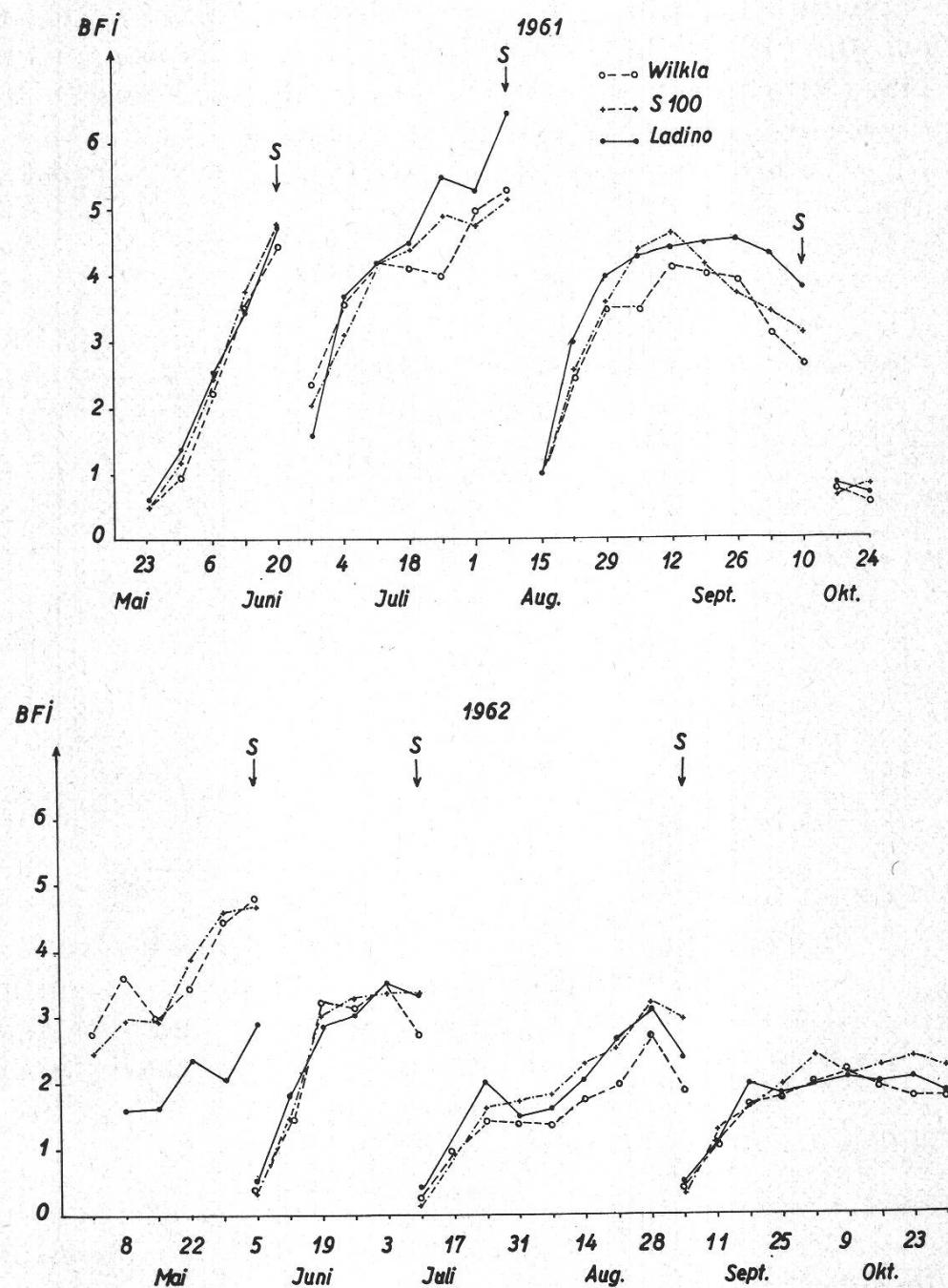
Figur 5

Verlauf der Trockensubstanzbildung der Pflanzenbestände während der Vegetationsperioden 1961 und 1962

#### 4.2. Der Ertragsaufbau von Weisskleebeständen

Sind die Pflanzen frei von Krankheiten und Schädlingen und ist die Mineralstoffversorgung optimal, so wird das Wachstum hauptsächlich durch die aufgefangene Strahlenenergie, die Temperatur und die Feuchtigkeit bestimmt.

In der Folge will ich versuchen, einen Einblick zu gewinnen in die kausalen Zusammenhänge zwischen einigen Umweltfaktoren, welche die



Figur 6

Veränderung des Blattflächenindexes von drei Weisskleesorten

Blattfläche und die Nettoassimilationsrate beeinflussen und damit die gesamte Trockensubstanzproduktion mitbestimmen.

#### 4.2.1. Die Veränderung der Blattfläche

Der Verlauf der gesamten Trockensubstanzproduktion der Pflanzenbestände während der Vegetationsperioden 1961 und 1962 ist in Figur 5 dargestellt. Die Entwicklung der Blattfläche ist aus Figur 6 ersichtlich.

Bei jedem Schnitt wurden die Pflanzen des grössten Teils ihres Assimilationsapparates beraubt. Die übriggebliebenen Blätter bildeten eine Fläche von 0,1 bis 0,5 dm<sup>2</sup> (Ladino 0,44) je dm<sup>2</sup> Boden. Die Bildung neuer Blätter erfolgte vorerst auf Kosten der in den Wurzeln und Stolonen gespeicherten Reservestoffe. Bei der Sorte Wilkla war dies besonders deutlich, wie die folgende Zusammenstellung für die Vegetationsperiode 1962 zeigt.

Tabelle 4

Gesamte Trockenmasse, Trockensubstanz der Blätter und Blattfläche unmittelbar nach dem Schnitt und eine Woche später (Wilkla)

Datum	Gesamte Trocken- substanz in g/m <sup>2</sup>	Trockensubstanz der Blätter in g/m <sup>2</sup>	Blattflächenindex
5.6.	302	6,0	0,3
12.6.	260	28,6	1,4
10.7.	289	4,5	0,2
17.7.	222	17,1	0,9
4.9.	331	8,3	0,4
11.9.	289	25,1	1,0

Kursiv gesetzte Daten: Schnitt

Der Verbrauch der Reservestoffe zum Aufbau eines neuen Assimilationsapparates ist bei den drei beobachteten Schnitten mit einem Substanzverlust verbunden. Beim  $S_{100}$  und Ladino hat nur die Masse der Stolonen, Wurzeln und Blattstiele abgenommen. Die Gewichtszunahme der Blätter war aber so gross, dass auch in der ersten Woche nach dem Schnitt eine Substanzvermehrung eintrat.

Bei günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen hatten alle Sorten drei Wochen nach dem Schnitt ein Blattwerk entfaltet, das ungefähr 95 % der einfallenden Strahlungsenergie aufzufangen vermochte. Einzig nach der zweiten und dritten Entblätterung im Jahre 1962 litt das Wachstum und die Bildung neuer Blätter stark unter der Trockenheit. Drei Wochen

nach dem Schnitt wurden hier nur um 60% des Lichtes durch das Blätterdach eingefangen.

Die grössten durchschnittlichen BFI stellten wir am 8. August 1961 fest. Ladino erreichte einen Wert von 6,5,  $S_{100}$  und Wilkla von 5,5.

In Tabelle 5 sind die mittleren Ausdehnungen der Blattflächen für die Perioden zwischen den Schnitten zusammengestellt.

Tabelle 5

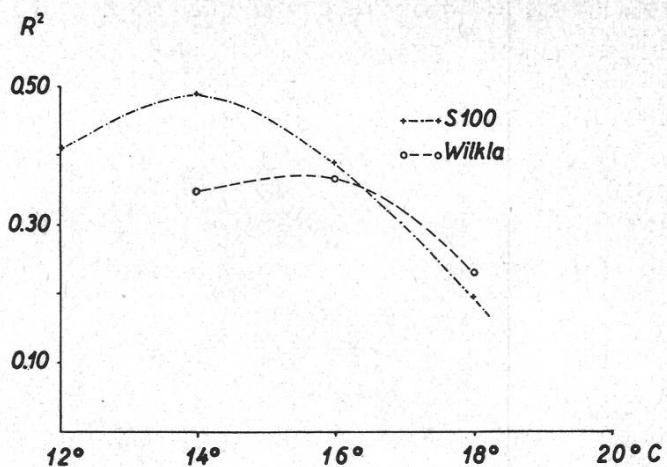
Durchschnittlicher Blattflächenindex von drei Weisskleesorten je Schnittintervall

Schnitt	1961			1962			
	1	2	3	1	2	3	4
$S_{100}$	2,54	4,09	3,38	3,58	2,98	2,10	1,98
Wilkla	2,34	4,09	3,06	3,65	2,82	1,61	1,73
Ladino	2,58	4,47	3,76	2,11	3,00	2,01	1,77

Im Jahre 1961 entfallen die höchsten Mittelwerte auf den zweiten, 1962 (Ladino ausgenommen) auf den ersten Schnitt. Die schwache Ausbildung der Blattfläche im zweiten Versuchsjahr ist hauptsächlich durch die Trockenheit bedingt.

Um die Variationsursachen eines potentiell voll ausgebildeten Assimilationsapparates zu ergründen, beschränkten wir uns auf die Daten, welche die Blattfläche von der dritten Woche an nach dem Schnitt erreichten. Frühere Werte wurden nur berücksichtigt, wenn der Bestand um die Mittagszeit 95% der Strahlung einfing. Die weitere Entwicklung der Blattfläche in Abhängigkeit von einigen Umweltfaktoren versuchten wir mit Mehrfachregressionen zu ergründen.

Das Verfahren der mehrfachen Regression ergab sich, da wir gleichzeitig die Abhängigkeit der Blattfläche von der Lichtsumme, der Temperatur und der Feuchtigkeit prüfen wollten. Vorerst versuchten wir die Beziehungen zwischen der abhängigen Grösse und den unabhängigen Variablen festzustellen. Der grösste Korrelationskoeffizient  $R$  konnte berechnet werden, wenn wir für den BFI die natürlichen Logarithmen und für die Temperatur die Quadrate der Abweichung vom mutmasslichen Optimum benützten, hingegen für die Lichtsumme und die Tension die nicht transformierten Werte einsetzten. Die mehrfache Bestimmtheit der Regression  $R^2$  – die den erfassbaren Anteil der Streuungsursachen angibt – änderte je nach dem angenommenen Temperaturoptimum (vgl. Figur 7).



Figur 7

Abhängigkeit der mehrfachen Bestimmtheit  $R^2$  von den in der Regression eingesetzten

Temperaturoptima

$^{\circ}\text{C}$  = Optimum für die Tagestemperatur in der Bestandesmitte

Von der Regressionsbeziehung mit der grössten mehrfachen Bestimmtheit wurde angenommen, dass sie den natürlichen Bedingungen am besten entsprach.

Wir konnten folgende Beziehungen feststellen:

$$\hat{y} S_{100} = 5,3374 + 0,162 \cdot 10^{-2} x_1 - 0,929 \cdot 10^{-2} x_2 - 3,83 \cdot 10^{-2} x_3; \\ R = 0,702^{**}$$

$$\hat{y} \text{Wilkla} = 5,5374 + 0,067 \cdot 10^{-2} x_1 - 1,390 \cdot 10^{-2} x_2 - 0,380 \cdot 10^{-2} x_3; \\ R = 0,610^*$$

wobei bedeuten:

$\hat{y}$  =  $\ln$  des BFI · 100, der von der dritten Woche an nach dem Schnitt erreicht war oder 95 % des einfallenden Lichtes auffing

$x_1$  = durchschnittliche Lichtsumme der laufenden Woche in Lux · h/Tag

$x_2$  = für  $S_{100}$  =  $(t - 14^{\circ}\text{C})^2$

für Wilkla =  $(t - 16^{\circ}\text{C})^2$

$t$  = Tagestemperatur in der Bestandesmitte

$x_3$  = durchschnittliche Saugspannung der Bodenfeuchtigkeit in 12–25 cm Tiefe in at (berechnet aus dem Wassergehalt am Anfang und Ende der laufenden Woche)

Bei  $S_{100}$  lag der günstigste Temperaturbereich ausgeprägt bei  $14^{\circ}\text{C}$ , beim Wilkla schien er zwischen  $14$  und  $16^{\circ}\text{C}$  zu schwanken. Die mehrfache Bestimmtheit fällt bei beiden Sorten mit überoptimalen Wärme-graden rascher ab als mit unteroptimalen. Für den  $S_{100}$  prüften wir auch, welche Bestandestemperatur in der Nacht die Entfaltung des Blatt-

werkes am meisten förderte. Der günstigste Bereich schien zwischen 12 und 14 °C zu liegen. Die Berücksichtigung der Nachttemperatur brachte aber keinen wesentlichen Informationsgewinn.

Beim Ladino konnten keine statistisch gesicherten Beziehungen zwischen der Blattfläche und den ermittelten Umweltfaktoren nachgewiesen werden. Dies ist wahrscheinlich auf den grösseren Versuchsfehler, der durch die erschwerete Probeentnahme bedingt war, zurückzuführen. Während des Winters 1961/62 sind beim Ladino viele Pflanzen abgestorben. Kaum hatte sich der Bestand etwas erneuert, so hemmte die Trockenheit wieder die Entwicklung. Der Ladino vermochte auch im ersten Versuchsjahr nie so ausgeglichene Bestände zu bilden wie  $S_{100}$  und Wilkla.

Mit der Pfadkoeffizientenmethode nach S. Wright war es möglich, den Anteil der Umweltfaktoren an der mehrfachen Bestimmtheit festzustellen (vgl. Tabelle 6).

Tabelle 6

Anteil der Umweltfaktoren an der mehrfachen Bestimmtheit  $R^2$  der Regression zwischen der Blattfläche einerseits und Licht, Temperatur und Saugspannung anderseits

Sorte	$R^2$	Licht	Temperatur in der Bestandesmitte während des Tages	Saugspannung
$S_{100}$	0,493	26 %	45 %	29 %
Wilkla	0,370	9 %	61 %	30 %

Von den erfassten Variationsursachen waren es hauptsächlich die Temperatur, dann die Saugspannung und erst an dritter Stelle die einfallende Strahlenenergie, welche die Entwicklung der Blattfläche mitbestimmten. Im Durchschnitt der zwei Versuchsjahre hatte beim Wilkla die Lichtintensität den kleinsten Einfluss auf die Variation in der Entfaltung des Blattwerks. Andere Faktoren begrenzten das Wachstum und die Bildung neuer Blätter.

Die grossen BFI, die wir am 8. August 1961 feststellten, sind wahrscheinlich auf eine günstige Kombination von Licht, Temperatur und Feuchtigkeit zurückzuführen. Bei den Sorten  $S_{100}$  und Wilkla wird die Abnahme der Blattfläche vom 12. September bis zum 10. Oktober 1961

vor allem durch den kleineren Lichtgenuss bedingt sein. Bei den gegebenen Umweltbedingungen vom 3. bis 10. Oktober (308 Lux·h/Tag, 15,4 °C Tagestemperatur in der Bestandesmitte und 1,4 at Saugspannung in 12 bis 25 cm Tiefe) erreichte der BFI beim  $S_{100}$  nach den Regressionsbeziehungen eine Grösse von 2,86. Der beobachtete Wert betrug 3,1. Setzt man in der Mehrfachregression für die noch im August erreichbare Lichtsumme 580 Lux·h/Tag ein – bei gleichbleibender Temperatur und Feuchtigkeit –, so kann ein BFI von ungefähr 4,4 erwartet werden.

Vom 19. Juni bis zum 10. Juli 1962 stieg die wöchentliche Durchschnittstemperatur im Bestand während des Tages bis auf 22,6 °C, und die Bodenfeuchtigkeit in den obersten 25 cm war mit 13 at gebunden. Diese beiden Faktoren wichen stark von den Optimalwerten ab und verhinderten dadurch die weitere Entfaltung der Blattfläche. Für die offensichtlich gehemmte Entwicklung des Assimilationsapparates vom 31. Juli bis zum 4. September 1962 werden wieder der Mangel an pflanzenverfügbarem Wasser und die hohen Bestandestemperaturen (24.7.–31.7. = 23,0 °C) verantwortlich sein. Beim letzten Nachwuchs sind es hauptsächlich die niederen Lichtintensitäten, die noch immer knappe Bodenfeuchtigkeit und in den letzten zwei Wochen auch tiefere Temperaturen, die sich nachteilig auf das Blattwachstum auswirkten.

#### *4.2.2. Einfluss der Blattfläche auf die relative Beleuchtungsstärke unter dem Bestand*

Je mehr Strahlenenergie das Blattwerk einzufangen vermag, um so grösser ist unter sonst gleichen Bedingungen die potentielle Trockensubstanzproduktion. In den ersten drei Wochen nach dem Schnitt erreichte noch viel Licht unausgenutzt die Bodenoberfläche. Für diese erste Periode des Nachwachsens konnten wir im Mittel die folgenden Prozente des Tageslichtes unter dem Pflanzenbestand ermitteln:

$S_{100}$  32%; Wilkla 36%; Ladino 29%

Tabelle 7 gibt Aufschluss über die Blattfläche und die relative Lichtintensität unter dem Bestand für die Periode vor dem Schnitt.

Die Daten des Saatjahres zeigen, wie sich bei wachstumsstimulierenden Umweltbedingungen ein Assimilationsapparat bildet, der die sichtbare Strahlung nahezu vollständig auffängt. Im zweiten Versuchsjahr erreichten hohe Anteile des Tageslichtes unausgenutzt den Boden; die potentielle Produktion organischer Substanz je Flächeneinheit Boden war kleiner; die Ertragsleistung der Bestände musste bescheidener ausfallen.

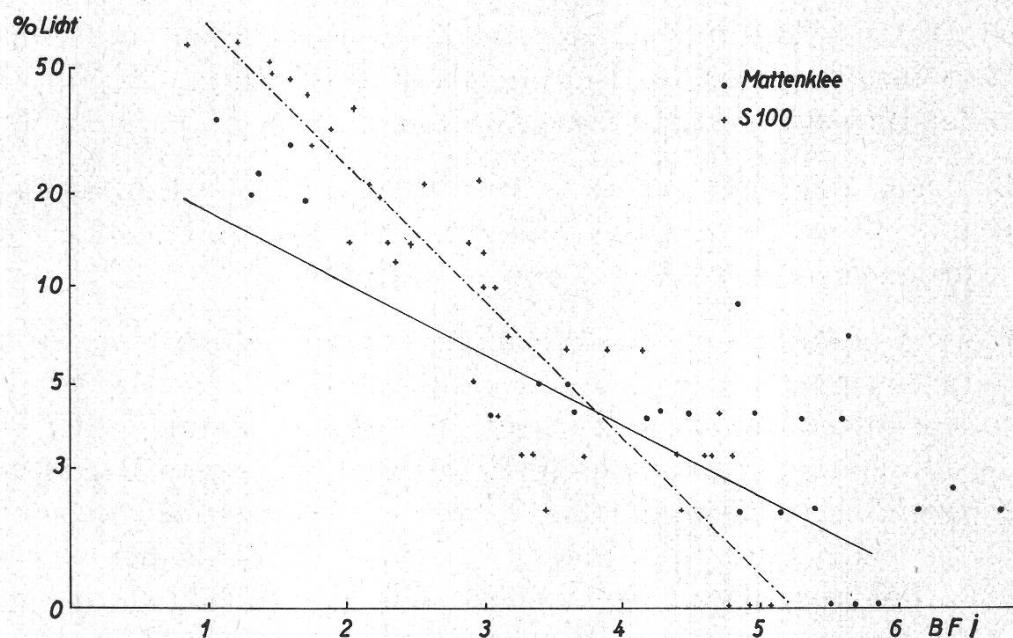
Die grundsätzlichen Beziehungen zwischen der relativen Lichtstärke unter dem Pflanzenbestand und dem Blattflächenindex können durch das

Tabelle 7

Blattflächenindex und relative Beleuchtungsstärke (in Prozenten des Tageslichtes) unter dem Bestand für die Periode 3 Wochen nach der Entblätterung bis zum nächsten Schnitt

Datum	S <sub>100</sub>		Wilkla		Ladino	
	% Licht	BFI	% Licht	BFI	% Licht	BFI
18. 7.- 8. 8. 1961	1,11	4,82	1,22	4,63	1,75	5,45
5. 9.-10. 10. 1961	2,54	3,87	3,02	3,48	2,99	4,32
22. 5.- 5. 6. 1962	4,14	4,39	2,98	4,22	11,37	2,44
3. 7.-10. 7. 1962	2,02	3,35	5,86	3,07	6,89	3,40
7. 8.- 4. 9. 1962	14,61	2,52	26,24	1,81	12,40	2,23
2. 10.-30. 10. 1962	15,06	2,22	25,90	1,88	18,29	1,96

Gesetz von Beer-Lambert charakterisiert werden. Für die drei Weisskleesorten sind die Verhältnisse in Figur 8 dargestellt.



Figur 8

Abhängigkeit der relativen Beleuchtungsstärke (in Prozenten des vollen Tageslichtes) unter dem Pflanzenbestand vom Blattflächenindex

Aus je 40 Werten konnten wir die folgenden Regressionen berechnen:

$$\hat{y}S_{100} = 5,1020 - 0,976 x; b = -0,976 \pm 0,133; r = -0,92$$

$$\hat{y}Wilkla = 4,2711 - 0,724 x; b = -0,724 \pm 0,255; r = -0,68$$

$$\hat{y}Ladino = 4,5880 - 0,787 x; b = -0,787 \pm 0,107; r = -0,92$$

wobei  $\hat{y}$  = In der Prozente des Tageslichtes unter dem Bestand

$x$  = Blattflächenindex

Die Blattflächenindizes, bei denen 95 % der sichtbaren Strahlung aufgefangen wurden (kritischer BFI nach Brougham, 1956), schwankten in folgenden Bereichen (Fehlerwahrscheinlichkeit 5 %):  $S_{100}$  : 3,2–4,0; Wilkla : 2,8–5,7; Ladino : 3,4–4,5. Beim Wilkla waren die Messungen erschwert; die Blätter dieser Sorte sind zum Teil ganz am Boden anliegend, so dass die Selenzelle nicht darunter geschoben werden konnte.

Die Variation der Blattfläche, die 95 % der Lichtenergie auffängt, wird bedingt durch die Wuchshöhe des Bestandes und die räumliche Anordnung der Blätter. Für die zwei Versuchsjahre konnten wir keinen statistisch gesicherten Einfluss der einfallenden Strahlenenergie auf die relative Lichtintensität unter dem Pflanzenbestand nachweisen.

#### 4.2.3. Diskussion

Die gesamte Blattfläche wird durch die Zahl und Grösse der Blätter bestimmt. Die Blattzahl ist abhängig von der Zahl der Vegetationskegel, der Dauer und Aktivität ihrer blattbildenden Tätigkeit sowie der Lebensdauer der Blätter. Zahl und Grösse der Zellen bestimmen anderseits die Fläche des einzelnen Blattes. Ein eingehendes Studium der Variationsursachen der Blattfläche hätte diese Zusammenhänge zu berücksichtigen.

Die Beobachtungen von Vez (1961) über den Substanzverlust der Stolonen und Wurzeln und die Zunahme der Blattmasse nach jedem Schnitt wurden in unseren Versuchen bestätigt.

Brougham (1958) stellte bei Weissklee ähnliche Höchstwerte für den BFI fest, wie wir sie bei  $S_{100}$  und Wilkla vor dem zweiten Schnitt im Jahre 1961 ermittelten konnten. Zwischen den Sorten können aber Unterschiede bestehen; dies zeigen auch die Untersuchungen von Black (1960) mit *Trifolium subterraneum*. Sorten mit längeren Blattstielen vermochten ein grösseres Blattwerk auszubilden. In unseren Versuchen entfaltete der Ladino, der augenfällig eine höhere Wuchsform hat als die beiden andern Sorten, bei günstigen Wachstumsbedingungen einen umfangreicherem Assimilationsapparat.

Andere Futterpflanzen erreichen im Vergleich zu Weissklee grössere BFI. Beim Mattenklee beobachteten wir Höchstwerte von 6,7. Davidson und Donald (1958) stellten bei *Trifolium subterraneum* im Maximum 8,7  $\text{dm}^2$  Blattfläche je  $\text{dm}^2$  Bodenareal fest, und Brougham (1958) ermittelte bei *Lolium perenne* einen Wert von 7,1. Die Fähigkeit, ein umfangreiches Blattwerk auszubilden, hängt besonders mit der Wuchshöhe, dem Blattwinkel und der Verteilung der Blätter auf mehrere Etagen zusammen. Saeki (1960) nimmt an: die Pflanzen bilden kein so grosses Blattwerk aus, dass die Blätter mit dem kleinsten Lichtgenuss längere

Zeit unter dem Kompensationspunkt liegen (Kompensationspunkt: Photosynthese und Atmung sind gleich gross). Dies wäre nur möglich, wenn Blätter mit positiver Nettoassimilation die Atmungsverluste der unter Lichthunger leidenden Blätter decken würden. Wanner und Bachofen (1961) beobachteten aber, dass nur geringe Mengen Assimilate von einem Blatt an die Nachbarblätter abgegeben werden. Nach Verikof (1955) leiten auch dem Licht ausgesetzte Blätter von Sojabohnen kaum Assimilate an Nachbarblätter weiter. Wenn diese Beobachtungen auch für den Weissklee zutreffen, so müssen Blätter, die ihre Atmungsverluste nicht selbst durch die Kohlenstoffassimilation decken können, absterben. Bei günstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen besteht also ein fortwährendes Streben um ein Gleichgewicht zwischen der einfallenden Strahlung und der optimalen Blattfläche. Brougham (1956) vermutet, dass der Gasstoffwechsel der unteren Blätter eines Bestandes kaum unter dem Kompensationspunkt liegt, wenn unter dem Blätterdach noch 5 % des Tageslichtes nachweisbar sind. Der Autor prüfte nun, wie gross das Blattwerk verschiedener Arten ist, wenn es im Sommer um die Mittagszeit 95 % der sichtbaren Strahlung auffängt. Brougham (1960) stellte für die Bedingungen von Palmerston North, Neuseeland, die folgenden kritischen BFI (Critical Leaf Area Index) fest: Mais  $8,6 \pm 0,6$ ; englisches Raigras  $6,0 \pm 0,6$ ; Weissklee  $2,7$  bis  $3,2 \pm 0,2$ .

Beinhart (1962) prüfte unter standardisierten Bedingungen den Einfluss der Lichtintensität auf die Blattbildung des Weissklee. Er beobachtete, dass mit zunehmender Lichtintensität mehr und grössere Blätter gebildet wurden. Blackman et al. (1955) und Salter (1960) stellten ebenfalls einen günstigen Einfluss energiereicher sichtbarer Strahlung auf das Blattwachstum fest.

Den Einfluss verschiedener Wärmegrade (10, 17, 23 und 30 °C) auf die Entfaltung neuer Blätter hat Beinhart (1962) geprüft. Es zeigte sich, dass Tagestemperaturen von 10 und 17 °C günstiger sind als solche von 23 und 30 °C. Die produzierte Blattfläche war bei einer konstanten Tages- und Nachttemperatur von 17 °C am grössten. Das mutmassliche Temperaturoptimum für Wilkla lag in unseren Feldversuchen bei 14 und 16 °C, also in einem ähnlichen Bereich. Unsere Feststellung beim  $S_{100}$  zeigt aber, dass dieses Optimum sortenabhängig sein kann. Vielleicht ist die grösste beobachtete Blattfläche am 8. August 1961 nicht nur auf günstige Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse zurückzuführen, sondern auch auf den Temperaturfall um zirka 5 °C am 30. und 31. Juli. Bei der Probeentnahme am 8. August war es auffallend, dass viele neue Blätter gebildet wurden. Ähnliche Beobachtungen machten Watson und Baptiste (1938) bei Zuckerrüben und Mangold. Beim Temperaturanstieg nach einer starken Abkühlung war die Blattpro-

duktion grösser, als man von den vorhergehenden Wärmegraden erwartet hätte. Salter (1960) vermutet aus seinen Versuchen mit Blumenkohl ebenfalls, dass Temperaturen, die für ein freudiges Pflanzenwachstum zu niedrig sind, sich günstig auf die Bildung von Blattprimordien auswirken.

Blackman et al. (1955) stellten in ihren Topfversuchen mit Sonnenblumen keinen gesicherten Einfluss der Temperatur auf die Zunahme der Blattfläche fest. Diese Autoren nahmen eine lineare Wirkungsweise der Temperatur an. In unseren Versuchen war die Beziehung zwischen der Blattfläche und den Wärmegraden statistisch ebenfalls nicht signifikant ( $r = 0,03$ ), wenn wir eine Gerade als Regressionslinie wählten. Der Temperatureinfluss auf die Entfaltung des Assimilationsapparates erwies sich aber nicht als zufällig, wenn wir das mutmassliche Temperaturoptimum berechneten und die Gausskurve als Regressionstrend benützten.

Die Regressionsbeziehungen zwischen der Blattfläche und der Umwelt lassen auch die grosse Bedeutung des verwertbaren Bodenwassers erkennen. Aus der beobachteten Regressionsgleichung ist ersichtlich, dass die Bodenfeuchtigkeit, die mit mehr als 1 at Saugspannung an den Boden gebunden ist, das Blattwachstum hemmt. Frei (1954) beobachtete auch bei Sonnenblumen und Gates (1955a) bei Tomaten, dass die Blattmasse empfindlich auf Trockenheit reagiert. Wassermangel verkürzt zudem die Lebensdauer der Blätter. Morton und Watson (1948) beobachteten dies bei Untersuchungen mit Zuckerrüben.

Optimale Wasserversorgung nach kurzer Trockenheit fördert die Bildung neuer Blätter (Gates, 1955b). Das Verhältnis Blattmasse/gesamte Pflanzensubstanz ist bei diesen unter Feuchtigkeitsmangel leidenden Pflanzen nach der Bewässerung grösser als bei den Kontrollen, die bei Feldkapazität wuchsen. Solche komplexe Zusammenhänge erschweren eine quantitative Erfassung der Gesetzmässigkeiten zwischen der Blattfläche und der Bodenfeuchtigkeit. In unserem Versuch liess sich besonders beim Wilkla der Einfluss der Wasserversorgung auf die Ausdehnung der Blattfläche nicht ganz getrennt von andern Faktoren erfassen. Trockenheit hemmt bei dieser flachwurzelnden Sorte rasch die Bildung neuer Blätter. Das Blattwerk vermochte den Boden nicht mehr vollständig zu bedecken; die Temperatur an der Bodenoberfläche stieg. Neben der Trockenheit wirkten nun vermutlich auch die höheren Be standestemperaturen einer weiteren Blattentfaltung entgegen.

Untersuchungen von Brougham (1962) zeigen, dass der kritische BFI von der Intensität der einfallenden Strahlenenergie abhängt. In Neuseeland erreichte er für Weissklee in den lichtarmen Wintermonaten einen Wert von 0,7; im späten Frühjahr waren  $3,25 \text{ dm}^2$  Blattfläche je  $\text{dm}^2$  Boden notwendig, um 95 % der sichtbaren Strahlung aufzufangen.

Die sich mit dem Wachstum ändernde Anordnung der Blätter ist vermutlich eine weitere prüfenswerte Variationsursache des kritischen BFI.

#### 4.2.4. Der Verlauf der Nettoassimilationsrate

Die Nettoassimilationsrate ist nebst der Blattfläche das wichtigste Attribut der Stofferzeugung. In Tabelle 8 sind die in den Jahren 1961 und 1962 ermittelten Werte für die NAR angegeben.

Tabelle 8

Verlauf der Nettoassimilationsrate (in g/dm<sup>2</sup> und Woche) bei den drei Weisskleesorten S<sub>100</sub>, Wilkla und Ladino

1961				1962			
Datum	S <sub>100</sub>	Wilkla	Ladino	Datum	S <sub>100</sub>	Wilkla	Ladino
23. 5.	0,386	0,512	0,357	1. 5.	0,011	0,110	
29. 5.	0,271	0,249	0,237	8. 5.	0,039	-0,180	-0,021
6. 6.	0,229	0,263	0,163	15. 5.	0,195	0,232	0,213
13. 6.	0,219	0,143	0,215	22. 5.	0,064	0,200	0,118
20. 6.				29. 5.	0,101	0,098	0,008
27. 6.	0,083	0,224	0,348	5. 6.	0,471	-0,591	0,746
4. 7.	0,022	0,178	0,053	12. 6.	0,182	0,552	0,257
11. 7.	0,442	0,202	0,373	19. 6.	0,306	0,254	0,268
18. 7.	0,069	0,182	0,120	26. 6.	0,112	0,219	0,248
25. 7.	0,325	0,375	0,210	3. 7.	0,320	0,105	0,311
1. 8.				10. 7.	0,205	-1,362	-0,006
8. 8.	-0,215	-0,053	0,003	17. 7.	0,445	0,816	-0,012
15. 8.	0,233	0,207	0,304	24. 7.	0,133	0,199	0,006
22. 8.	0,268	0,246	0,208	31. 7.	-0,003	0,364	0,226
29. 8.	0,193	0,237	0,183	7. 8.	0,271	0,060	0,341
5. 9.	0,071	0,089	0,151	14. 8.	0,013	0,189	0,004
12. 9.	0,117	0,136	0,156	21. 8.	0,146	0,097	0,049
19. 9.	0,129	0,137	0,152	28. 8.	0,144	0,090	0,052
26. 9.	-0,151	-0,102	-0,096	4. 9.	0,347	-0,644	0,072
3. 10.	-0,150	-0,131	-0,007	11. 9.	0,001	0,128	0,185
10. 10.				18. 9.	0,020	0,100	0,145
17. 10.	-0,116	-0,650	0,256	26. 9.	0,104	0,000	-0,344
24. 10.				2. 10.	-0,027	0,035	0,056
				9. 10.	0,299	-0,067	0,192
				16. 10.	0,018	0,108	0,371
				23. 10.	0,162	0,000	-0,026
				30. 10.			

Kursiv gesetzte Daten: Schnitt

Zwischen den Sorten konnten wir keine statistisch gesicherten Unterschiede nachweisen. Während beider Vegetationsperioden beobachteten

wir bei zwei Sorten die grössten NAR um Mitte Juli; 1961 bei  $S_{100}$  und Ladino; 1962 bei  $S_{100}$  und Wilkla. Im ersten Versuchsjahr erreichte Wilkla seinen Höchstwert Ende Mai; im zweiten der Ladino anfangs Juni. Folgende maximale Zunahmen an Trockenmasse je  $\text{dm}^2$  Blattfläche (in  $\text{g}/\text{dm}^2$  und Woche) wurden 1961 beziehungsweise 1962 ermittelt:

$S_{100}$	0,442 und 0,445
Wilkla	0,512 und 0,816
Ladino	0,373 und 0,746

Diese Daten beobachteten wir in Wachstumsperioden, die sich durch eine grosse Substanzproduktion und eine bescheidene Ausdehnung der Blattfläche kennzeichneten.

Vor dem zweiten und dritten Schnitt im Saatjahr entfielen 5–10% der gesamten Trockensubstanz auf abgestorbene Pflanzenteile. Dieser Massenverlust verursachte die errechneten negativen Werte der NAR. Vermutlich werden die Abnahme der Lichtsumme und der zu späte Schnitt dafür verantwortlich sein. Vor der letzten Probeentnahme am 24. Oktober 1961 war beim  $S_{100}$  und Wilkla kein Zuwachs zu beobachten, und die beim Schnitt hinterlassenen Blattstiele verfaulten, deshalb die Gewichtseinbusse. Wie schon auf Seite 126 bemerkt, stellten wir beim Wilkla im zweiten Versuchsjahr in der ersten Woche nach der Entblätterung einen Substanzverlust fest; er bedingte die negativen NAR. Die Minuswerte der Sorten Wilkla und Ladino vor Mitte Mai 1962 sind vermutlich durch die Probeentnahme verursacht worden.

In Tabelle 9 sind die durchschnittlichen NAR je Schnittintervall wiedergegeben. Damit die Werte der beiden Vegetationsperioden vergleichbar sind, berücksichtigen wir vom Jahre 1962 die Daten über den Zuwachs in der ersten Woche nach der Entblätterung nicht.

Tabelle 9

Durchschnittliche Nettoassimilationsrate (in  $\text{g}/\text{dm}^2$  und Woche) je Schnittintervall

Schnitt	1961			1962			
	1 23. 5. bis 20. 6.	2 27. 6. bis 8. 8.	3 15. 8. bis 10. 10.	1 1. 5. bis 5. 6.	2 12. 6. bis 10. 7.	3 17. 7. bis 4. 9.	4 11. 9. bis 30. 10.
$S_{100}$	0,276	0,121	0,089	0,082	0,230	0,164	0,082
Wilkla	0,292	0,185	0,102	0,092	0,283	0,202	0,043
Ladino	0,243	0,185	0,131	0,079 <sup>1</sup>	0,271	0,095	0,083

<sup>1</sup> 8.5.–5.6.

Die höchsten Mittelwerte entfallen 1961 auf den ersten und 1962 auf den zweiten Schnitt. Wilkla weist die grössten NAR, aber auch die kleinste durchschnittliche Blattfläche in den entsprechenden Perioden auf. Im Jahre 1961 stellten wir den bescheidensten Trockensubstanzzuwachs je dm<sup>2</sup> Blattfläche beim dritten und 1962 beim ersten und vierten Schnitt fest. Diese Zeitspannen sind gekennzeichnet durch tiefe Temperaturen und verminderten Lichteinfall.

Zwischen den Umweltfaktoren und der NAR des S<sub>100</sub> liess sich folgende Regression nachweisen:

$$\hat{y} = 4,8301 + 0,096 \cdot 10^{-2} x_1 - 2,325 \cdot 10^{-2} x_2; R = 0,49^*$$

$\hat{y}$  = ln NAR der Sorte S<sub>100</sub>

$x_1$  = Mittelwerte der aufgefangenen Lichtsumme der laufenden Woche in Lux · h/Tag

$x_2$  = (t - 18 °C)<sup>2</sup>; t = Tagestemperatur in der Bestandesmitte

Beim Wilkla und Ladino konnten wir bei der Auswertung des Gesamtmaterials keine statistisch gesicherten Beziehungen zwischen der NAR, Licht und Temperatur ermitteln. Ein Zusammenhang zwischen der Einstrahlung und der NAR konnte in Einzelfällen jedoch bei allen Sorten erkannt werden. Während beider Vegetationsjahre nahmen die Lichtsumme und die NAR von Mitte September an ab (vgl. Figur 2).

Das mutmassliche Optimum der Tagestemperatur in der Bestandesmitte lag beim S<sub>100</sub> um 18 °C; beim Wilkla zeigte sich eine deutliche Tendenz, dass die günstigsten Werte um 22 °C schwanken. Der Stoffgewinn durch die Photosynthese scheint beim S<sub>100</sub> begünstigt zu sein, wenn die mittlere Nachttemperatur etwa 10 °C beträgt. Bei Berücksichtigung dieses Umweltfaktors ergab sich nur eine unbedeutende zusätzliche Information über die Streuungsursachen der NAR.

Im Jahre 1961 wichen die Bestandestemperaturen während des Tages in den Monaten Mai und Oktober wesentlich vom Optimum ab. Unterdurchschnittliche Werte (bis 6,4 °C) beobachteten wir auch anfangs September; die Nettoassimilationsrate des S<sub>100</sub> und Wilkla war auffallend niedrig. Während des zweiten Versuchsjahres lagen die Temperaturen im Frühjahr und Herbst wiederum unter den für die Nettoassimilation optimalen Werten. Die mittleren Tagestemperaturen schwankten vom 1. Mai bis 5. Juni von 10,1 bis 14,1 °C und vom 18. September bis 30. Oktober von 9,5 bis 13,9 °C (Ausnahme: 2. bis 9. Oktober 16,6 °C).

Die statistische Auswertung zeigte: Im Herbst begrenzten Licht und Temperatur die Assimilationsleistung; der Einfluss der Temperatur war grösser. Im Frühjahr 1962 konnten die Pflanzen infolge der tiefen Temperaturen die einfallende Strahlenenergie nicht voll ausnützen. Eine signifikante Beziehung zwischen der NAR und der Tension, mit der das Wasser an den Boden gebunden war, konnte nicht nachgewiesen werden.

#### 4.2.5. Diskussion

Der Stoffgewinn durch die Photosynthese und die Atmungsverluste sind die zwei Determinanten der Nettoassimilationsrate. Jede Umweltänderung kann sich auf diese grundlegenden Prozesse des Pflanzenlebens auswirken – bei beiden Vorgängen in gleicher oder in entgegengesetzter Richtung.

Das Alter der Pflanze ist ausser den Umweltfaktoren eine weitere Variationsursache des Zuwachses an Trockenmasse je Einheit Blattfläche (vgl. Watson, 1947).

Der Assimilationsapparat besteht aber nicht nur aus den Blattspreiten. Blattstiele und Stolonen tragen vermutlich bei relativ hoher Beleuchtungsstärke im Bestand ebenfalls in nicht zu vernachlässigendem Ausmass zur Erzeugung organischer Substanz bei. Erschwert wird das Erfassen der kausalen Zusammenhänge zwischen der NAR und der Umwelt auch durch den Einfluss des Schnittes (vgl. Brougham, 1956) und den relativ grossen Versuchsfehler im Feldversuch.

Die nur beim  $S_{100}$  nachgewiesene signifikante Regression zwischen der NAR, Licht und Temperatur vermochte – im Vergleich zu der Aussagesicherheit bei der Blattfläche – nur einen bescheidenen Anteil der Streuungsursachen aufzuzeigen.

Die NAR der drei Weisskleesorten erreichten nie den Höchstwert von 0,9 g/dm<sup>2</sup> und Woche, den Black (1955) bei *Trifolium subterraneum* feststellte.

Der Einfluss der Lichtintensität auf die NAR zeigt sich am deutlichsten bei Pflanzen, die man verschieden stark beschattet. Blackman und Black (1959) stellten bei *Trifolium repens*, der unter verschiedenen Beleuchtungsstärken aufwuchs, fest: zwischen dem Lichteinfall und der NAR besteht nicht wie bei vielen andern Arten eine logarithmische, sondern eine einer andern, von den Autoren nicht näher definierten Funktion folgende Beziehung.

Beinhart (1962) bestimmte die CO<sub>2</sub>-Aufnahme von Weisskleeblättern der Sorte Ladino unter verschiedenen Lichtintensitäten und Temperaturen. Eine Erhöhung der Beleuchtungsstärke von 1200 auf 4200 foot candles (12 800 auf 45 000 Lux) verursachte bei 10 °C keine signifikante und bei 20 °C nur eine bescheidene Zunahme der Photosynthese. Diese Beobachtung darf man nicht auf einen Pflanzenbestand extrapolieren, der in den Monaten Juni und Juli Beleuchtungsstärken bis über 100 000 Lux ausgesetzt war. Der Schattenwurf durch die oberen Blätter reduziert den Lichtgenuss der unteren Assimilationsorgane. Vergleichen wir vom 23. Mai bis 20. Juni 1961 die NAR und den BFI: mit zunehmendem BFI nahm die Stoffproduktion je dm<sup>2</sup> Blattfläche ab. Diese Zusammen-

hänge können abgeschwächt oder verstärkt werden, je nachdem ob sich die räumliche Anordnung der Blätter oder die Beleuchtungsstärke ändert.

Wegen dieser im Feldversuch schwer erfassbaren Variationsursachen konnte wohl auch Watson (1947) keine gesicherte Korrelation zwischen der NAR und der täglichen Einstrahlung feststellen. Von den durch die Regression zwischen der NAR, Licht und Temperatur erfassten Streuungsursachen entfallen in unserem Versuch mit  $S_{100}$  87 % auf die Temperatur und 13 % auf die tägliche Lichtsumme. Der Einfluss der Temperatur auf den Zuwachs der Trockenmasse je Einheit Blattareal erwies sich erst als signifikant, nachdem wir das berechnete Optimum in die Regression einsetzen.

Mit der Temperatur ändert sich die Photosynthese und die Atmung. Beinhart (1962) ermittelte bei Weisskleblättern bei 4200 foot candles und 30 °C eine grössere CO<sub>2</sub>-Aufnahme als bei 20 °C. Die im Warburg-Apparat verfolgte Atmungsintensität erreichte nach 90 Minuten bei 30 °C den doppelten Wert gegenüber 20 °C. Wie ändert sich die NAR bei verschiedenen Temperaturen ? Die Angaben sind widersprechend. Positive Regressionskoeffizienten berechneten: Briggs et al. (1920), Gregory (1926), Goodall (1945) und Blackman et al. (1955). Watson (1947) und Black (1955) ermittelten positive und negative Werte. Alle Autoren nahmen eine lineare Beziehung zwischen der NAR und der Temperatur an. Vermutlich variierte das Vorzeichen des Regressionskoeffizienten, je nachdem, ob die beobachteten Wärmegrade mehr im auf- oder im absteigenden Ast der Optimumskurve lagen.

Unsere Feststellung, dass die Saugspannung der Bodenfeuchtigkeit keinen wesentlichen Einfluss auf die NAR ausübt, stimmt mit den Beobachtungen von Milthorpe (1945) überein. Exakte Laboratoriumsversuche bekräftigen diese ermittelten Zusammenhänge. Upchurch et al. (1955) beobachteten bei Weissklee eine schwache Zunahme der Respirationsrate, als die Pflanzen zu welken anfingen. Die CO<sub>2</sub>-Aufnahme blieb bis zu diesem Zeitpunkt ungestört; sie sank auf 75 % ihres Maximalwertes, sobald die Pflanzen ihren Turgor ganz verloren. Ashton (1956) stellte ähnliche Beziehungen beim Zuckerrohr fest. In den Jahren 1961 und 1962 traten in unserem Versuch selten Welkeerscheinungen auf. Wahrscheinlich wurde die NAR deshalb nur hie und da durch die Wasserversorgung begrenzt. Petrie et al. (1943), Morton und Watson (1948) und Gates (1955) beobachteten bei Trockenheit eine spärlichere NAR. Vermutlich ist daran eine indirekte Wirkung der Wasserzufuhr auf die NAR mitbeteiligt. Für die Zellstreckung und Zellteilung benötigen die Pflanzen reichlich Wasser (Frey-Wyssling, 1945). Ist die Feuchtigkeit nicht leicht verfügbar, so wird das Längenwachstum gehemmt. Die

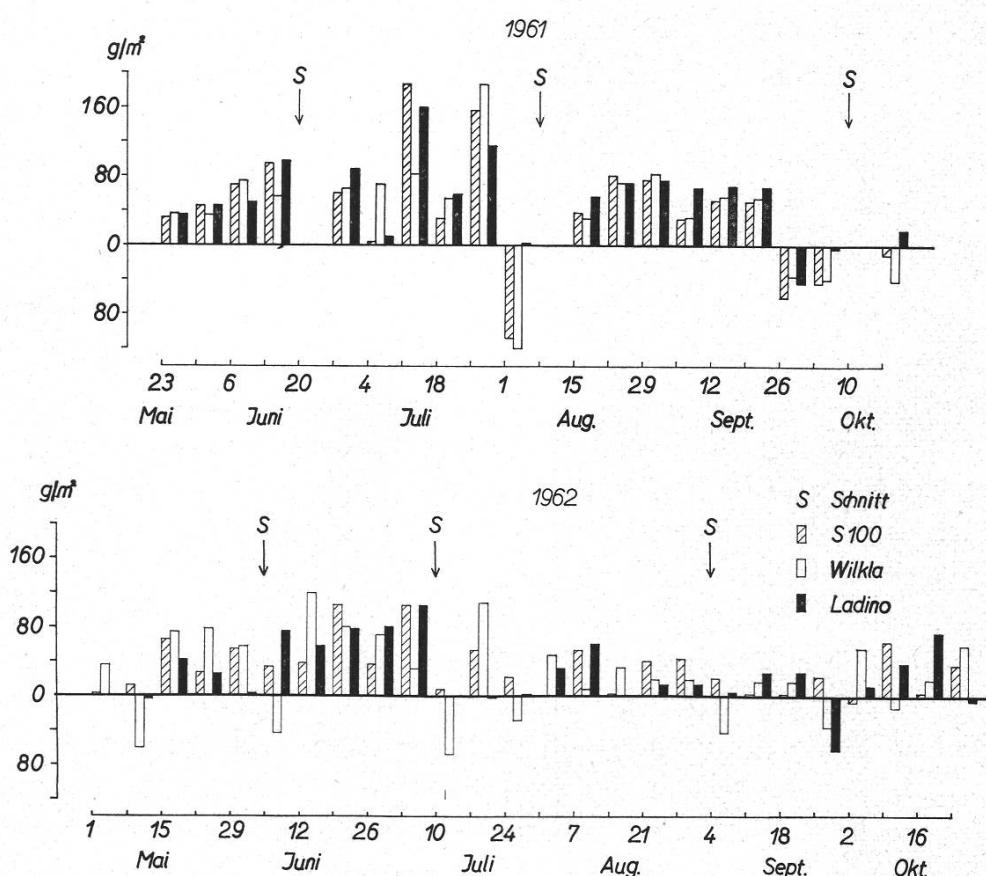
räumliche Anordnung der Blätter ändert sich, die gegenseitige Beschatung nimmt zu und die NAR ab. Beobachtungen von Peterson et al. (1953) erhärten diese Vermutung. Das Wachstum der Blattstiele des Ladino nahm ab, schon lange bevor der permanente Welkepunkt erreicht war. Gates (1955a) stellte auch bei Tomaten fest, dass der relative Wassergehalt der Blattstiele und Stengel empfindlich auf Trockenheit reagiert.

#### 4.2.6. Die absolute Trockensubstanzproduktion

##### 4.2.6.1. Die wöchentliche Zu- oder Abnahme der Trockenmasse

In den folgenden Abschnitten möchten wir prüfen, wie die Umwelt die gesamte Trockensubstanzproduktion je Einheit Bodenfläche beeinflusste und in welchem Ausmass die Blattfläche und die NAR die Ertragsbildung bestimmten.

In Figur 9 ist die wöchentliche Veränderung der Trockenmasse in  $\text{g/m}^2$  wiedergegeben.



Figur 9

Verlauf der wöchentlichen Trockensubstanzproduktion der drei Weisskleesorten, bezogen auf die Bodenfläche

Die Unterschiede zwischen den Sorten sind statistisch nicht gesichert.  $S_{100}$  und Wilkla erreichten im Monat Juli 1961 den Höchstwert von 188, Ladino einen solchen von 162 g/m<sup>2</sup> und Woche. In den entsprechenden Zeitintervallen ermittelten wir auch die maximalen NAR. Der BFI schwankte zwischen 4 und 5. Im Jahre 1962 wurde der grösste Zuwachs an Trockensubstanz um Mitte Juni und anfangs Juli beobachtet.  $S_{100}$  und Ladino erzeugten je 106 g und der Wilkla 120 g/m<sup>2</sup> und Woche.

Auffallenderweise veränderte sich 1961 und 1962 beim  $S_{100}$  und Ladino der BFI zur Zeit der grössten Trockensubstanzproduktion kaum. Beim Wilkla dagegen dehnte sich das Blattwerk stark aus.

Aus Tabelle 10 sind die Mittelwerte des wöchentlichen Zuwachses an Trockenmasse je Schnittintervall ersichtlich. Damit die Angaben der beiden Vegetationsperioden vergleichbar sind, berücksichtigten wir die Daten des Jahres 1962 über den Nachwuchs in der ersten Woche nach dem Schnitt nicht.

Tabelle 10

Mittelwerte der wöchentlichen Trockensubstanzproduktion in g/m<sup>2</sup> und Schnittintervall

Schnitt	1961			1962			
	1 23. 5. bis 20. 6.	2 27. 6. bis 8. 8.	3 15. 8. bis 10. 10.	1 1. 5. bis 5. 6.	2 12. 6. bis 10. 7.	3 17. 7. bis 4. 9.	4 11. 9. bis 30. 10.
$S_{100}$	60,8	56,3	39,8	31,0	69,5	31,0	17,4
Wilkla	51,7	57,5	32,9	37,6	76,3	30,4	16,9
Ladino	54,5	74,9	46,0	16,8 <sup>1</sup>	81,3	17,4	15,4

<sup>1</sup> 8.5.–5.6.

Die grössten Durchschnittswerte wurden beim Wilkla und Ladino 1961 und 1962 beim zweiten Aufwuchs beobachtet, beim  $S_{100}$  1961 beim ersten und 1962 beim zweiten Aufwuchs. Auf den Ladino entfielen 1962 die beiden Extremwerte der ganzen Versuchsdauer. Im Frühjahr litt der Bestand stark unter den Auswinterungsschäden. Er erholte sich nach dem ersten Schnitt; nach dem zweiten war vermutlich wegen der Trockenheit wieder kein freudiges Wachstum festzustellen.

Den Einfluss der Umwelt auf die gesamte Trockensubstanzproduktion versuchten wir mit Mehrfachregressionen zu erkennen. Um den Einfluss der Lichtsumme auf die Stofferzeugung zu ergründen, benützten wir in den Berechnungen die Daten über die vom Blätterdach aufgefangene

Strahlenenergie, indem wir von der einfallenden Lichtsumme die unter dem Bestand noch nachgewiesenen Prozente des Tageslichtes subtrahierten.

Folgende Beziehungen wurden berechnet:

$$\hat{y}S_{100} = 2,0033 + 0,44 \cdot 10^{-2}x_1 - 2,622 \cdot 10^{-2}x_2; R = 0,56^{**}$$

$$\hat{y}Wilkla = 3,2493 + 0,36 \cdot 10^{-2}x_1 - 1,54 \cdot 10^{-2}x_2 - 0,94 \cdot 10^{-2}x_3; R = 0,77^{**}$$

$$\hat{y}Ladino = 3,2842 + 0,30 \cdot 10^{-2}x_1; r = 0,41^*$$

$\hat{y}$  = ln der wöchentlichen Gewichtsveränderung der Trockenmasse in g/m<sup>2</sup> Bodenfläche

$x_1$  = aufgefangene Lichtsumme der laufenden Woche in Lux · h/Tag (einfallende Lichtenergie abzüglich mittlere relative Beleuchtungsstärke unter dem Blätterdach)

$x_2 = (t - 16 \text{ } ^\circ\text{C})^2$ ; t = Tagstemperatur in der Bestandesmitte

$x_3$  = durchschnittliche Saugspannung der Bodenfeuchtigkeit in 12–25 cm Tiefe in (at)<sup>2</sup>, berechnet aus dem Wassergehalt am Anfang und am Ende der laufenden Woche

Vom September 1962 an war der Wilkla leicht mit *Poa trivialis* verunkrautet, die entsprechende Trockenmasse wurde in dieser Auswertung mitberücksichtigt.

Licht, Temperatur und Feuchtigkeit hatten die in Tabelle 11 angegebenen Anteile an den erfassten Variationsursachen.

Tabelle 11

Anteil der Umweltfaktoren am Bestimmtheitsmass R<sup>2</sup> der beobachteten Regressionen zwischen der Trockensubstanzproduktion je Einheit Bodenfläche einerseits und Licht, Temperatur und Feuchtigkeit anderseits

	R <sup>2</sup>	Licht	Temperatur	Feuchtigkeit
S <sub>100</sub>	0,31	63 %	37 %	—
Wilkla	0,59	42 %	16 %	42 %
Ladino	0,17 <sup>1</sup>	100 %	—	—

<sup>1</sup> = r<sup>2</sup>

Aus dieser Zusammenstellung und dem Vergleich der Regressionskoeffizienten ist die grosse Bedeutung der eingefangenen Lichtsumme für die Trockensubstanzproduktion ersichtlich. Beim Ladino war die absorbierte Strahlenenergie sogar die einzige signifikante Streuungsursache.

Beim S<sub>100</sub> und Wilkla war auch die Beziehung zwischen der Temperatur und der Zunahme an Trockenmasse gesichert, wenn wir die quadratische Abweichung vom mutmasslichen Temperaturoptimum in die Regression einsetzen. Beim Wilkla schienen die günstigsten Wärmegrade ziemlich genau bei 16 °C zu liegen. Bei der Annahme eines andern Optimums

(14 und 18 °C) erwiesen sich die Korrelationen als zufällig. Weniger ausgeprägt war beim  $S_{100}$  der optimale Temperaturbereich, der scheinbar zwischen 14 und 18 °C – den mutmasslichen Optima für die Blattbildung und der NAR – liegt. Die grösste mehrfache Bestimmtheit konnte bei 16 °C berechnet werden.

Der Einfluss der Tension des Bodenwassers erwies sich einzig bei der flachwurzelnden Sorte Wilkla als gesichert. Durch die Annahme einer exponentiellen Beziehung zwischen der Saugspannung und der Produktion organischer Substanz erreichte der Korrelationskoeffizient einen Wert von  $r = -0,51$ . Setzten wir einen linearen Zusammenhang voraus, so sank der Wert auf  $r = -0,31$ .

In beiden Jahren wurden im Monat Juni die höchsten Lichtsummen registriert. Bei günstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen wäre wohl in dieser Zeit auch 1962 der maximale Zuwachs möglich gewesen. Für eine ergiebige Substanzproduktion erreichte der Lichteinfall anfangs Mai und von Mitte September an zu niedrige Werte. Vom 29. September bis 10. Oktober 1961 nahm die Lichtsumme gegenüber der vorhergehenden Woche um 37 % ab; vermutlich war dies die Hauptursache des Substanzverlustes.

Im Jahre 1961 lagen die Temperaturen anfangs Juni und im Oktober unter und vom 20. Juni bis 11. Juli über dem günstigsten Wert. Während der zweiten Vegetationsperiode entfernten sie sich anfangs Mai um zirka 6 °C und von Mitte Oktober an im Durchschnitt um 8 °C vom mutmasslichen Optimum. Ende Juni und Juli stiegen die mittleren Tagestemperaturen im Bestand bis auf 22 und 23 °C; sie wichen damit wesentlich vom günstigsten Bereich ab.

Beim Wilkla hemmte die mangelnde Feuchtigkeit, die im Horizont von 12–25 cm mit mehr als 1 at an den Boden gebunden war, die Trockensubstanzproduktion. Wie schon erwähnt, betrug die durchschnittliche Tension 1961 1,9 at und 1962 5 at. Während des Monats Juli 1962 stiegen die Mittelwerte sogar auf 12 at. Im Herbst des gleichen Jahres wurde die Erzeugung organischer Substanz beeinträchtigt durch den Wassermangel, aber auch durch die tiefen Temperaturen und den schwachen Lichteinfall.  $S_{100}$  und Ladino litteten 1962 offensichtlich auch unter Trockenheit. Statistisch gesicherte Beziehungen liessen sich aber keine feststellen. Diese beiden Sorten konnten offenbar mit ihrem grösseren Wurzelwerk den Feuchtigkeitsbedarf in tieferen Horizonten, deren Wasser gehalt wir nicht ermittelten, decken.

#### 4.2.6.2. Der Ertrag der einzelnen Schnitte

In Tabelle 12 sind die Trockensubstanzerträge der Schnitte zusammengestellt. Die Angaben sind nur bedingt mit andern Ertragserhebungen

vergleichbar, da wir aus diesen Parzellen wöchentlich Proben entnahmen, um den Zuwachs festzustellen.

Tabelle 12  
Ertrag der einzelnen Schnitte in q Trockensubstanz/ha

Schnitt- datum	1961			1962				1963				Total
	20.6.	8.8.	10.10.	5.6.	10.7.	4.9.	30.10.	4.6.	8.7.	16.8.	14.10.	
$S_{100}$	12,41	34,95	22,68	20,31	22,29	19,75	7,63	33,28	20,41	17,30	15,99	227,00
Wilkla	10,47	37,44	21,49	20,45	21,63	9,84	7,16	33,17	17,43	16,95	14,80	210,83
Ladino	11,24	39,02	25,74	9,64	19,15	19,83	7,20	32,62	21,09	22,10	15,83	223,46

Die statistische Auswertung zeigte, dass die Unterschiede zwischen den Jahreserträgen der drei Sorten zufällig sind.

Die höchsten Erträge je Schnitt stellten wir bei der zweiten Ernte des ersten Versuchsjahres fest. Mit Ausnahme des ersten Schnittes im Saatjahr wurde immer im Herbst die bescheidenste Leistung der Pflanzennarbe beobachtet.  $S_{100}$ , Wilkla und Ladino warfen 1963 den grössten und 1962 den kleinsten Jahresertrag ab. Ladino, der im Frühjahr 1963 keine Auswinterungsschäden zeigte wie 1962, produzierte 92 q TS gegenüber 56 im Vorjahr. Im Vergleich zu den andern Sorten ist beim Wilkla der durch die Trockenheit verursachte geringe Ertrag vom 4. September 1962 auffallend.

#### 4. 2. 6. 3. Diskussion

Der grösste Trockensubstanzzuwachs erreichte beim  $S_{100}$  und Wilkla einen Wert von 27 g/m<sup>2</sup> und Tag. Im Vergleich zu *Trifolium subterraneum*, bei dem in Australien bisher nicht über 14 g festgestellt werden konnten (vgl. Black, 1963), überraschte diese Spitzenleistung der beiden Weisskleesorten auf dem Rossberg. Weissklee scheint aber nicht die Produktivität von reinen Grasbeständen zu erreichen; Alberda und De Wit (1961) ermittelten in Wageningen Trockensubstanznahmen von 32 g/m<sup>2</sup> und Tag.

Die aufgefangene Lichtsumme war vom Lichteinfall und von der Ausdehnung des Assimilationsapparates abhängig. In unserem Versuch beeinflusste die Beleuchtungsstärke die Stoffproduktion hauptsächlich über den BFI. Beim  $S_{100}$  und Wilkla wies bei der Mehrfachregression zwischen Blattfläche und Umwelt die Lichtsumme den relativ grössten Koeffizienten auf. Für die statistische Auswertung der Variation der Blattfläche berücksichtigten wir die einfallende Strahlung. Um die

Streuungsursachen der Zuwachsrate zu erfassen, beschränkten wir uns hier auf die durch das Blattwerk aufgefangene Lichtenergie. Aus diesem Grunde ist beim BFI der erfasste Streuungsanteil der Lichtsumme kleiner als bei der gesamten Trockensubstanzproduktion.

Vermag die Beleuchtungsstärke auch über die NAR die Assimulationsleistung eines Pflanzenbestandes zu ändern? Wie schon früher bemerkt, hängt der BFI bei günstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen von der Intensität der sichtbaren Strahlung und dem Habitus der Pflanzen ab. Über die NAR dürfte sich deshalb die Beleuchtungsstärke nur in engen Grenzen auf die Zuwachsrate auswirken. Einzig nach dem Schnitt, solange die unteren Blätter nur schwach beschattet werden, ist ein stärkerer Einfluss möglich.

Bei guter Wasser- und Nährstoffversorgung der Pflanzen wird der Zuwachs an Trockenmasse nach verschiedenen Autoren nur durch die aufgefangene Lichtenergie bestimmt (vgl. Davidson und Philips, 1958, DeWit, 1958, 1959, Black, 1963). Monsi und Saeki (1953) und Saeki (1960) heben zusätzlich die Bedeutung der Blattfläche hervor. Einzelne Forscher, besonders DeWit und Saeki, entwickelten auf Grund dieser Annahmen Formeln, um die potentielle Photosynthese zu berechnen. Alberda und DeWit (1961) verglichen in einem Feldversuch den tatsächlichen Zuwachs mit dem nach DeWit berechneten. Die Übereinstimmung war gut von Vegetationsbeginn bis Mitte Juni; in der zweiten Jahreshälfte blieb die effektive Trockensubstanzproduktion bedeutend hinter der berechneten zurück. Dies mag ein Hinweis sein, dass die Wachstumsrate nicht nur durch die Beleuchtungsstärke bestimmt wird.

Die durch Berechnung ermittelten Temperaturoptima des  $S_{100}$  und Wilkla liegen zum Teil tiefer als die Wärmegrade, welche sich unter kontrollierten Bedingungen als günstig erwiesen. Beinhart (1962) stellte an Weisskleefpflanzen bei 17 und 23 °C den grösseren Trockensubstanzzuwachs fest als bei 10 und 30 °C. Weissklee scheint gegenüber verschiedenen Temperaturen ziemlich anpassungsfähig zu sein. In unserem Versuch entfiel wohl deshalb auf die Temperatur der kleinste Streuungsanteil.

Beeinflussten die Wärmegrade den Trockensubstanzzuwachs über die Blattfläche oder die NAR? Erhöht sich bei 670 Lux·h/Tag und einer Tension der Bodenfeuchtigkeit von 1 at die Temperatur von 16 auf 17 °C, so ändert nach den Regressionsbeziehungen beim  $S_{100}$  der BFI um —4,6% (16 °C = 100%) und die NAR um +7%. Sinkt die Lichtsumme bei der gleichen Temperaturzunahme auf 430 Lux·h/Tag, so bleibt die prozentuale Veränderung der beiden Ertragsattribute ähnlich. Im Vergleich zur höheren Beleuchtungsstärke nimmt der absolute Wert des BFI um 32% und der NAR um 21% ab. Aus dieser Berechnung ergibt

sich: die Temperatur beeinflusste die Trockensubstanzproduktion vorwiegend über die NAR, im Frühjahr und im Spätherbst auch über die Blattfläche.

Die Saugspannung der Bodenfeuchtigkeit bestimmte den Trockensubstanzzuwachs des Wilkla in gleichem Masse wie die aufgefangene Lichtsumme. Die statistische Auswertung der Variationsursachen des BFI und der NAR zeigte, dass Feuchtigkeitsmangel hauptsächlich die Ausdehnung des Blattwerks hemmte. Vermutlich wirkt sich die Trockenheit noch auf andere physiologische Prozesse aus, die für den Ertragsaufbau bedeutend sind. Nach dem Rückschnitt sind Pflanzen sehr empfindlich auf Wassermangel. Feuchtigkeit, die mit mehr als 1–2 at Unterdruck an den Bodenteilchen haftet, ist in diesem Stadium kaum aufnehmbar (Jäntti, 1953). Im Versuch auf dem Rossberg war besonders 1962 nach dem zweiten und dritten Schnitt der Wassergehalt des Bodens niedrig. Wahrscheinlich wurden dadurch die Folgen der anschliessenden Niederschlagsarmut noch verstärkt. Nach Hagan et al. (1957) kann ein Wasserstress in einem bestimmten Entwicklungsstadium die Wachstumsrate der ganzen Vegetationsperiode beeinflussen, auch dann, wenn die Feuchtigkeitsverhältnisse später wieder günstig sind.

Zwischen dem BFI und der Tension ermittelten wir eine lineare Korrelation. Für die Trockensubstanzproduktion schien eine exponentielle Beziehung zur Tension den natürlichen Verhältnissen angepasster. Diese Beobachtungen unterstützen die Ansicht der Schule Richards und Wadleigh (1952), nach welcher das Pflanzenwachstum ändert je nach der Haftfestigkeit des verwertbaren Wassers.

Aus bisherigen Darlegungen ist ersichtlich, dass die Umwelt hauptsächlich über den BFI die Zuwachsrate beeinflusste. Die relative Bedeutung der Blattfläche und der NAR für die gesamte Stoffproduktion geht auch aus Tabelle 13 hervor.

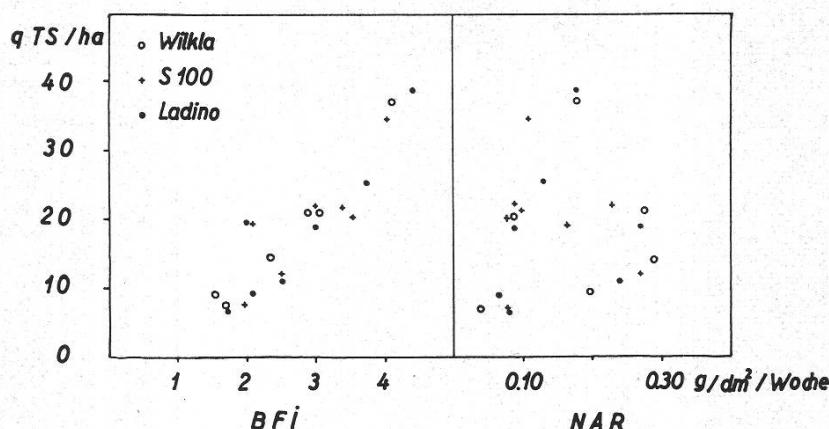
Tabelle 13

Wöchentliche Mittelwerte des BFI, der NAR und der gesamten Trockensubstanzproduktion

	BFI		NAR g/dm <sup>2</sup>		TS g/m <sup>2</sup>	
	1961	1962	1961	1962	1961	1962
S <sub>100</sub>	3,43	2,53	0,138	0,133	45	34
Wilkla	3,27	2,30	0,147	0,143	45	36
Ladino	3,73	2,12	0,149	0,120	58	28

Beim S<sub>100</sub> und Wilkla war die Zuwachsrate des zweiten Versuchsjahres um 20 %, beim Ladino sogar um 50 % bescheidener gegenüber dem Vorjahr. Aus dem Vergleich der beiden Attribute des Ertragsaufbaues folgt, dass 1962 der BFI bei allen Sorten im Vergleich zu 1961 bedeutend stärker abnahm als die NAR. Die Assimilationsleistung des S<sub>100</sub> je dm<sup>2</sup> Blattfläche blieb in beiden Jahren praktisch gleich. Unterschiede in der Stoffproduktion waren durch den kleineren BFI bestimmt. Beim Wilkla und Ladino übte indessen auch die NAR einen bedeutenden Einfluss auf die Erzeugung neuer organischer Substanz aus. Es scheint, dass sie sich hauptsächlich bei ungünstigen Wachstumsbedingungen (tiefe Temperaturen, schwacher Lichtgenuss und Trockenheit) auf den Trockensubstanzzuwachs auswirkte.

Von landwirtschaftlichem Interesse ist vorwiegend der verwertbare Teil der Substanzproduktion. Die auf dem Rossberg ermittelten Trockensubstanzerträge je Schnitt erreichten ähnliche Mittelwerte wie bei Vez (1961). Die Abhängigkeit des nutzbaren Ertrages vom BFI und der NAR ist in Figur 10 dargestellt.



Figur 10

Einfluss der Mittelwerte des Blattflächenindexes und der Nettoassimilationsrate je Schnittintervall auf den Trockensubstanzertrag je Schnitt

Der Ertrag je Schnitt ist mit dem BFI bedeutend enger korreliert als mit der NAR.

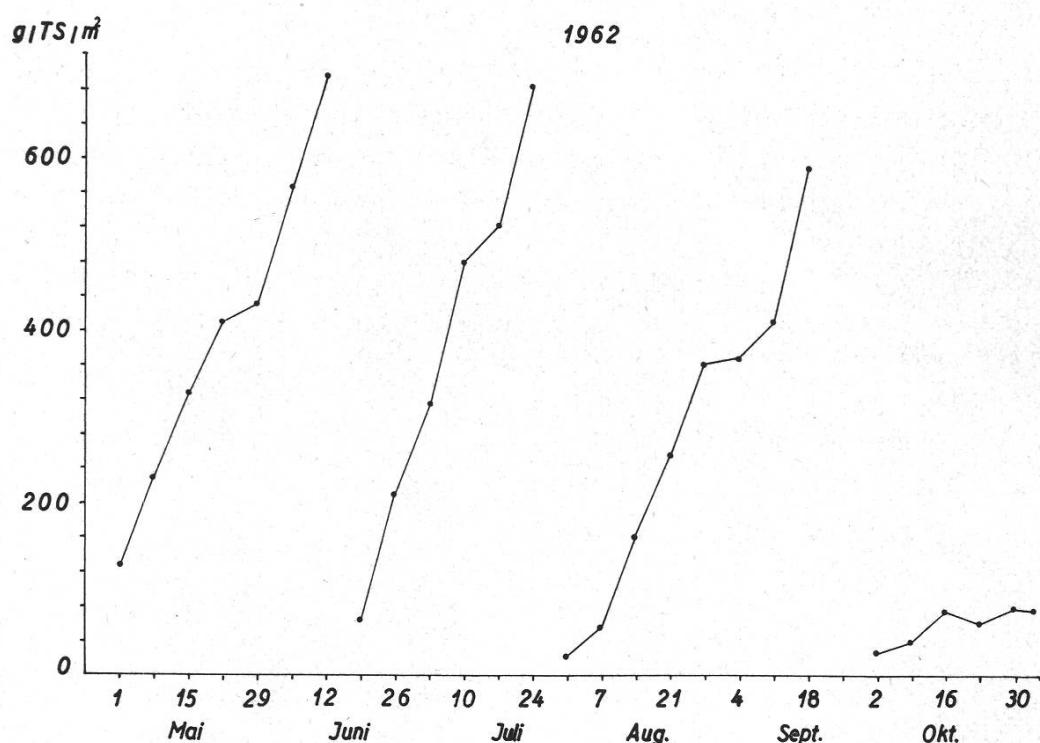
Die Leistungsfähigkeit eines Pflanzenbestandes ist an ein vollentwickeltes und funktionstüchtiges Blattwerk gebunden.

#### 4.3. Der Ertragsaufbau von Beständen des Mattenklee

Der Mattenklee unterscheidet sich im Habitus vom Weissklee augenfällig durch den höheren Wuchs und die grösseren Blätter. Den Mattenkleebestand bilden bestimmte Einzelpflanzen, von denen ein grosser

Teil drei bis vier Jahre leistungsfähig bleibt. Ein Weisskleebestand, der frei ist von Krankheiten und Schädlingen, kann dagegen noch längere Zeit gute Erträge abwerfen. Der Rasen erneuert sich fortwährend durch die Stolonenbildung. Beim Mattenklee ist die Entwicklung von einem bestimmten ontogenetischen Rhythmus geprägt. Es ist zu erwarten, dass die physiologischen Reaktionen der Pflanze auf die Umwelt von dieser genetisch fixierten Eigenschaft mitbestimmt werden.

Wie schon erwähnt, war es uns erst im zweiten Versuchsjahr möglich, wöchentlich die Blattfläche und die oberirdische Pflanzenmasse zu ermitteln; im ersten konnten die entsprechenden Messungen und Wägungen



Figur 11

Trockensubstanzzunahme der oberirdischen Teile des Mattenklee

Tabelle 14

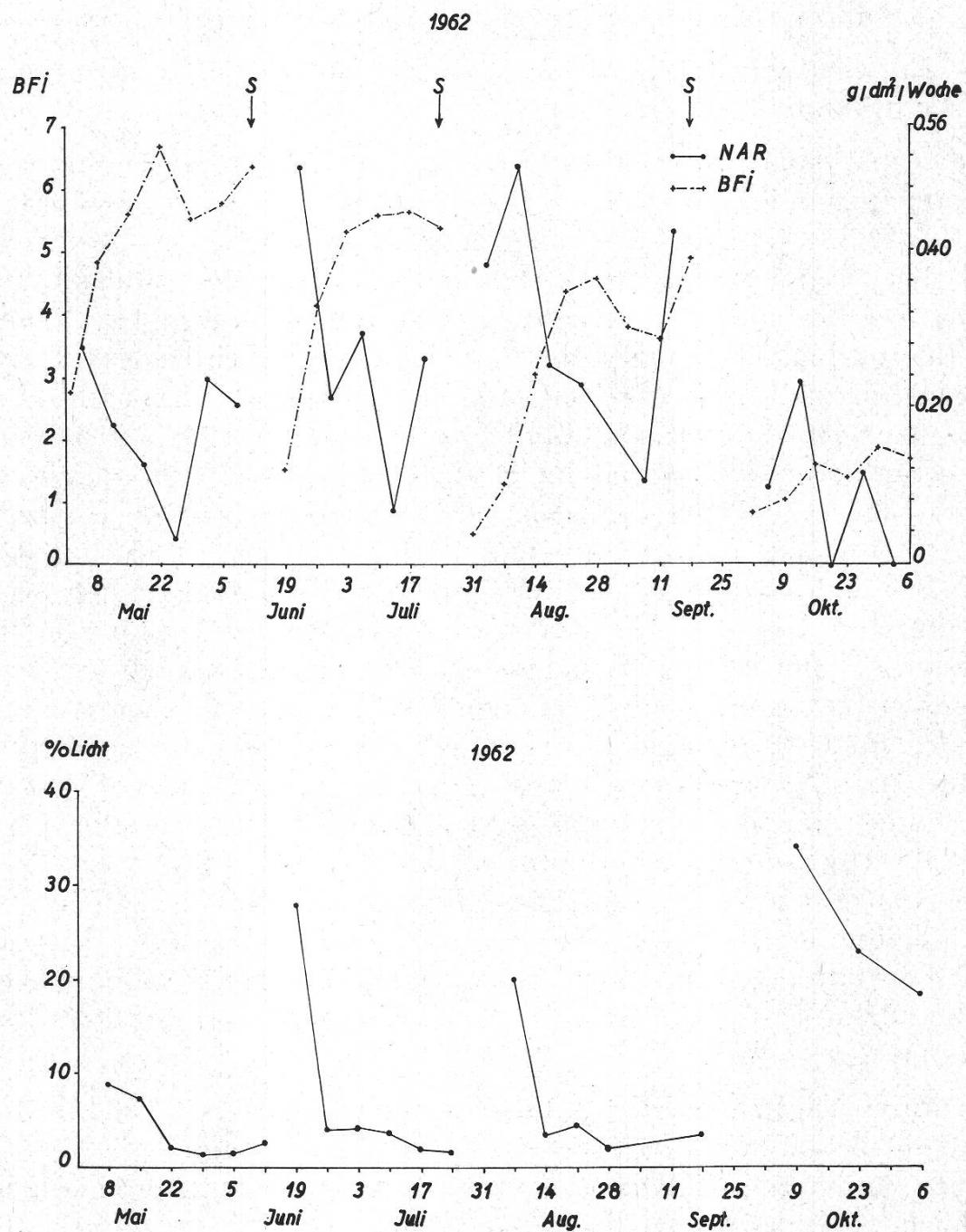
Blattflächenindizes des Mattenklee im Jahre 1961

Datum	BFI	Datum	BFI
28. 6.	5,30	6. 9.	2,87
12. 7.	5,13	20. 9.	5,45
26. 7.	3,61	4. 10.	3,96
9. 8.	5,68	18. 10.	4,23
23. 8.	5,17		

Kursiv gesetzte Daten: Schnitt

nur alle 14 Tage vorgenommen werden. Die folgende Auswertung bezieht sich hauptsächlich auf die Daten von 1962.

Der Verlauf der Trockensubstanzzunahme der oberirdischen Pflanzenmasse ist in Figur 11 dargestellt.



Blattflächenindex, Nettoassimilationsrate und relative Beleuchtungsstärke (in Prozenten des vollen Tageslichtes) unter dem Bestand (Mattenklee 1962)

#### 4.3.1. Die Veränderung der Blattfläche

Die 1961 ermittelten BFI sind aus Tabelle 14 ersichtlich.

Diese Zusammenstellung zeigt die Fähigkeit des Mattenkleses, ein üppiges Blattwerk auszubilden. Die geringe Streuung des BFI im Verlauf des Jahres ist auffallend, sofern man die ersten Daten nach dem Schnitt nicht berücksichtigt. Einzig von Mitte September an wurde das Blattwerk durch den starken Befall mit Mehltau reduziert.

Die Entwicklung der Blattfläche im zweiten Versuchsjahr ist in Figur 12 dargestellt.

Die in den Schnittintervallen erreichten maximalen BFI nahmen vom Frühjahr gegen den Herbst ab. Die Höchstwerte betrugen 1961 5,68 und 1962 6,73; sie wurden anfangs August bzw. Mitte Mai beobachtet. Nach dem 22. Mai 1962 war die Abnahme vermutlich durch das teilweise Lagern des Bestandes verursacht. Der Anteil der vergilbten Pflanzenteile (hauptsächlich Blätter) an der gesamten oberirdischen Trockenmasse nahm zu. Unter dem Blätterdach konnten noch 1,3 % des Tageslichtes nachgewiesen werden. Der Mattenklee hatte sich wahrscheinlich dem veränderten Lichtklima im Bestand angepasst. Vor dem zweiten Schnitt schien der BFI den von der Umwelt begrenzten Höchstwert erreicht zu haben. In den untersten 15 cm des durchschnittlich 45 cm hohen Bestandes waren die Blätter abgestorben. Vom 28. August bis zum 11. September litt die Ausbildung des Blattwerks vermutlich unter Trockenheit. Mit seinem tiefgehenden Wurzelwerk konnte vorher der Mattenklee seinen Wasserbedarf in den noch feuchten Horizonten decken. War der Feuchtigkeitsvorrat dieser Schichten nun auch erschöpft, so hemmte der Wassermangel die Entwicklung der Pflanzen. Die vom 5. September an einsetzenden Niederschläge stimulierten die Bildung und das Wachstum von Blattprimordien. Am 18. September war das Verhältnis Blattfläche zu Blattgewicht grösser geworden, der BFI hatte um 1,5 Einheiten zugenommen. Dies deutet darauf hin, dass sich viele neue Blätter entfaltet haben. Nach dem dritten Rückschnitt entwickelten sich die Kleestöcke nur noch schwach, so dass eine repräsentative Probenahme erschwert war.

Der durchschnittliche BFI je Schnittintervall erreichte 1962 im Frühjahr die höchsten und im Herbst die tiefsten Werte (vgl. Tabelle 15). Im Saatjahr konnten mit Ausnahme der langsamem Anfangsentwicklung die gleichen Tendenzen beobachtet werden.

Von den Umweltfaktoren übte nur die Temperatur einen statistisch gesicherten Einfluss auf die Entwicklung der Blattfläche aus. Folgende Regression liess sich nachweisen:

$$\hat{y} = 6,34725 - 0,233 \cdot 10^{-2}x; r = -0,507^*$$

$\hat{y} = \ln$  des BFI · 100, der 1961 von der vierten und 1962 von der dritten Woche an nach dem Schnitt ausgebildet wurde

$x = (t - 10 \text{ } ^\circ\text{C})^2$

$t = \text{Temperatur } 2 \text{ m über dem Boden}$

Wurde als Optimum statt  $10 \text{ } ^\circ\text{C}$  eine Temperatur von  $12 \text{ } ^\circ\text{C}$  angenommen, so war die Beziehung noch knapp gesichert, bei  $14 \text{ } ^\circ\text{C}$  erwies sich die Korrelation schon als zufällig.

In der Mehrfachregression zwischen dem BFI, Licht und Temperatur entfiel auf die Lichtsumme der grössere, aber nicht signifikante Regressionskoeffizient.

Der Einfluss des Blätterdachs auf die relative Beleuchtungsstärke unter dem Pflanzenbestand liess sich durch die folgende Regression charakterisieren.

$\hat{y} = 3,3791 - 0,5178 x; b = -0,5184 \pm 0,070; r = -0,85^*$

$\hat{y} = \ln$  der relativen Lichtintensität (in Prozenten des Tageslichtes) unter dem Blätterdach

$x = \text{BFI}$

Um 95 % der sichtbaren Strahlung aufzufangen, waren im Mittel 3,0 bis  $3,9 \text{ dm}^2$  Blattfläche je  $\text{dm}^2$  Bodenareal notwendig.

Der kritische BFI war nach dem Schnitt im Frühjahr und Sommer in 14 Tagen wieder erreicht.

In der Bestandesmitte konnten wir im Durchschnitt aller Messungen eine mittlere Beleuchtungsstärke von 16 % (Grenzwerte 8 % und 29 %) beobachten. Der Bestand war in der ersten Woche nach dem Schnitt und nach der dritten Entblätterung zu schwach entwickelt, um die Abnahme der Lichtintensität genau zu erfassen.

#### 4.3.2. Diskussion

Im Vergleich zum Weissklee vermag der Mattenklee einen umfangreicher Assimilationsapparat auszubilden. Bemerkenswert ist bei diesem Rotkleetyp die Fähigkeit, nach dem Schnitt in kurzer Zeit ein grosses Blattwerk zu entwickeln. In der zweiten Woche nach der ersten Entblätterung (19. Juni bis 26. Juli 1962) nahm der BFI um 2,6 zu. Der grösste beobachtete Zuwachs nach dem Schnitt betrug je Woche beim Ladino 2,0, beim  $S_{100}$  1,6 und beim Wilkla 1,8. Ladino erreichte 1961 auch den gleichen Maximalwert (6,7) wie der Mattenklee im zweiten Versuchsjahr.

Die zwischen dem Mattenklee und dem Weissklee festgestellten Differenzen im durchschnittlichen BFI je Schnittintervall änderten mit

der Jahreszeit. Vom 1. Mai bis 5. Juni 1962 betrug der Unterschied +1,6 gegenüber  $S_{100}$  und Wilkla. Während des Heranwachsens des zweiten und dritten Schnittes wies unser Rotkleetyp gegenüber dem  $S_{100}$  und dem Wilkla im Mittel eine um 1,0 bzw. 1,3  $dm^2$  grössere Blattfläche je  $dm^2$  Boden auf. Diese Unterschiede sind zum Teil auf den Feuchtigkeitsmangel während der Sommer- und Herbstmonate zurückzuführen. Einzig nach der dritten Entblätterung bildete der Weissklee ein grösseres Blattwerk aus.

Im Frühjahr erfolgte der schnelle Austrieb des Mattenkles vorerst auf Kosten der Reservestoffe. Die kühle Witterung hemmte ihn nicht; denn wie die statistische Auswertung zeigte, liegt beim Rotklee das mutmassliche Temperaturoptimum für die Entfaltung der Blattfläche tiefer als beim Weissklee. Aus dem Vergleich der Regressions- und Korrelationskoeffizienten folgt, dass die Wärmegrade beim Mattenklee einen bedeutend schwächeren Einfluss auf den BFI ausübten als beim  $S_{100}$  und Wilkla.

Die Abhängigkeit des BFI von der Lichtsumme war statistisch nicht gesichert. Vermutlich hing dies mit der Stengellänge und der räumlichen Anordnung der Blätter zusammen. Nüesch (1960) beobachtete, dass sich die Stengellänge im zweiten und dritten Aufwuchs gegenüber dem Frühjahrs austrieb nur schwach veränderte. Der durchschnittliche BFI je Schnittintervall nahm zwar in unserem Versuch ab, aber in einem kleineren Verhältnis als die Lichtsumme. Unter der Voraussetzung, dass sich die mittlere räumliche Verteilung der Blätter zwischen den Schnittintervallen nicht wesentlich änderte, reduzierte sich auch die «Blattwerk dichte» im Verlauf der Vegetationsperiode. Die gegenseitige Beschattung der Blätter war geringer; die Beleuchtungsstärke wurde wahrscheinlich weniger zum begrenzenden Faktor für die Bildung neuer Blätter.

Der kritische BFI des Mattenkles schwankte in einem ähnlichen Bereich wie beim  $S_{100}$ . Bei 30 Probeentnahmen beobachteten wir über den Mittag die relative Beleuchtungsstärke unter dem Pflanzenbestand; in zwei Dritteln aller Fälle lag der Wert unter 5 %. Beim Weissklee konnten wir 1961 ähnliche Verhältnisse feststellen.

Der Vergleich der wöchentlichen Trockensubstanzzunahme mit der relativen Beleuchtungsstärke erhärtet die Vermutung, dass der kritische BFI noch nicht erreicht ist, wenn ein Bestand 95 % der sichtbaren Strahlung auffängt.

#### *4.3.3. Der Verlauf der Nettoassimilationsrate des Mattenkles*

Bei der Ermittlung der wöchentlichen Trockensubstanzzunahme des Mattenkles berücksichtigten wir die Wurzeln nicht; die Nettoassimi-

lationsrate konnte deshalb nur annähernd berechnet werden. Wahrscheinlich wurden die Werte während des Frühjahraustriebes und unmittelbar nach jedem Schnitt überschätzt, da zu dieser Zeit die Ausbildung der Stengel und Blätter zum Teil auf Kosten der Reservestoffe erfolgte (vgl. Haffter, 1959). In Perioden mit Stoffeinlagerung in die Reserveorgane wurde hingegen ein zu geringer Trockensubstanzzuwachs je  $\text{dm}^2$  Blattfläche berechnet. Diese Fehlerquelle war vermutlich im zweiten Vegetationsjahr, nachdem der Mattenklee sein Wurzelwerk schon ausgebildet hatte, bedeutend kleiner.

In Figur 12 ist der Verlauf der NAR im Jahre 1962 ersichtlich. Die Maximalwerte wurden kurz nach jedem Schnitt festgestellt, in einem Zeitpunkt, da die durchschnittliche Leistung der Assimilationsorgane noch wenig durch die Beschattung ungünstig gestellter Blätter beeinträchtigt war. Mit zunehmender Entfaltung des Blattwerks reduzierte sich die Assimilationsleistung je  $\text{dm}^2$  Blattspreite. Die Variation der NAR liess sich nicht auf statistisch gesicherte Beziehungen mit der Umwelt zurückführen. Ausser dem BFI ist vermutlich die Variabilität der räumlichen Verteilung der Blätter die wichtigste Streuungsursache. In unserem Feldversuch konnten wir beobachten, dass nach ergiebigen Niederschlägen die NAR steigende Werte aufwies, sogar dann, wenn das Blattwerk des Bestandes schon üppig war. Nach Verbesserung des Feuchtigkeitsangebotes erhöhte sich hauptsächlich der Stengelanteil; hingegen veränderte sich die Blattmasse nur in geringem Ausmass. Mit der Gewichtszunahme der Stengel stieg wahrscheinlich auch die mittlere Wuchshöhe des Bestandes; das Blätterdach lockerte sich auf, und das neue Lichtklima im Bestand förderte die NAR.

Tabelle 15

Mittelwerte des BFI, der NAR und der Zunahme der oberirdischen Trockensubstanz beim Mattenklee je Schnittintervall im Jahre 1962

Datum	BFI	NAR $\text{g}/\text{dm}^2$ und Woche	TS $\text{g}/\text{m}^2$ und Woche
1. 5.–12. 6.	5,40	0,168	94,0
12. 6.–24. 7.	3,97	0,283	110,28
24. 7.–18. 9.	2,90	0,275	73,85
2. 10.– 6. 10.	1,22	0,080	10,12

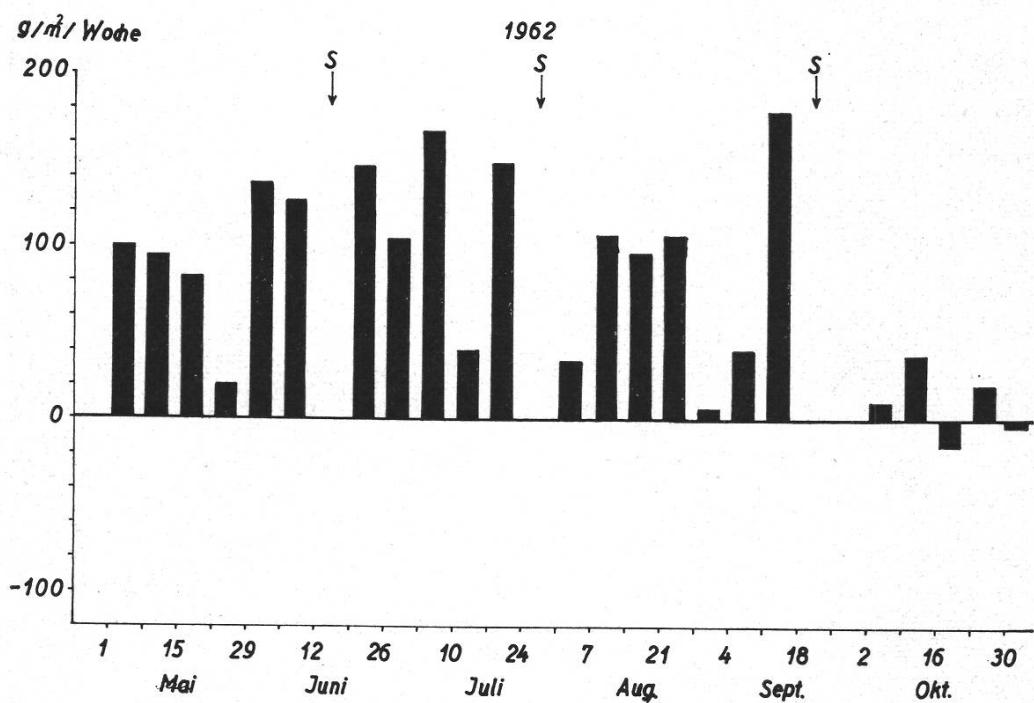
Die durchschnittliche NAR je Schnittintervall erreichte 1962 während des zweiten und dritten Aufwuchses die höchsten Werte. In diesen Zeitspannen wies der Mattenklee im Vergleich zum Weissklee einen beachtenswerten Zuwachs an Trockensubstanz je  $\text{dm}^2$  Blattfläche auf. Beim

Wilka betragen vom 17. Juli bis 4. September 1962 die Mittelwerte des BFI 1,61, die der NAR 0,202 g/dm<sup>2</sup> und Woche. Vom 31. Juli bis zum 18. September ermittelten wir beim Mattenklee im Durchschnitt 3 dm<sup>2</sup> Blattfläche je dm<sup>2</sup> Boden und eine um 36 % grössere NAR.

Trotzdem der Mattenklee einen umfangreicheren Assimilationsapparat ausbildete als der Weissklee, erreichte bei diesem Rotkleetyp die NAR höhere Mittelwerte. Wahrscheinlich liegt die Hauptursache hiefür in der günstigen Verteilung der Blätter des Mattenkles auf mehrere Etagen.

#### 4.3.4. Die wöchentliche Trockensubstanzzunahme der oberirdischen Teile und der Ertrag der einzelnen Schnitte

In Figur 13 ist für das zweite Versuchsjahr die wöchentliche Zunahme der verwertbaren Trockenmasse dargestellt.



Figur 13

Wöchentliche Zunahme der oberirdischen Trockenmasse des Mattenkles

Der Höchstwert von 178 g/m<sup>2</sup> und Woche wurde um Mitte September bei einem BFI von 5 ermittelt. Eine ähnliche Leistung konnten wir anfangs Juli feststellen. Der Bestand wies zu dieser Zeit 5,5 dm<sup>2</sup> Blattfläche je dm<sup>2</sup> Boden auf. Der Trockensubstanzzuwachs war, abgesehen von der erwartungsgemäss kleinen Leistung des vierten Aufwuchses, in der Woche vom 28. August bis 4. September am geringsten.

Die Mittelwerte der wöchentlichen Zuwachsrate je Schnittintervall sind in Tabelle 15 zusammengestellt. Beim zweiten Aufwuchs ermittelten

wir die grösste Leistung. Im Monat Mai war die Produktion neuer organischer Substanz vermutlich durch die kühle Witterung gehemmt. Die wöchentlichen Mittelwerte der Tagestemperatur in 2 Meter über dem Boden schwankten von 9,0 bis 13,4 °C. Die namhafte und ziemlich ausgeglichene Stoffproduktion im Juni und Juli wurde durch das sonnige Wetter gefördert. Dank des tiefgehenden Wurzelwerkes des Mattenklee vermochte der Wassermangel den Trockensubstanzzuwachs nicht augenfällig zu beeinflussen. Gegen Ende August waren wahrscheinlich auch die Feuchtigkeitsvorräte der tieferen Bodenschichten erschöpft. Die ergiebige Substanzerzeugung unmittelbar vor dem dritten Schnitt ist wohl zum grössten Teil auf die Niederschläge der vorhergehenden Woche zurückzuführen.

Die Trockensubstanzerträge der Schnitte sind in Tabelle 16 zusammengestellt.

Tabelle 16

Ertrag der einzelnen Schnitte des Mattenklee in q TS/ha

1961		1962		1963	
Schnitt	q TS/ha	Schnitt	q TS/ha	Schnitt	q TS/ha
12. 7.	46,39	12. 6.	50,30	4. 6.	31,58
23. 8.	42,90	24. 7.	50,58	31. 7.	45,75
18. 10.	20,96	18. 9.	45,20	14. 10.	17,78
Total	110,25		146,08		95,11

Die grössten und ausgeglichensten Erträge ermittelten wir im zweiten Versuchsjahr. Die Stoffproduktion hätte wahrscheinlich noch höhere Werte erreicht, wenn nicht Wühlmäuse die Bestandesentwicklung auf einer Parzelle gestört hätten. In drei andern Parzellen warf der Mattenklee in drei Schnitten einen Ertrag von 162 q TS/ha ab. Nach der zweiten Entblätterung im dritten Vegetationsjahr vermochte der Rotklee keinen dichten Bestand mehr zu bilden. Die Leistungsfähigkeit der noch überlebenden Pflanzen nahm ab.

#### 4.3.5. Diskussion

Der Mattenklee erreichte 1962 annähernd die gleiche maximale Zuwachsrate wie  $S_{100}$  und Wilkla im Saatjahr. In den durchschnittlichen Trockensubstanzzunahmen ist der Rotklee dem Weissklee überlegen.

Der Mattenklee produzierte vom 31. Juli bis 18. September 1962 ähnliche Mengen Trockenmasse wie Ladino und Wilkla unter den günstigeren Umweltbedingungen von Mitte Juni bis Mitte Juli.

Beim Heranwachsen des zweiten und dritten Schnittes war die Variation in der Zuwachsrate durch Unterschiede im BFI bedingt, da sich die NAR nur unbedeutend veränderte. Vom 1. Mai bis 12. Juni 1962 war der Trockensubstanzzuwachs bescheiden. Die Nettoassimilationsrate wurde vermutlich durch die tiefen Temperaturen beeinträchtigt. Beim Mattenklee scheint die Ertragsbildung von den gleichen Gesetzmässigkeiten geleitet zu sein wie beim Weissklee. Die wichtigste Streuungsursache der Stoffproduktion ist die Ausdehnung der Blattfläche. Bei schwachem Lichteinfall und ungünstigen Temperaturen kann auch die NAR den Ertrag wesentlich mitbestimmen.

Welche Eigentümlichkeiten des Rotklee sind die Grundlage für sein grosses Produktionsvermögen? Die Leistungsfähigkeit lässt sich hauptsächlich auf den Habitus und den raschen Austrieb nach dem Schnitt zurückführen. Die hohe Wuchsform und die verzweigten Stengel vergrössern den Lebensraum des Blattwerks. Der gegenseitige Lichtentzug der Blätter ist nicht so gross wie zum Beispiel beim Wilkla, bei dem sich der Assimilationsapparat nur auf wenige Etagen verteilt. Durch den grösseren Lichtgenuss der unteren Blätter ergeben sich beim Rotklee einerseits grosse Werte der Nettoassimilation, und anderseits kann ein höherer BFI ausgebildet werden. Die rasche Entfaltung des neuen Blattwerks nach dem Schnitt verkürzt die blattarme Periode, bei der viel Licht unausgenützt die Bodenoberfläche erreicht.

Der Mattenklee erbrachte 1962 einen mehr als doppelt so hohen Ertrag wie der Weissklee. Die Substanzproduktion des oberflächlich wurzelnden Weissklee litt unter der Trockenheit. Der Rotklee konnte sich das Wasser aus den feuchten Bodenschichten beschaffen und so die günstigen Licht- und Temperaturverhältnisse ausnützen. Im dritten Vegetationsjahr erreichten der  $S_{100}$  und der Ladino annähernd die gleiche Produktivität wie der Rotklee. Die schon von Stebler (1920) beobachtete Abnahme der Leistungsfähigkeit des Mattenklee nach der zweiten Überwinterung wurde in neueren Versuchen bestätigt (vgl. Haffter, 1959, und Nüesch, 1960). Beim Weissklee konnte diese Eigenart nicht beobachtet werden. Sein Produktionsvermögen scheint in den ersten drei Jahren nicht an einen genetisch fixierten Entwicklungsrhythmus gebunden zu sein.

## 5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit versuchten wir während zweier Vegetationsperioden den Einfluss der Umwelt auf die Ertragsbildung dreier Weisskleesorten, einer hochwachsenden (Ladino), einer mittleren ( $S_{100}$ ) und einer niedrig wachsenden Sorte (Wilkla), zu erfassen. In die Beobachtungen wurde auch der Mattenklee, Sorte Leisi, einbezogen. Wir verfolgten den jahreszeitlichen Verlauf der Blattfläche, der Nettoassimulationsrate und der absoluten Trockensubstanzproduktion. Die Abhängigkeit dieser Größen von der Lichtsumme, der Temperatur und der Tension der Bodenfeuchtigkeit wurde mit mehrfachen Regressionen und Korrelationen geprüft.

Beim *Weissklee* wurden folgende Zusammenhänge ermittelt:

1. *Blattflächenindex*. Beim  $S_{100}$  und Wilkla erreichte der mehrfache Korrelationskoeffizient zwischen dem Blattflächenindex (in  $\ln$ ) einerseits und der Lichtsumme, der Quadrate der Abweichung vom Temperaturoptimum und der Saugspannung anderseits einen signifikanten Wert von  $R = 0,70$  bzw.  $R = 0,60$ . Das durch die Anwendung nicht-linearer Korrelationen geschätzte Optimum für die Tagestemperatur der Bestandesmitte betrug beim  $S_{100}$   $14^{\circ}\text{C}$  und beim Wilkla  $16^{\circ}\text{C}$ . Die wichtigsten erfassten Streuungsursachen der Variation des Blattflächenindexes waren die Temperatur, an zweiter Stelle die Feuchtigkeit und an dritter die eingefangene Lichtsumme. Der relativ grösste mehrfache Regressionskoeffizient, betrachtet als Mass für die ursächlichen Beziehungen, entfiel auf die Lichtsumme, als weniger stark erwies sich der Einfluss der Temperatur, am geringsten war die Wirkung der Saugspannung. Die potentielle Ausbildung des Blattwerks hängt also hauptsächlich vom Lichtgenuss der Pflanzen und dem Lichtklima im Bestande ab.
2. Die relative Beleuchtungsstärke unter dem Pflanzenbestand hängt vom natürlichen Logarithmus des Blattflächenindexes ab. Wir berechneten den Bereich des kritischen Blattflächenindexes, bei welchem 95 % der sichtbaren Strahlung absorbiert oder reflektiert werden.
3. Die *Nettoassimilationsrate* wurde durch hohe Beleuchtungsstärken gesteigert, durch die stärkere Beschattung eines Teils der Blätter und die vom günstigsten Wert abweichenden Wärmegrade reduziert. Das auf Grund des Tagesmittels in der Bestandesmitte berechnete Temperaturoptimum für die Nettoassimilation lag beim  $S_{100}$  um  $18^{\circ}\text{C}$ . Die Berücksichtigung der Nachttemperatur brachte keinen wesentlichen Informationsgewinn über die Streuungsursachen. Zwischen der Nettoassimilation und der Saugspannung liess sich keine signifikante Beziehung nachweisen.

4. *Trockensubstanzproduktion je Einheit Bodenfläche.* Beim Wilkla konnte zwischen der wöchentlichen Trockensubstanzproduktion (in ln), der aufgefangenen Lichtsumme, der quadrierten Abweichung der Temperatur vom mutmasslichen Optimum und der Tension in (at)<sup>2</sup> ein mehrfacher Korrelationskoeffizient von  $R = 0,77$  berechnet werden. Beim  $S_{100}$  war nur der Einfluss des Lichtes und der Temperatur statistisch gesichert,  $R$  erreichte einen Wert von 0,56. Bei beiden Sorten lag das errechnete Temperaturoptimum bei 16 °C. Von den erfassten Streuungsursachen entfielen beim Wilkla gleiche Anteile auf die Lichtsumme und die Saugspannung. Der Einfluss der Temperatur war bei dieser Sorte bescheiden.
5. Der Blattflächenindex war die wichtigste Variationsursache der durchschnittlichen Stoffproduktion und des landwirtschaftlichen Ertrages je Schnittintervall. Die Umwelt beeinflusste den Trockensubstanzzuwachs hauptsächlich über die Ausdehnung des Blattwerks. Bei ungünstigen Wachstumsbedingungen (schwacher Lichtgenuss, tiefe Temperaturen, Trockenheit) war auch die Nettoassimulationsrate von wesentlichem Einfluss auf die Stofferzeugung.

Beim *Mattenklee* ergaben sich im Versuchsjahr 1962 folgende Beziehungen:

6. Der Mattenklee entfaltete ein umfangreicheres Blattwerk als der Weissklee. Im Vergleich zum Weissklee vermochte das Blätterdach des Rotklee nach dem Schnitt meistens eine Woche früher 95% des Tageslichtes einzufangen. Zwischen dem Blattflächenindex (in ln) und der Temperatur ( $t-10$  °)<sup>2</sup> liessen sich statistisch gesicherte Beziehungen berechnen;  $r = -0,51$  ( $t$  hier = Tagestemperatur 2 Meter über dem Boden).
7. Der Mattenklee erreichte unter vergleichbaren Bedingungen durchschnittlich höhere Nettoassimulationsraten als der Weissklee. Als wichtige Variationsursache erkannten wir den Blattflächenindex; im weitern war vermutlich die sich mit dem Wachstum ändernde räumliche Verteilung der Blätter von Bedeutung.
8. Die durchschnittliche Trockensubstanzproduktion des Mattenklee war in der ersten und zweiten Vegetationsperiode grösser als die des Weissklee. Die höhere Leistungsfähigkeit des Rotklee wurde ermöglicht durch das umfangreiche Blattwerk und die hohen Nettoassimulationsraten. Wahrscheinlich förderten die hohe Wuchsform und die Verteilung der Blätter auf mehrere Etagen die beiden Attribute der Ertragsbildung. Variationen in der Stoffproduktion waren wie beim Weissklee hauptsächlich durch Schwankungen des Blattflächenindexes und bei ungünstigen Wachstumsbedingungen zudem durch die Abnahme der Nettoassimulationsrate bedingt.

## Summary

This paper is a report of a two-year study of the influence of the environment on the components of yield of white clover. Three strains were used: Ladino (tall), S<sub>100</sub> (intermediate), and Wilkla (creeping). A red clover, the Swiss Mattenklee var. Leisi, was also included. The seasonal changes in leaf area, net assimilation rate and total dry weight were observed. The influence of total light, temperature, and soil-moisture tension were tested by multiple regression-analysis.

For *white clover* the following relationships were found:

1. *Leaf Area Index (LAI)*. The multiple correlation coefficients between  $\log_e$  LAI and total light and squared deviation from the optimal temperature were  $R = 0.70$  for S<sub>100</sub> and  $R = 0.61$  for Wilkla. The optimal day temperature measured in the sward at half its mean height was 14 °C for S<sub>100</sub> and 16 °C for Wilkla. Differences in LAI were accounted for mainly by differences in temperature and to a smaller extent by differences in water supply and light energy. But for a given change in each of the environmental factors, expressed as a percentage of the observed range, light had the greatest effect, temperature an intermediate effect and soil moisture the least effect. Thus, the potential development of the foliage depends mainly on the incident light energy and on the light distribution within the sward.
2. The relative light intensity below the sward was apparently related to  $\log_e$  LAI. Through the season, the range of LAI which absorbed or reflected 95 % of the visible radiation was calculated.
3. *The net assimilation rate (NAR)* was increased by high light intensities, but reduced by mutual shading of the leaves and by deviations from the optimal temperature. The optimal average day temperature (measured at the mid-height of the sward) for NAR was about 18 °C for S<sub>100</sub>; night temperature had little effect. There was no significant relationship between the NAR and soil moisture tension.
4. *Absolute dry matter production per unit area of ground*. For Wilkla there was a multiple correlation coefficient of  $R = 0.77$  between the  $\log_e$  weekly dry matter production and the absorbed light energy, the squared deviation of the temperature from the supposed optimum and the (soil moisture tension)<sup>2</sup>. Light energy and soil moisture tension accounted for equal parts of the total variation and temperature accounted for a smaller part. For S<sub>100</sub> only light intensity and temperature were important.
5. Changes in LAI were the main source of variation in the absolute dry matter production and agricultural yield. Only in unfavourable growth

conditions, such as low light intensity, low temperature, and drought, did NAR have a substantial influence on dry matter production.

6. In 1962, the following results were obtained with Mattenklee: A greater LAI was developed than in white clover. The average time from defoliation until 95% of the incident light was intercepted was two weeks, compared with three weeks for white clover. There was a significant negative correlation ( $r = -0.51$ ) between  $\log_e$  LAI and  $(t-10)^2$  where  $t$  = air temperature in  $^{\circ}\text{C}$  two metres above ground level.
7. Mattenklee had a higher NAR than white clover in similar conditions. NAR was greatly affected by LAI and presumably also by changing spatial distribution of the leaves during the season.
8. In the first and second seasons the average dry matter production of Mattenklee was greater than that of white clover. This was due to the larger LAI and higher NAR, probably caused by the tall growth habit and the distribution of the leaves in several layers. As in white clover, dry matter production was influenced by differences in LAI and by decreases in NAR caused by unfavourable growth conditions.

## Literaturverzeichnis

- Alberda T.H., C.T. De Wit. 1961. Dry Matter Production and Light Interception of Crop Surfaces. Uninterrupted Growth of a Grass Sward. *Jaarboek Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen*, Wageningen 1961, 37-44.
- Ashton F.M. 1956. Effects of a Series of Cycles Alternating Low and High Soil Water Contents on the Rate of Apparent Photosynthesis in Sugar Cane. *Plant Phys.* **31**, 266-274.
- Beinhart C. 1962. Effects of Temperature and Light Intensity on  $\text{CO}_2$  Uptake, Respiration and Growth of White Clover. *Plant Phys.* **37**, 709-715.
- Black J.N. 1955. The Interaction of Light and Temperature in Determining the Growth Rate of Subterranean Clover (*Trifolium subterraneum*). *Austral. J. Biol. Sci.* **8**, 330-344.
- 1960. The Significance of Petiole Length, Leaf Area and Light Interception in Competition between Strains of Subterranean Clover (*Trifolium subterraneum L.*) Grown in Swards. *Austral. J. Agric. Res.* **11**, 277-291.
- 1963. Dry Matter Production in Clover Swards. *Austral. J. Agric. Res.* **14**, 20-38.
- Blackman G.E. 1961. Responses to Environmental Factors by Plants in the Vegetative Phase in Growth in Living Systems. Edited by M.X. Zarrow, Basic Books, New York.
- Black J.N., Martin R.P. 1953. Physiological and Ecological Studies in the Analysis of Plant Environment VIII. An Inexpensive Integrating Recorder for the Measurement of Daylight. *Ann. Bot., N.S.* **17**, 529-537.
- Black J.N., Kemp W.A. 1955. An Analysis of the Effects of Seasonal Variation in Daylight and Temperature on the Growth of *Helianthus annuus* in the Vegetative Phase. *Ann. Bot., N.S.* **19**, 527-548.
- Black J.N. 1959. Physiological and Ecological Studies in the Analysis of Plant Environment IX. Further Assessment of the Influence of Shading on the Growth of Different Species in the Vegetation Phase. *Ann. Bot., N.S.* **23**, 51-63.
- Briggs G.E., Kidd F., West C. 1920-21. A Qualitative Analysis of Plant Growth. Part II. *Ann. Appl. Biol.* **7**, 202-223.
- Brooks F.F. 1948. Roy. Soc. Empire Scientific Conf. Rep. **1**, 313 (zit. nach Watson, 1952).
- Brougham R.W. 1956. Effect of Intensity of Defoliation on Regrowth of Pasture. *Austral. J. Agric. Res.* **7**, 377-387.
- 1958. Interception of Light by the Foliage of Pure and Mixed Stands of Pasture Plants. *Austral. J. Agric. Res.* **9**, 39-52.
- 1960. The Relationship between the Critical Leaf Area, Total Chlorophyll Content and Maximum Growth-Rate of Some Pasture and Crop Plants. *Ann. Bot., N.S.* **24**, 463-474.
- 1962. The Leaf Growth of *Trifolium repens* as Influenced by Seasonal Changes in the Light Environment. *J. Ecology* **50**, 449-459.
- Davidson J.L., Donald C.M. 1958. The Growth of Swards of Subterranean Clover with Particular Reference to Leaf Area. *Austral. J. Agric. Res.* **9**, 53-72.
- Philips J.R. 1958. Light and Pasture Growth. Arid Zone Research XI. Proc. Canberra Symp., UNESCO, Paris.
- Frei E. 1954. Transpiration and Growth of Sunflower Plants as a Function of the Soil Moisture Tension. *Trans. 5th Int. Congr. Soil Sci.* **2**, 74-81.
- Frey-Wyssling A. 1945. Das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen. *Arch. Julius-Klaus-Stiftung, Ergänzungsband zu Bd. XX*, 381-402.

- Frey E., Guyer H. 1960. Verbesserte Standardmischungen für den Futterbau. *Mitt. Schweiz. Landw.* **8**, 17–28.
- Gates C.T. 1955a. The Response of the Young Tomato Plant to a Brief Period of Water Shortage. I. The whole Plant and its Principal Parts. *Austral. J. Biol. Sci.* **8**, 196–214.
- 1955b. The Response of the Young Tomato Plant to a Brief Period of Water Shortage. II. The Individual Leaves. *Austral. J. Biol. Sci.* **8**, 215–230.
- Gäumann E. 1946. Pflanzliche Infektionslehre. 1. Aufl. Basel.
- Goodall O.W. 1945. The Distribution of Weight Change in the Young Tomato Plant. I. Dry-Weight Changes of the Various Organs. *Ann. Bot., N.S.* **9**, 101–139.
- Gregory F.G. 1917. Zit. nach Watson, 1952.
- 1926. The Effect of Climatic Conditions on the Growth of Barley. *Ann. Bot.* **40**, 1–26.
- Haffter A.C. 1959. Untersuchungen über Entwicklung und Reservestoffhaushalt des Rotklees, *Trifolium pratense* L. Diss. ETH Zürich.
- Hagan R.M., Peterson M.C., Upchurch R.P., Jones L.G. 1957. Relationships of Soil Moisture Stress to Different Aspects of Growth in Ladino Clover. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **21**, 360–365.
- Jäntti A. 1953. Grassland Practices in Relation to Soil Water in Central, West and North European Countries. *Acta Agralia Fennica* **81**, 2.
- Keller E.R. 1954. Über den Einfluss der verschiedenen Deckfrüchte auf Entwicklung und Ertrag von Futterpflanzen mit besonderer Berücksichtigung einiger mikroklimatischer Faktoren. Diss. ETH Zürich.
- Keller Th., Koch W. 1962. Der Einfluss der Mineralstoffernährung auf  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel und Blattpigmentgehalt der Pappel. *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.* **38**, 253–318.
- Koblet R., Nüesch B. 1961. Physiological and Genetical Studies on Swiss Mattenklee, a Persistent Type of Early-Flowering Red Clover. *Proc. 8th Int. Grassl. Congr. Reading (England)* 1960, 422–425.
- Le Roy H.L. Vorlesungen über Biometrik.
- Lemon E.R., Erickson A.E. 1955. Principle of the Platinum Microelectrode as a Method of Characterizing Soil Aeration. *Soil Sci.* **79**, 383–392.
- Mach F., Hermann R. 1934. Nährstoff und Aschenanalysen von wirtschaftseigenen Futtermitteln. *Landw. Versuchsstat.* **119**, 1–173.
- Milthorpe F.L. 1945. Fibre Development of Flax in Relation to Water Supply and Light Intensity. *Ann. Bot., N.S.* **9**, 31–35.
- Monsi M., Saeki T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* **14**, 22–52.
- Morton A.G., Watson D.J. 1948. A Physiological Study of Leaf Growth. *Ann. Bot., N.S.* **12**, 281–310.
- Nägeli W. 1940. Lichtmessungen im Freiland und in geschlossenen Altholzbeständen. *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.* **21**, 250–306.
- Nüesch B.E. 1960. Untersuchungen an Rotklee-Populationen im Hinblick auf die züchterische Verbesserung des Mattenklee. *Landw. Jahrb. Schweiz* **74**, 301.
- Peterson M.L., Hagan R.M. 1953. Irrigations, Principles and Practices for Pastures. *Proc. 6th Int. Grassl. Congr. USA* 1952, 397–403.
- Petrie A.H.K., Arthur J.I. 1943. Physiological Ontogeny in the Tobacco Plant.—The Effect of Varying Water Supply on the Drifts of Dry Weight and Leaf Area and on Various Components of the Leaves. *Austral. J. Exper. Biol. and Med. Sci.* **21**, 191–200.

- Raeuber A., Bellmann K., Meinl G., Mrazek O., Pfeffer Ch., Winkel A. 1961. Anwendung nichtlinearer Korrelationen bei phänometrischen Arbeiten bei Mais. *Z. Pflanzenzüchtung* **46**, 433–442.
- Richards L.A., Wadleigh C.M. 1952. Soil Water and Plant Growth (in: *Soil Physical Conditions and Plant Growth*) 73–251. New York.
- Saeki T. 1960. Interrelationships between Leaf Amount, Light Distribution and Total Photosynthesis in a Plant Community. *Bot. Magazine Tokyo* **73**, 55–63.
- Salter P.J. 1960. The Growth and Development of Early Summer Cauliflower in Relation to Environmental Factors. *J. Hortic. Sci.* **35**, 21–33.
- Snedecor G.W. 1950. *Statistical Methods*. 4th Ed. Ames (Iowa, USA).
- Stebler F.G. 1920. *Rationeller Futterbau*. 9. Aufl. Berlin.
- Thomas M.D., Hill G.R. 1949. *Photosynthesis in Plants*. Ames (Iowa, USA).
- Upchurch R.P., Peterson M.L., Hagan R.M. 1955. Effect of Soil-Moisture Content on the Rate of Photosynthesis and Respiration in Ladino Clover (*Trifolium repens*). *Plant Phys.* **30**, 297–303.
- Verikof E.F. 1955. *Plant Physiology*. Moskow **2**, 354, zit. nach Saeki, 1960.
- Vez A. 1961. Etude du développement du trèfle blanc en relation avec des fluctuations de quelques substances organiques. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **71**, 119–170.
- Wanner H., Bachofen R. 1961. Transport und Verteilung von markierten Assimilaten I. *Planta* **57**, 531–542.
- Watson D.J., Baptiste E.C.D. 1938. A Comparative Physiological Study of Sugar Beet and Mangold with Respect to Growth and Sugar Accumulation. *Ann. Bot.* **2**, 437–448.
- 1947. Comparative Physiological Studies on the Growth of Field Crops. 1. Variation in Net Assimilation Rate and Leaf Area between Species and Varieties, and within and between Years. *Ann. Bot.*, N.S. **11**, 41–76.
- 1952. The Physiological Basis of Variation Yield. *Adv. Agron.* **4**, 101–145.
- Williams R.F. 1946. The Physiology of Plant Growth with Special Reference to the Concept of Net Assimilation Rate. *Ann. Bot.*, N.S. **10**, 41–72.
- Wit De C.T. 1958. Transpiration and Crop Yields. *Versl. Landw. Onderz.* Nr. **64**, 6. Wageningen.
- 1959. Potential Photosynthesis of Crop Surfaces. *Netherl. J. Agric. Sci.* **7**, 141–149.