

**Crop Physiology of the
Greater Yam (*Dioscorea alata* L.)**

Werner Rodríguez Montero

Diese Arbeit wurde gefördert aus Mitteln der
Vater und Sohn Eiselen-Stiftung Ulm

VERLAG ULRICH E. GRAUER · Stuttgart · 1997

12 Summary

12.1 RATIONALE AND EXPERIMENTS

Tropical root and tuber crops are an important part of the daily diet of one third of world population. The edible yam world production stagnated in around 28 million tonnes during last years. In the producing countries Yam has a threefold meaning. The peasant family consumes most of yam production in Africa and New Guinea. A growing proportion of yam produced in south America and Caribbean countries will be exported to USA and Europe to satisfy the demand of ethnically minorities. Mexico and Brazil also obtain dollars exporting pharmaceutical yam to produce cortisone. With cassava and sweet potatoes as exceptions, the physiology of tropical root crops has been poorly investigated. Although results about yam agronomy are available, there is an information gap on yam crop physiology. The goals of the present work were: (1) to quantify relationships between phenophases, leaf area growth, DM production and DM partitioning, (2) to investigate effects of plant density and seed rate on yield and LAI, (3) to describe single-leaf photosynthesis in field-grown yam, (4) to estimate possible yield limitation by 'source' or 'sink', and (5) to integrate this information into a simulation model of yam growth.

From 1992 to 1994 seven field trials were conducted at 'Los Diamantes' Experimental Station in Guápiles, Costa Rica (10° 73' N, 83° 42' W). The first two experiments were functional growth analyses. Samples were taken every week in 1992 and every two weeks in 1993 from four randomised blocks; 25 times samples were collected in the first year and 10 times in the second year. The third field trial combined four seed rates (1, 3, 5 and 7 t ha⁻¹) with four plant densities (20, 45, 70 and 95 thousand plants ha⁻¹) to determine their effect on growth and yield. Field trials four and five describe the relation between leaf photosynthetic rate and leaf age. Field trial six exposed plants to 0, 35 and 75 % shade to reduce the 'source'. It was designed as a randomised completed block with four replications. Field trial seven included physical reduction of tuber size ('sink') by their enclosure into steel cylinders (0.4 l) and determined leaf photosynthetic rates.

12.2 EFFECTS OF SEED RATE AND PLANT POPULATIONS ON YIELD AND CANOPY DYNAMICS IN THE GREATER YAM

Only seed rate affected LAI but yield was influenced both by seed rate and plant density. LAI maximum and time to achieve this maximum were proportional to seed rate. Light transmission rate (LTR) decreased with time and showed a minimum 132 days after planting. Afterwards, light interception and LAI dropped again. Tuber yield showed two different trends. Highest total yield was achieved only by high plant density and, in this case, the proportion of small tubers was considerable. Optimal commercial yield in terms of weight and number was associated to low plant densities. Response surface analysis showed only a maximum for number of commercial tubers. Ridge analysis showed an optimum total yield combining 88,300 plants ha⁻¹ and a seed rate of 5.7 t ha⁻¹. However, an optimum commercial yield would require 22,500 plants ha⁻¹ and 5.1 t ha⁻¹ seed rate. Tuber weight decreased proportionally to plant density. In conclusion, yield of *Dioscorea alata* yam depends on seed rate but tuber weight is a function of number of tubers per ha. Tuber size is inversely proportional to number of tuber per unit area.

12.3 DRY MATTER YIELD AND PARTITIONING BY YAMS

DM of leaves, stems and tuber were transformed to glucose to make them comparable. Both tuber and TDM content of glucose in relation to time and temperature sum fitted into a logistic model: $y = \alpha / [1 + \exp(-\beta * (x - \gamma))]$; where α is the maximum growth asymptote, β controls the speed of growth or curvature and γ indicates the inflection point. Glucose content of leaves and stems in relation to time and temperature sum fitted into a 'bell shaped' function: $y = \alpha * \exp[-(\beta/1000) * x - \gamma]^2]$; where α and β have the same meaning as in the logistic model but γ indicates the value of x associated to the maximum growth rate or α . This mathematical model of DM yield formation provided a simple determination of partitioning rates as quotient between the first derivative of a tissue growth curve and the first derivative of TDM. Tuber exponential growth began 115 DAP (DOY=250) and finished 50 days later (DOY=300) and the tuber growth increase coincided with a decreasing growth rate of vegetative tissues. Tuber growth can be explained as storage of assimilates coming from other tissues. Partitioning rates to fallen leaves and tubers during the last 50 days of growing cycle suggests that yam yield could be increased by a reduction of leaf weight production and an extension of leaf duration.

12.4 SINGLE-LEAF PHOTOSYNTHESIS IN FIELD-GROWN YAM

Light response curve parameters were determined. Mature leaves showed a maximum photosynthetic rate of 13-15 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and a photosynthetic efficiency of 0.036 $\mu\text{mol CO}_2 (\mu\text{mol PAR})^{-1}$. Based on 623 observations an equation describing photosynthetic rate as a function of air humidity, leaf temperature and leaf age was optimised. It was clear that leaves older than 20 days after expansion commence to function as 'sources'. After 26 days, leaves achieve maximum photosynthetic rate. However, due to progressing senescence, the photosynthetic rate decreases after 50 days. Maximum photosynthetic efficiency occurs at 22.5 °C. Increasing temperature promotes respiration, which reached a maximum at 33 °C.

12.5 SOURCE-SINK RELATIONSHIPS IN YAM

A field trial reducing 'source' activity by shade showed that TDM was proportional to available light. However, only the differences between control (100 % irradiance) and both shading treatments (35 and 75 % shade) were significant. Tuber yield was not different between control and 35 % shade treatments, suggesting that leaves are produced in excess. Light response curves were similar under 200 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ but at higher irradiance levels different asymptotic limits were observed. Tuber growth limitation caused a reduction of photosynthetic rate, probably due to storage of assimilates in leaves and stems.

12.6 YAMSIM: A PRELIMINARY SIMULATION MODEL FOR YAM GROWTH

Results were used to write YamSim (Yam Simulator) in Turbo Pascal v. 6 as an adaptation of SUCROS (Simple and Universal CROp growth Simulator). Measured and simulated DM production showed an overestimation of leaves and stems, but were in agreement with TDM and DM of tubers after 270 and 290 DOY, respectively. The estimation of fallen leaves was adequate. Sensitivity analysis considering leaf age, correction of leaf senescence, maintenance coefficient and scattering coefficient of leaves for visible radiation revealed that the most important effects were those of leaf age and maintenance respiration.

13 ZUSAMMENFASSUNG

13.1 PROBLEMSTELLUNG UND EXPERIMENTE

Die tropischen Wurzel- und Knollenkulturen sind ein wichtiger Bestandteil der täglichen Ernährung eines Drittels der Weltbevölkerung. Die Welterzeugung des eßbaren Yam ist in den letzten Jahren bei etwa 28 Mio. t jährlich stagniert. In den Volkswirtschaften der Erzeugerländer hat Yam eine dreifache Bedeutung. In Afrika und Neuguinea wird der größte Teil der örtlichen Produktion innerhalb der bäuerlichen Familie verzehrt. In Südamerika und dem karibischen Raum gelangt jedoch ein wachsender Anteil des Yam in den Export, um die Nachfrage der ethnischen Minderheiten in den Vereinigten Staaten und in Europa zu befriedigen. In Mexico und Brasilien werden Deviseneinkünfte auch durch die Erzeugung von Cortison aus pharmazeutischen Yams erzielt. Mit Ausnahme von Maniok und Batate waren tropische Wurzel- und Knollenkulturen bisher nur in geringem Umfang Gegenstand physiologischer Forschung. Wenngleich über praktische Gesichtspunkte für Yamanbau Ergebnisse vorliegen, ist die wissenschaftliche Information über biologische und physiologische Zusammenhänge, insbesondere über die Physiologie der Ertragsbildung dieser Kulturpflanze nur sehr lückenhaft. Es war das Ziel der hier vorgelegten Arbeit (1) die Beziehungen zwischen dem phänologischen Entwicklungsverlauf, der Blattflächen- und Trockenmassebildung und die Verteilung dieser Trockenmasse auf die einzelnen Pflanzenorgane zu quantifizieren, (2) die Rolle, welche die Bestandesdichte und die Pflanzgutrate bei der Ertrags- und Blattflächenindex (BFI) -bildung spielen, zu erforschen, (3) die Photosyntheserate einzelner Blätter im Freiland zu charakterisieren, (4) die mögliche „source“ oder „sink“ Begrenzung des Ertrages zu schätzen, und (5) die gewonnene Information in ein dynamisches Simulationsmodell einzubauen.

Grundlage der Datenerhebung waren sieben Feldversuche, die in den Jahren 1992 bis 1994 auf der Versuchsstation „Los Diamantes“ in Guápiles (10° 73' N, 83° 42' W), Costa Rica, durchgeführt wurden. Bei den ersten zwei Versuchen handelte es sich um funktionelle Wachstumsanalysen, deren Behandlungen aus wöchentlichen (1992) und vierzehntäglichen (1993) Ernten mit vier Wiederholungen innerhalb vollrandomisierten Blöcke bestanden. Im 1.

Versuchsjahr wurden 25 und im 2. Versuchsjahr 10 Stichproben zufällig genommen. Im dritten Feldversuch wurde die Wirkung von vier Pflanzgutraten (1, 3, 5 und 7 t ha⁻¹) mit vier Pflanzdichtebehandlungen (20, 45, 70 und 95 Tausend Pfl. ha⁻¹) auf Wachstum und Ertragsbildung in vier geblockten Wiederholungen kombiniert. Die Feldversuche 4 und 5 befaßten sich mit der Beschreibung der Photosyntheserate von einzelnen Blättern in Abhängigkeit ihres Alters. Im sechsten Feldversuch wurden die Pflanzen zu 0, 35 und 75% beschattet, um eine Reduzierung der „sources“, also Blätter und Stengel, zu verursachen. Dieses Experiment erfolgte als vollrandomisierte Blockanlage mit vier Wiederholungen. Im Versuch 7 wurde schließlich der „sink“, also die Knollengröße, physisch begrenzt. Dafür wurden die Knollen in feingelöcherter Edelstahlgefäße (0,4 l) gepackt und die Photosyntheserate der entsprechenden Pflanzen bzw. Blätter bestimmt.

13.2 WIRKUNG VON PFLANZGUTRATE UND BESTANDESDICHTE AUF BLATTENTWICKLUNG UND ERTRAG DES GROSSEN YAM

Die Blattentwicklung wurde lediglich von der Pflanzgutrate beeinflusst, während der Knollenertrag sowohl von der Pflanzgutrate als auch von der Bestandesdichte abhängt. Der maximale BFI wurde um so größer und um so früher erreicht, je größer die Pflanzgutrate war. Die Lichttransmissionsrate (LTR) nahm mit zunehmender Vegetationsdauer ab und erreichte 132 Tage nach dem Auspflanzen ein Minimum. Anschließend sank die Lichtinterzeption analog zur Abnahme der BFI-Werte wieder ab. Bei der Knollenbildung von *Dioscorea alata* zeichneten sich zwei völlig unterschiedliche Tendenzen ab. Einerseits wurde das Optimum des Gesamtknollenertrages nur mit hohen Bestandesdichten erreicht, wobei die Anzahl kleinerer, nicht vermarktbarer Knollen stark anstieg. Andererseits wurde das Optimum des vermarktbareren Knollengewichtes und der Anzahl der vermarktbareren Knollen nur mit deutlich niedrigeren Bestandesdichten erzielt. Mittels einer Reaktionsflächenanalyse zeigte sich, daß lediglich bei der Anzahl vermarktbarer Knollen ein Maximum auftrat. Eine 'Ridge analysis' zeigte, daß das optimale Gesamtknollengewicht mit einer Pflanzgutrate von 5,7 t ha⁻¹ und einer Bestandesdichte von 88.300 Pflanzen ha⁻¹ erreicht werden könnte, während die Kombination von 5,1 t ha⁻¹ Pflanzgutrate und 22.500 Pflanzen ha⁻¹ das Gewicht der vermarktbareren Knollen optimieren würde. Allerdings zeigte sich hier gleichzeitig eine abnehmende Tendenz des Knollengewichtes mit zunehmender Bestandesdichte. Eine genau entgegengesetzte Wirkung konnte bei der Anzahl nicht vermarktbarer Knollen festgestellt werden. Daraus kann geschlossen werden, daß der Ertrag von *D.*

alata eine Funktion der Pflanzgutrate ist und daß das Knollengewicht von der Anzahl der Knollen pro ha abhängt. Hierbei gilt: je größer die Knollen, desto niedriger ihre Anzahl pro Flächeneinheit.

13.3 TROCKENMASSEBILDUNG UND -VERTEILUNG BEIM GROSSEN YAM

Die Trockenmassegehalte der Blätter, Stengel und Knollen wurden in Glukosewerte umgewandelt, damit ein Vergleich zwischen den verschiedenen Geweben möglich wurde. Die Beziehung zwischen Glukosegehalt der Knolle und Gesamtglukosegehalt in Abhängigkeit von der Zeit und der Temperatursumme paßten gut in ein logistisches Modell: $y = \alpha / [1 + \exp(-\beta(x-\gamma))]$, wobei α die Sättigungsgrenze, β die Geschwindigkeit und γ den Wendepunkt des Wachstums angibt. Die Anpassung eines 'Glockenmodells' war geeignet, um die Beziehung zwischen Glukosegehalt von Blättern und Stengel in Abhängigkeit der Zeit und der Temperatursumme darzustellen. Dieses Modell wird durch folgende Formel beschrieben: $y = \alpha * \exp[-(\beta/1000)x - \gamma]^2$, wobei γ in diesem Fall den Zeitpunkt der Wachstumssättigung angibt. Diese mathematische Darstellung der Trockenmassebildung hat die Bestimmung der Verteilungsrate ('Partition rate') vereinfacht. Die Verteilungsrate wird als Quotient aus der ersten Ableitung der Kurve des jeweiligen Gewebes und der Ableitung der Kurve des Gesamtglukosegehaltes gebildet. Das exponentielle Wachstum der Knollen begann 115 Tage nach dem Auspflanzen (Kalendertag = 250) und endete 50 Tage später (Kalendertag = 300), dabei erfolgt die Zunahme des Knollenwachstums zeitgleich mit der Senkung der Wachstumsrate vegetativer Gewebe. Das Wachstum der Knollen ist weitgehend durch den Transport von Assimilaten aus den anderen Geweben zu erklären. Der Verlauf der Glukoseverteilungsrates von abgeworfenen Blättern und Knollen in den letzten 50 Tagen der Vegetationsperiode läßt vermuten, daß der Ertrag des Großen Yam durch eine geringere Blattmasse mit verlängerter Blattlebensdauer zu verbessern wäre.

13.4 PHOTOSYNTHESE VON EINZELNEN BLÄTTER BEIM GROSSEN YAM

Die Parameter, welche die Lichtreaktionskurve der Yamblätter charakterisieren, wurden bestimmt. Demzufolge haben reife Blätter eine maximale Photosyntheserate von 13-15 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und eine photosynthetische Effizienz von 0,036 $\mu\text{mol fixiertes CO}_2 \text{ je } \mu\text{mol PAR}$. Anhand von 623 Beobachtungen wurde eine Funktion, welche die Photosyntheserate in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit, Blattemperatur und dem Blattalter beschreibt, optimiert. Dabei wurde festgelegt, daß die Blätter erst ab einem Alter

von 20 Tagen nach der Entfaltung einen positiven Beitrag als „source“ leisten. Nach 26 Tagen wird dann die maximale Photosyntheserate erreicht. Diese nimmt jedoch aufgrund beginnender Seneszenz der Blätter bereits nach 50 Tagen wieder ab. Das Maximum der photosynthetischen Effizienz liegt bei einer Blattertemperatur von 22,5 °C. Bei Erhöhung der Blattertemperatur steigt die Respiration deutlich an und erreicht ein Maximum bei 33 °C.

13.5 SOURCE-SINK BEZIEHUNGEN BEIM GROSSEN YAM

Im Versuch zur Reduktion der Source-Aktivität durch Beschattung konnte gezeigt werden, daß eine Proportionalität der Gesamttrocken-massebildung zur verfügbaren Lichtmenge besteht. Dennoch waren nur die Unterschiede zwischen der Kontrolle (volles Sonnenlicht) und den beiden Beschattungsbehandlungen signifikant. Bezüglich des Knollengewichtes war andererseits kein Unterschied zwischen der Kontrolle und der 35 %-igen Beschattung zu erkennen, was auf eine Funktion der sources im Überschußbereich von „source“ hindeutet. Die Lichtreaktionskurven zeigten unterhalb 200 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ein sehr ähnliches Verhalten; bei sehr hoher Bestrahlung werden jedoch bezüglich der maximalen Photosyntheseraten deutlich unterschiedliche Sättigungsgrenzen beobachtet. An der Seite des „sink“ führte die Begrenzung des Wachstums der Yamknollen zu einer Verminderung der Photosyntheserate, was auf Einlagerung der Assimilate in den Blättern und Stengeln zurückzuführen ist.

13.6 YAMSIM: EIN VORBEREITENDES WACHSTUMSMODELL DES GROSSEN YAM

Aufgrund der gewonnenen Daten wurde YamSim (Yam Simulator) als eine Anpassung an das Wachstumsmodell SUCROS (Simple and Universal CROP growth Simulator) in Turbo Pascal v. 6 geschrieben. Der Vergleich von simulierten und im Feld gemessenen Trockenmassegehalten zeigte eine Überschätzung von Blätter und Stengeln, aber eine Übereinstimmung mit der Gesamt- und Knollentrockenmasse jeweils nach dem 270. und 290. Kalendertag. Die Modellschätzung der Trockenmasse, die als abgefallene Blätter verlorengeht, wurde als richtig nachgewiesen. Eine Sensitivitäts-analyse über die Ertragsvorhersage des Modells mit veränderten Parametern für Blattalter, Korrektur der Blattseneszenz, Erhaltungskoeffizienten und Lichtstreuungs-koeffizient ergab, daß Veränderungen des Blattalters und der Erhaltungskosten den größten Einfluß auf die Ertragssimulation des Modells hatten.