Schlussbericht

zum Vorhaben

Thema:

Untersuchungen der Kohlenstoff- und Stickstoffdynamik sowie des Stärkepools in Winterrapshybriden nach Trockenstress zur Indikation hochgradig stress-kompensierender Genotypen

Zuwendungsempfänger:

Leibniz-Zentrum für Agrarlandschaftsforschung (ZALF) e.V. - Institut für Landschaftsbiogeochemie

Förderkennzeichen:

11EKF030 bzw. **22403011**

Laufzeit:

01.05.2012 bis 31.07.2015

Datum der Veröffentlichung:

12.02.2016

Das diesem Bericht zugrundeliegende Vorhaben wurde aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages mit Mitteln des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) über die Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. (FNR) als Projektträger des BMEL für das Förderprogramm Nachwachsende Rohstoffe unterstützt. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt beim Autor.

Gefördert durch:

Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft

aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages

1 Kurzdarstellung

1.1 Aufgabenstellung

In der vorliegenden Studie sollten die Assimilation, Verteilung und Verwertung von Kohlenstoff und Stickstoff bei optimaler Bewässerung und Trockenstress an verschiedenen ontogenetischen Entwicklungsstadien von vier Winterraps-Genotypen quantitativ analysiert werden, um detaillierte Informationen über deren C/N-Effizienz und ihr Vermögen zur Stress-Kompensation zu erhalten. Insbesondere sollten die Untersuchungen wichtige Anhaltspunkte liefern, in wieweit bestimmte Aspekte des C- und N-Haushaltes bei der Suche nach geeigneten Kreuzungspartnern und/oder zur Selektion trockenstressresistenter Winterrapssorten zu berücksichtigen sind. Darüber hinaus soll nach leicht zu messenden pflanzenphysiologischen Parametern gesucht werden, die als Indikatoren, insbesondere im Hinblick auf Trockenstress bzw. Stresskompensation, für die Selektion bzw. Züchtung von C- und N-effizienten Typen, genutzt werden können. Hierzu war zu prüfen, wie stark sich die zu untersuchenden Rapsgenotypen hinsichtlich ihres C- und N- Metabolismus, sowie verschiedener pflanzenphysiologischer Parameter und ihrer Fähigkeit, den induzierten Trockenstress zu kompensieren, voneinander unterscheiden.

1.2 Voraussetzungen

Eine wichtige Voraussetzung für die Durchführung des Projektes war die Bereitstellung von Genotypen durch die NPZ-Lembke, die sich hinsichtlich ihrer Physiologie unterscheiden und von züchterischem Interesse sind. Darüber hinaus war die Bereitstellung von diversem zentralen Equipment des ZALF-Müncheberg (begehbare Klimakammern, Gewächshausfläche, Radionuklidlabor mit Klimakammer, Analysengeräte für ^{14}C- und ^{15}N-Analysen) über die gesamte Projektlaufzeit eine wichtige Voraussetzung für die Durchführung der vorliegenden Studie.

1.3 Planung und Ablauf

Die Durchführung des Projektes wurde so geplant, dass zu Beginn jedes der drei Versuchsjahre ein Set aus bis zu 260 Versuchsgefäßen (siehe Abb. 2.1) in einer begehbaren Klimakammer angesetzt und die Rapspflanzen nach der Jungpflanzenentwicklung bei 1 °C für eine Dauer von ca. 5 Wochen vernalisiert werden konnten. Aus diesem

Pflanzenset wurden im Verlauf der Pflanzenentwicklung, die für die jeweilige Fragestellung nötige Anzahl von Gefäßen entnommen. Die übrigen Gefäße verbliebenen bis zur Fruchtentwicklung in der Klimakammer und wurden anschließend in ein Gewächshaus überführt, wo sie bis zur Vollreife verblieben. In jedem der drei Versuchsjahre wurde das gleiche Versuchsdesign (Boden, Gefäße, Klimaprogramm, $^{14}C/^{15}N$-Markierung) verwendet. Lediglich der Zeitpunkt der Düngung und der $^{14}C/^{15}N$-Markierung sowie die Höhe der Wasserversorgung der Pflanzen wurde an die jeweiligen Fragestellung der Experimente angepasst. Ergänzend zu den Klimakammerexperimenten am Standort Müncheberg wurden die vier zu untersuchenden Genotypen in zwei Feldversuchen am Standort Hohenlieth der NPZ-Lembke angebaut und zu verschiedenen Zeitpunkten beprobt.

1.4 Wissenschaftlicher und technischer Stand

Winterraps ist die dominierende Ölpflanze in Nordeuropa mit einer großen Nutzungsvielfalt (Biodieselproduktion, Tierfutter, menschliche Ernährung, Farbenproduktion). Allerdings wird sein hoher Stickstoffbedarf aus ökonomischer Sicht und aus Belangen des Umweltschutzes zunehmend problematisch. Da allerdings ein Low-N-Input-Anbauverfahren zu temporären N-Unterversorgungszuständen bei Raps führen kann [Albert et al., 2012], ist es notwendig, zukünftig C/N-effiziente Rapssorten zu züchten, wobei sich die Sorten in erster Linie durch eine hohe N-Aufnahmeeffizienz auszeichnen sollten [Schulte auf'm Erley et al., 2011]. Basierend auf dem N-Metabolismus von Rapspflanzen gibt es sehr verschiedene Ansätze zur Erhöhung der N-Effizienz, die sowohl die N-Aufnahmeeffizienz (Effektivität einer Pflanze, N aus dem Boden zu absorbieren) als auch die N-Nutzungseffizienz (Biomasseproduktion je Einheit absorbierten N-Düngers) enthalten [Moll et al., 1982], [Sattelmacher et al., 1994]. Mögliche Ansätze zur Verbesserung der N-Effizienz bei Raps sind z.B. eine stärkere Durchwurzelung des Bodens [Svečnjak and Rengel, 2006], [Kamh et al., 2005], eine erhöhte N-Aufnahme nach der Blüte [Berry et al., 2010, Ulas et al., 2013], eine optimierte N-Speicherung im Stängel, eine verzögerte Blattseneszenz und eine Verringerung von Blatt-N-Verlusten durch unzureichende Remobilisation in alten Blättern, infolge dessen stickstoffreiche Blätter abgeworfen werden [Dejoux et al., 2000], [Malagoli et al., 2005], [Rossato et al., 2001], [Schulte auf'm Erley et al., 2007]. Allerdings muss auch berücksichtigt werden, dass der N-Haushalt vom C-Haushalt beeinflusst wird. So wird im allgemeinen die N-Aufnahme durch die Wachstumsrate der Pflanze bestimmt, die von der Photosyntheseaktivität abhängt [Tang et al., 2009]. Die Aktivität der Photosynthese hängt wiederum vom N-Gehalt der Blätter ab [Imai et al., 2008]. Letzlich wird die Produktion der oberirdischen Biomasse und die Ertragsbildung wesentlich von der C-Partitionierung im System Pflanze-Boden [Lawlor, 2002, Noquet et al., 2004] und von klimatischen Bedingungen bestimmt. Da bei der Abschätzung möglicher Klimaänderungen Konsens besteht, dass die Häufigkeit von Trockenperioden zunimmt, ergibt sich die Notwendigkeit, den Aspekt der Trockenstressresistenz zukünftig stärker zu berücksichtigen, denn Trockenheit ist einer der Klimafaktoren, welcher die Produktivität und den Ertrag von Pflanzen am stärksten beeinflußt [Farooq et al., 2012]. Damit stellt sich die Frage, inwieweit Pflanzen ihre Überlebensmechanismen anpassen können bzw. durch

Züchtung stresstolerante oder stressausgleichende Genotypen etabliert werden können. Um diese Frage zu beantworten, sind die grundlegenden Mechanismen des Überlebens und Absterbens von Pflanzen zu bestimmen [McDowell et al., 2011]. Darüber hinaus benötigt die Züchtung Selektionskriterien, mit denen trockenstressresistente oder -tolerante Pflanzen schnell identifiziert werden können. Der Ertrag ist ein ungünstiges Selektionskriterium, um unter Praxisbedingungen stresstolerante Pflanzen zu identifizieren, da der Ertrag eine hohe Genotyp x Umwelt-Interaktion aufweist [Farooq et al., 2012]. Daher werden andere stabile Selektionskriterien benötigt, die einfach zu messen sind und eine starke Beziehung zum Kornertrag haben [Edmeades et al., 2001]. Es ist bekannt, dass Planzen ihre Gewebe durch die Akkummulation osmolytisch aktiver Substanzen schützen, da diese eine Hydrathülle bilden und dadurch der Aufrechterhaltung des Turgors dienen, Zellmembranen vor Austrocknung schützen und Enzyme stabilisieren können [Sanders and Arndt, 2012]. Darüber hinaus ist auch bekannt, dass Winterraps bei Trockenstress osmolytisch aktive Substanzen in Blättern bildet [Mueller et al., 2012]. Es ist jedoch nicht bekannt, ob die Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen mit der Fähigkeit zur Stresskompensation korreliert. Darüber hinaus könnte auch der Umsatz von Speicher-Stärke eine wichtige Rolle für die Kompensation von Trockenstress darstellen, da bei Trockenheit die photosynthetische Aktivität erniedrigt wird und Speicher-Stärke zur Aufrechterhaltung von physiologischen Leistungen und zur Produktion osmolytisch aktiver Substanzen verwendet werden könnte. Bisher wurde nur wenig beachtet, dass der Stärkepool für die Stresskompensation im Raps bedeutend sein kann. Zudem ist es denkbar, dass das Anlegen eines Speicher-Stärke-Pools in vegetativen Pflanzenteilen mit der Ölproduktion im Samenkorn konkurriert.
Basierend auf den oben erwähnten verschiedenen Ansatzpunkten erscheint die Durchführung von vergleichenden Untersuchungen notwendig, um einerseits ein besseres Verständnis für die ertragsbildenden Prozesse zu erhalten und anderseits geeignete Selektionskriterien für das Erkennen C/N-effizienter und/oder trockenstress-kompensierender Pflanzen zu finden.

1.5 Zusammenarbeit mit anderen Stellen

Bei der vorliegenden Studie handelt es sich um ein Verbundprojekt zwischen dem Leibniz-Zentrum für Agrarlandschaftsforschung (ZALF) e.V. in Müncheberg und der Norddeutschen Pflanzenzucht Hans-Georg Lembke KG (NPZ-Lembke), was von der Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. (FNR) finanziert wurde.

2 Eingehende Darstellung der Ergebnisse

Um Parameter für die Selektion C/N effizienter und/oder stress-kompensierender Rapspflanzen zu finden, wurden eine Reihe morphologischer und physiologischer Merkmale an den vier Genotypen AVATAR, SLM, SQ, VISBY untersucht. Bei AVATAR und VISBY handelt es sich um sehr leistungsstarke Hybriden, die sich in der landwirtschaftlichen Praxis bewährt haben (siehe http://www.rapool.de). Bei SLM und SQ handelt es sich um neue Linien. Alle vier Genotypen wurden uns von unserem Kooperationspartner der Norddeutschen Pflanzenzucht Hans-Georg Lembke KG (NPZ-Lembke) zur Verfügung gestellt. Im Rahmen der vorliegenden Studie wurden sowohl ^{14}C- und ^{15}N-Markierungsexperimente als auch Experimente mit unmarkierten Pflanzen durchgeführt, wobei verschiedene morphologische und physiologische Parameter sowohl bei optimaler Bewässerung, unter Trockenstressbedingungen als auch nach Wiederbewässerung der gestressten Pflanzen untersucht wurden.

2.1 Parameteranalyse - optimale Bewässerung

Die Zielstellung der Untersuchungen bei optimaler Bewässerung war die Charakterisierung der vier Genotypen hinsichtlich verschiedener physiologischer und morphologischer Parameter, die für die C/N-Effizienz von Bedeutung sein können. Des Weiteren sollte nach Kriterien für die Selektion C/N-effizienter Rapspflanzen und interessanter Kreuzungspartnern gesucht werden.

2.1.1 Netto-Photosynthese

In der vorliegenden Studie wurde die Photosyntheseaktivität mittels eines Photosynthesesystems (HCM-1000, Walz, Effeltrich, siehe Abb.2.1) durchgeführt. Die Netto-Photosynthese-Messungen erfolgten in der Klimakammer am jeweils ersten vollentwickelten Blatt unter standardisierten klimatischen Bedingungen und einer photosynthetisch aktiven Strahlung (PhAR) mit 395 μmol/m^{2}s Lichtsättigung.

Abbildung 2.1 – Mobiles Photosynthesesystem HCM-1000 (Walz, Effeltrich) mit 5 cm^2 großem Küvettenfenster im Einsatz.

Tabelle 2.1 – Netto-Photosynthese bei einer photosynthetisch aktiven Strahlung mit 395 μmol/m^{2}s Lichtsättigung und Dunkelatmung pro Einheitsfläche des obersten voll entwickelten Blattes zu unterschiedlichen Entwicklungsstadien, angegeben in μmol CO_2/m^{2}s (n=15) sowie die gesamte Blattfläche pro Pflanze zum Zeitpunkt des Schossens und der Blüte der vier Rapsgenotypen: AVATAR, SLM SQ und VISBY, angegeben in cm^2 (n=6). Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander im Newman-Keuls Test (α=5%).

Entwicklungsstadium	Parameter	AVATAR	SLM	SQ	VISBY
Rosette	Netto-Photosynthese	$11{,}07^b$	$9{,}27^{ab}$	$8{,}37^a$	$11{,}24^b$
	Dunkelatmung	$3{,}02^a$	$2{,}94^a$	2.75^a	3.05^a
Schossen	Blattfläche	$599{,}6^b$	$554{,}3^b$	$460{,}6^a$	$576{,}2^b$
Entwicklung der	Netto-Photosynthese	$15{,}32^a$	$14{,}57^a$	$14{,}51^a$	$15{,}30^a$
Blütenanlagen	Dunkelatmung	$1{,}40^a$	$1{,}84^b$	$1{,}54^{ab}$	$1{,}86^b$
Blüte	Netto-Photosynthese	$9{,}59^{ab}$	$10{,}37^{ab}$	$10{,}78^b$	$8{,}83^a$
	Dunkelatmung	$0{,}95^a$	$1{,}22^a$	$0{,}98^a$	$1{,}12^a$
Blüte	Blattfläche	$435{,}4^a$	$518{,}4^a$	$417{,}5^a$	$429{,}0^a$

Wie aus Tab. 2.1 ersichtlich ist, konnten zu unterschiedlichen Zeitpunkten signifikante Unterschiede in der Netto-Photosynthese, der Dunkelatmung und Blattfläche der vier Genotypen nachgewiesen werden. Allerdings zeigte sich auch, dass die gefundenen Unterschiede zu unterschiedlichen Zeitpunkten variierten. So zeigte SQ zur Rossette die niedrigste Netto-Photosynthese (signifikant verschieden zu AVATAR und VISBY), während dieser Genotyp zur Blüte die höchste Netto-Photosyntheseaktivität aufwies. Allerdings konnte dies nur gegenüber VISBY signifikant abgesichert werden.

Wenn von der Netto-Photosynthese die Dunkelatmung abgezogen wird und anschließend der Mittelwert dieser Differenzen für den Untersuchungszeitraum mit der mittleren Blattfläche in Beziehung gesetzt wird, sollte AVATAR die höchste Kohlenstoffmenge im Untersuchungszeitraum assimilieren. Darüber hinaus sollte die Gesamt-Kohlenstoffmenge von SLM um 4% , die von VISBY um 7% und die von SQ um 21% niedriger liegen als die von AVATAR.
Um diese Annahme zu prüfen, wurden die Kohlenstoffmengen und die Verteilung in den vier Genotypen während der Fruchtenwicklung bestimmt. Wie aus Tab. 2.2 hervorgeht, wies AVATAR tatsächlich die höchste und SQ die geringste Kohlenstoffmenge während der Fruchtenwicklung auf. Basierend auf den Werten der Gesamt-C-Assimilation von Tab. 2.2 kann festgestellt werden, dass SLM eine um 12%, SQ eine um 15% und VISBY eine um 6% geringere Kohlenstoffmenge als AVATAR aufwiesen. Somit betrug die Abweichung der tatsächlichen C-Assimilation von der Prognose für VISBY 1%, SQ 6% und SLM 8%.
Für diese Abweichungen von der Prognose sind sicherlich mehrere Faktoren verantwortlich. So basiert die Prognose nur auf Mittelwerten der Gaswechselmessungen der Blätter und berücksichtigt nicht, dass auch der Stängel, die Seitentriebe und die Schoten Photosynthese betreiben. Zum anderen sind in der Kohlenstoffbilanz von Tab. 2.2 die C-Mengen der im Untersuchungszeitraum abgefallenen Blätter sowie die Rhizode-

Tabelle 2.2 – Aufteilung des Kohlenstoffs innerhalb der Pflanzen zum Zeitpunkt der Fruchtenwicklung (21 Tage nach dem Ende der Blüte), angegeben in g C pro Pflanze (n=6). Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

	Kohlenstoff [g/Pflanze]			
	AVATAR	SLM	SQ	VISBY
Feinwurzeln	$2{,}1^{b}$	$2{,}2^{b}$	$1{,}6^{a}$	$1{,}7^{a}$
Pfahlwurzel	$0{,}9^{b}$	$1{,}2^{b}$	$0{,}7^{a}$	$0{,}8^{a}$
Stängel	$3{,}5^{b}$	$3{,}4^{b}$	$2{,}6^{a}$	$3{,}2^{b}$
Blätter	$0{,}2^{bc}$	$0{,}3^{c}$	$0{,}2^{ab}$	$0{,}1^{a}$
Seitentriebe	$1{,}8^{a}$	$1{,}9^{a}$	$3{,}2^{a}$	$1{,}9^{a}$
Schotenwände	$4{,}4^{b}$	$3{,}7^{a}$	$3{,}7^{a}$	$4{,}5^{b}$
Samen	$6{,}4^{b}$	$4{,}2^{a}$	$4{,}3^{a}$	$5{,}7^{b}$
Summe	$19{,}3^{c}$	$17{,}0^{a}$	$16{,}4^{a}$	$18{,}1^{b}$

position und Wurzelatmung nicht enthalten. Da sich die vier Genotypen hinsichtlich der Größe ihrer Blattflächen während der Blüte jedoch nicht signifikant unterschieden und SLM sogar die zahlenmäßig größte Blattfläche aufwies (siehe Tab. 2.1) könnten die Abweichungen darauf hinweisen, dass SLM und SQ für ihre Rhizodeposition und/oder Wurzelatmung mehr C als AVATAR und VISBY verbrauchten, worauf in den Punkten 2.1.2 und 2.1.3 näher eingegangen wird.

Wie aus Tab. 2.2 aber auch hervorgeht, ist neben der Höhe der C-Akkumulation auch die C-Partitionierung für die Ertragsbildung verantwortlich. So war die Gesamt-C-Menge von AVATAR signifikant höher als von VISBY, aber die C-Menge ihrer Samen unterschied sich nicht signifikant.

2.1.2 ^{14}C-Partitionierung

Um mehr über die C-Partitionierung während der Fruchtenwicklung zu erfahren, wurde eine ^{14}C-Begasung bei optimaler Bewässerung durchgeführt und 21 Tage später die ^{14}C-Partitionierung im System Boden-Pflanze untersucht. Hierfür wurde dem Sprossraum jeder Pflanze ^{14}C-markiertes CO_2 zugesetzt. Bei der Applikation des ^{14}C handelt es sich um eine Impuls-Markierung, da die Begasungsbeutel (siehe Abb. 2.2) 8 bis 10 h nach der Zugabe des $^{14}CO_2$ entfernt wurden, um den Pflanzen nach der Markierung bis zur Ernte die Assimilation von nicht markiertem CO_2 zu ermöglichen. Um die Veratmung von frisch assimiliertem C in der Rhizosphäre zu analysieren, wurde der Spross- und Wurzelraum jeder Pflanze mittels Silikon-Kautschuck gasdicht voneinander separiert und im Anschluss der Markierung die Luft im Bodenraum kontinuierlich bis zur Ernte beprobt (NaOH-CO_2 Fallen, siehe Abb. 2.2). Anschließend wurde die Radioaktivität des freigesetzten ^{14}C-markierten CO_2 mittels eines Flüssigkeitsszintillationszählers bestimmt. Die Bestimmung der ^{14}C-Aktivität fester Proben (Spross-, Wurzel- und Bodenproben) erfolgte ebenfalls mittels Flüssigkeitsszintillationszählers. Hierzu wurden

Abbildung 2.2 – Dichtheitsprüfung der Begasungsbeutel vor der ^{14}C-Markierung (links), Rapspflanzen nach der Markierung (rechts oben). Die hier ersichtlichen Schläuche verbinden den Headspace jedes Pflanzgefäßes mit einer mit 1 M NaOH-Lösung gefüllten CO_2 Falle (rechts unten). Außerdem zeigt dieses Bild Sicherheitsflaschen und Pumpen, die Frischluft in den Bodenraum ziehen und das im Bodenraum freigesetzte CO_2 zu den CO_2-Fallen transportieren.

die Proben verbrannt, das freigesetzten CO_2 in einem Absorber gebunden und dieser mit einem Szintillator-Cocktail vermischt.

Die ^{14}C-Partitionierung, die in Tab. 2.3 wiedergegeben ist, gibt Aufschluss über die Verteilung des C, der am Ende der Blüte assimiliert und innerhalb von 21 Tagen im System Pflanze-Boden verteilt wurde.

Wie aus Tab. 2.3 ersichtlich ist, übt das Wurzelsystem von SLM während der generativen Phase einen beträchtlichen C-Sink aus, der signifikant höher ist, als der bei AVATAR und VISBY. Der höhere C-Sink des Wurzelsystem von SLM und SQ nach der Blüte scheint zu einer verzögerten Fruchtenwicklung bei diesen zwei Genoytpen zu führen, da sich die Verteilung des ^{14}C auf die Schotenwände und Samen von denen der Genotypen AVATAR und VISBY unterschied (siehe Tab. 2.3). Des Weiteren zeigte sich, dass der relative Anteil des ^{14}C, der am Ende der Blüte assimiliert und in die Samen transferiert wurde mit dem Samenertrag (berechnet als C-Menge pro Pflanze), der 21 Tage nach der Markierung ermittelt wurde, hoch korreliert. Eine Korrelationsanalyse nach Pearson ergab einen Korrelationskoeffizienten von 0.894 mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit α von $3.9{*}10^{-7}$ %. Die dazu gehörige Regressionsanalyse ist in Abb. 2.3 dargestellt.

Tabelle 2.3 – Partitionierung von ^{14}C im System Boden-Pflanze 21 Tage nach einer Impuls-Begasung am Ende der Blüte bei optimaler Bewässerung. Die Werte geben die relative Verteilung des assimilierten ^{14}C an, der sich zum Zeitpunkt der Ernte im System Pflanze-Boden befand. Prozentsätze mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (n=6, α=5%).

	AVATAR	SLM	SQ	VISBY
Rhizodeposition	$1{,}3^{a}$	$1{,}1^{a}$	$1{,}0^{a}$	0.8^{a}
rhizo. Atmung	$5{,}0^{ab}$	$7{,}2^{c}$	$6{,}7^{bc}$	$4{,}4^{a}$
Feinwurzeln	$1{,}1^{ab}$	$1{,}5^{b}$	$1{,}2^{ab}$	$0{,}8^{a}$
Pfahlwurzel	$0{,}1^{a}$	$0{,}2^{a}$	$0{,}1^{a}$	$0{,}1^{a}$
Wurzelraum	$7{,}5^{ab}$	$10{,}0^{c}$	$9{,}0^{bc}$	$6{,}1^{a}$
Stängel	$1{,}6^{a}$	$2{,}9^{b}$	$2{,}1^{ab}$	$1{,}3^{a}$
Blätter	$0{,}6^{a}$	$1{,}2^{b}$	$0{,}5^{a}$	$0{,}3^{a}$
Seitentriebe	$2{,}1^{a}$	$5{,}0^{a}$	$11{,}8^{a}$	$2{,}4^{a}$
Schotenwände	$30{,}3^{a}$	$45{,}0^{c}$	$38{,}4^{b}$	$40{,}0^{b}$
Samen	$58{,}0^{b}$	$35{,}9^{a}$	$38{,}2^{a}$	$49{,}8^{b}$
Schoten	$88{,}3^{a}$	$81{,}0^{a}$	$76{,}6^{a}$	$89{,}9^{a}$
Sproß	$92{,}5^{bc}$	$90{,}0^{a}$	$91{,}0^{ab}$	$93{,}9^{c}$

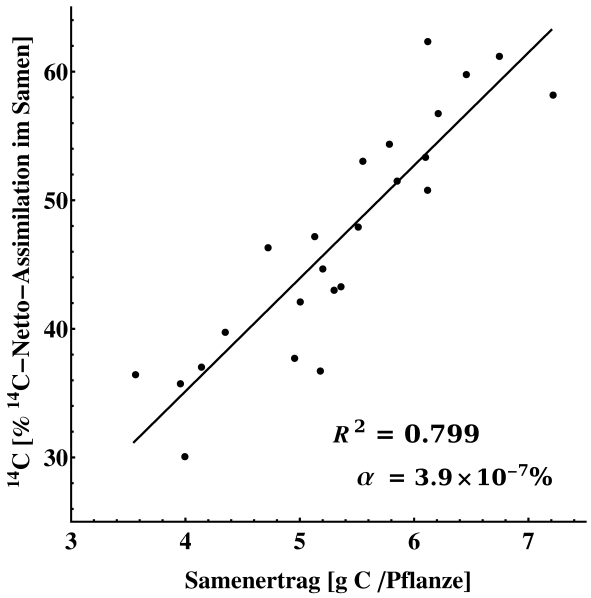

Abbildung 2.3 – Abhängigkeit zwischen dem relativen Anteil des ^{14}C [% der ^{14}C-Nettoassimilation], der am Ende der Blüte assimiliert und in die Samen transferiert wurde und dem Samenertrag, kalkuliert als C-Menge pro Pflanze, der 21 Tage nach der ^{14}C-Markierung pro Pflanze ermittelt wurde. α: Irrtumswahrscheinlichkeit für die Regressionsgerade in %.

2.1.3 Wurzelwachstum, Stickstoffaufnahme, C-Partitionierung und C-Nutzung

Da das Wurzelwachstum für die Wasser- und Nährstoffaufnahme eine außerordentliche Bedeutung hat, wurden das Wurzelwachstum, die C-Partitionierung innerhalb der Wurzel und die Stickstoffaufnahme bei optimaler Wasserversorgung der Pflanzen mittels $^{14}C/^{15}N$-Markierungsexperimenten an drei unterschiedlichen Entwicklungsstadien (Rossette, Entwicklung der Blütenanlagen, Ende der Blüte) untersucht. Hierbei wurde für die Ermittlung der Menge der Feinwurzeln, die bei der Handauslese nicht erfasst werden konnten, die spezifische ^{14}C-Aktivität der ausgelesenen Feinwurzeln und die ^{14}C-Aktivität in der Fraktion > 300 μm, die durch Naßsiebung von Bodenaliquoten gewonnen wurde, gegenüber gestellt. Basierend auf dieser Korrektur kann davon ausgegangen werden, dass die Menge der Feinwurzeln in jedem Gefäß korrekt ermittelt wurde. Um die Stickstoffaufnahme durch die Wurzeln zu verfolgen, wurde dem Boden jedes Gefäßes eine konstante Menge ^{15}N-markiertes Ammoniumnitrat zugesetzt. Die Zugabe des ^{15}N wurde in der Regel zwei Tage vor der ^{14}C-Markierung am jeweilig untersuchten Entwicklungsstadium durchgeführt.

Wie aus Abb. 2.4 hervorgeht, lassen alle vier Genotypen, ausgehend vom Einsetzen des Streckungswachstums bis zur Fruchtentwicklung, ein deutliches Wachstum des Wurzelsystems erkennen. Darüber hinaus fällt auf, dass der Genotyp SLM das größte und SQ das kleinste Wurzelsystem bis zur Fruchtentwicklung ausgebildet hat.

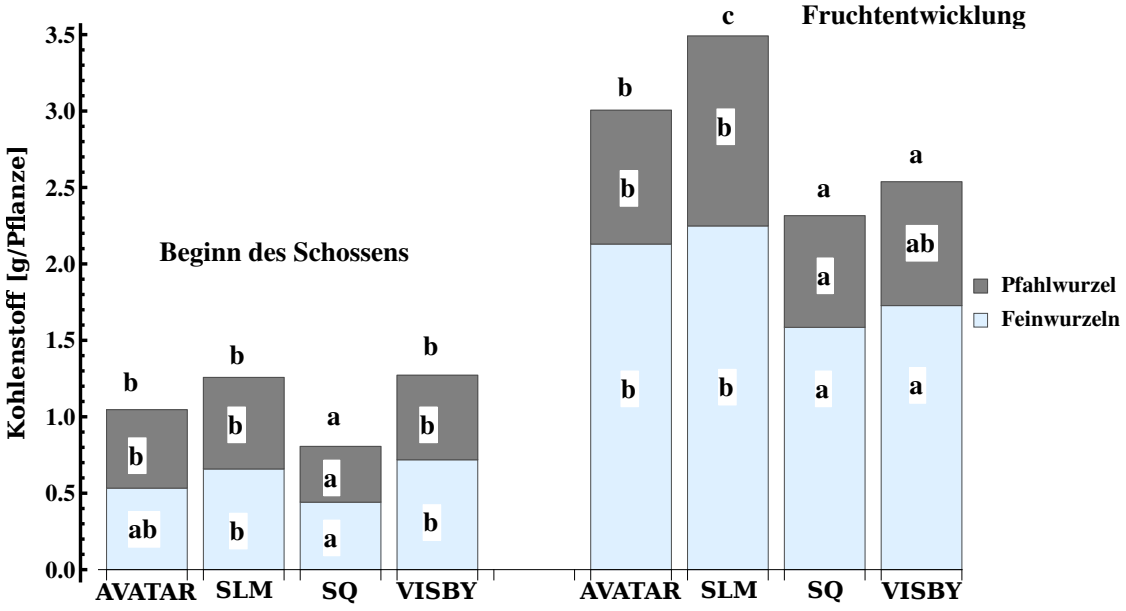

Abbildung 2.4 – Kohlenstoffmenge der Wurzeln der vier Genotypen zu Beginn des Streckungswachstums (links) und zum Zeitpunkt der Fruchtenwicklung. Die Säulen bzw. Säulenabschnitte geben die Menge des C der Pfahlwurzel und Feinwurzeln in g pro Pflanze wieder. Säulen oder Säulenabschnitte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

Tabelle 2.4 – Spross/Wurzel-Verhältnis zum Zeitpunkt der Fruchtentwicklung. Die Kalkulation der Verhältnisse basiert auf C-Mengen der Wurzel und des Spross. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

Genotyp	Spross/Wurzel-Verhältnis
AVATAR	$5{,}5^{b}$
SLM	$3{,}9^{a}$
SQ	$6{,}1^{c}$
VISBY	$6{,}1^{bc}$

Die untersuchten Genotypen bilden aber nicht nur unterschiedlich große Wurzelsysteme im Lauf der Pflanzenentwicklung aus, sondern weisen zum Zeitpunkt der Fruchtentwicklung auch signifikante Unterschiede hinsichtlich ihrer Spross/Wurzel-Verhältnisse auf. Wie aus Tab. 2.4 hervorgeht, konnte für SLM das engste und für SQ das weiteste Sproß/Wurzel-System an diesem Zeitpunkt nachgewiesen werden.

Offensichtlich erfolgte das verstärkte Wurzelwachstum bei SLM auf Kosten des Sprosswachstums. Ein derartiger Sachverhalt wurde bereits für Raps [Ulas et al., 2012] und für Mais [Sattelmacher et al., 1994] beschrieben.

Die Analyse der ^{15}N- und Gesamt-N-Gehalte der Pflanzen ergab, dass die Rapspflanzen zu unterschiedlichen Entwicklungsstadien unterschiedlich hohe Mengen des applizierten N aufgenommen haben. Im Mittel haben die vier Genotypen über einen Zeitraum von 23 Tagen 66, 130 und 75 mg des zur Rosette, zur Entwicklung der Blütenanlagen und zum Ende der Blüte applizierten markierten N aufgenommen. Da die höchste N-Aufnahme nach der N-Applikation zur Entwicklung der Blütenanlagen beobachtet wurde, soll nachfolgend auf die Aufnahme und Verteilung des applizierten ^{15}N sowie die ^{14}C-Partitionierung im Wurzelsystem für den Zeitraum von der Entwicklung der Blütenanlagen bis zur Blüte näher eingegangen werden.

Die Analyse der Verteilung des ^{14}C im Wurzelraum ergab, dass 14 bis 20 % des zum Zeitpunkt der Blütenentwicklung assimilierten ^{14}C in die Wurzel transferiert wurden (siehe Abb. 2.5). Außerdem zeigte sich, dass die Genotypen SLM und SQ, prozentual betrachtet, signifikant mehr ^{14}C in den Wurzelraum als VISBY transferierten. So fiel auf, dass verglichen mit AVATAR und VISBY die Genotypen SLM und SQ einen signifikant größeren prozentualen Anteil des assimilierten ^{14}C in die Bildung von Seitenwurzeln investierten und SLM darüber hinaus signifikant mehr ^{14}C in die Pfahlwurzel verlagerte, als die anderen drei Genotypen. Darüber hinaus konnte ermittelt werden, dass der relative Anteil von ^{14}C, der in der Rhizosphäre veratmet wurde, bei SQ im Vergleich zu allen anderen Genotypen am höchsten war. Allerdings konnte hierbei nur die Differenz zwischen SQ und VISBY signifikant abgesichert werden. Verglichen mit VISBY zeigt aber auch SLM eine tendenziell höhere Veratmung von ^{14}C in der Rhizosphäre. Am Ende der Blüte wies SLM (gefolgt von SQ) sogar die höchste Veratmung von ^{14}C in der Rhizosphäre auf (siehe Tab. 2.3). Somit könnte der Trend zu einer höheren Wurzelatmung bei SLM und SQ die Ursache für die Abweichung zwischen der

prognostizierten und tatsächlichen C-Assimilation (siehe Punkt 2.1.1) sein .

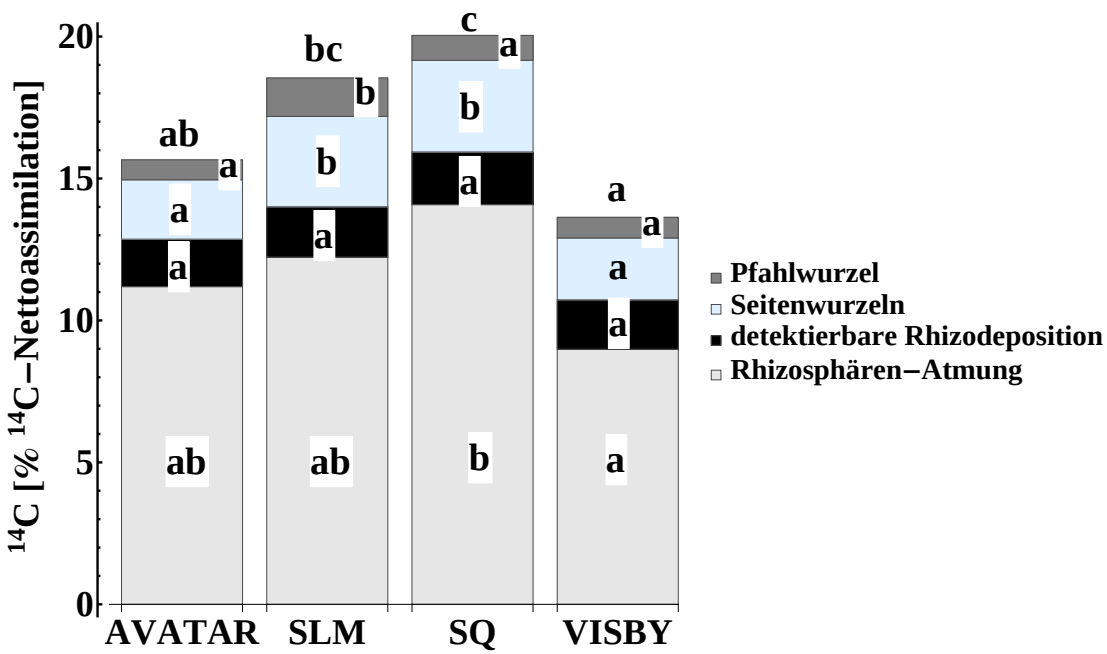

Abbildung 2.5 – Prozentuale Verteilung des assimilierten ^{14}C (in % der ^{14}C-Nettoassimilation) auf die verschiedenen Kompartimente des Wurzelraums, 21 Tage nach der ^{14}C-Markierung zur Entwicklung der Blütenanlagen. Säulen und Säulenabschnitte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Newman-Keuls Test, α=5%.

Wie aus Abb. 2.5 und Tab. 2.3 ersichtlich ist, verbraucht das Wurzelsystem von SLM und SQ während der Entwicklung der Blütenanlagen bis zum Ende der Blüte einen vergleichsweise höheren Prozentsatz des netto-assimilierten ^{14}C als AVATAR und VISBY. Aufgrund der relativen Anteile des ^{14}C, die von SLM und SQ in den Wurzelraum transferiert wurden, könnte man annehmen, dass diese Genotypen ein annähernd gleich starkes Wurzelwachstum aufweisen müssten. Allerdings müssen hier mehrere Sachverhalte beachtet werden. So nahm der relative Anteil des assimilierten C, der in die Wurzel transferiert wurde, im Verlauf der Pflanzenentwicklung kontinuierlich ab. Zum Zeitpunkt der Rossette, wo im Mittel 47% des assimilierten C zur Wurzel transferiert wurden, unterschied sich der relative C-Transfer in die Seitenwurzeln und Pfahlwurzel von SQ nicht signifikant von den anderen drei Genotypen bzw. war geringer als der von SLM (Daten sind hier nicht gezeigt). Darüber hinaus zeigte SQ bis zur Fruchtenwicklung die niedrigste absolute Kohlenstoffakkumulation (siehe Tab. 2.2), was bedeutet, dass absolut auch weniger Kohlenstoff in die Wurzel transferiert wurde. Dies erklärt, warum SQ bis zur Blüte und beginnenden Schotenentwicklung das geringste Wurzelsystem ausgebildet hat (siehe Abb. 2.6).

Wie aus Abb. 2.7 ersichtlich ist, zeigte der Genotyp SQ die höchste ^{15}N-Aufnahme im Zeitraum zwischen der Entwicklung der Blütenanlagen und der Blüte, obwohl er zu diesem Zeitpunkt nachweislich das keinste Wurzelsystem ausgebildet hat (siehe Abb.

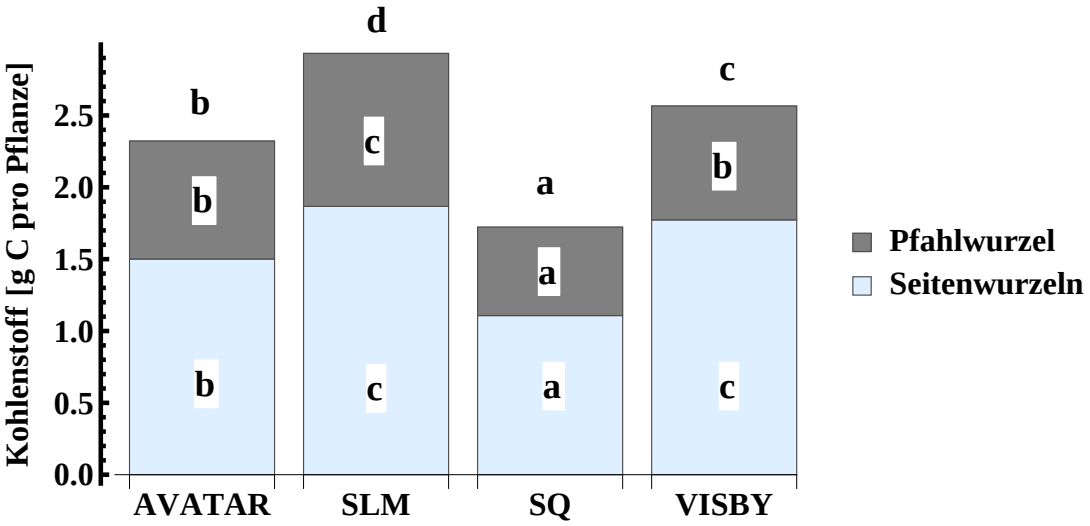

Abbildung 2.6 – Kohlenstoffmenge der Wurzeln der vier Genotypen zum Zeitpunkt der Blüte und beginnenden Schotenentwicklung. Die Säulen bzw. Säulenabschnitte geben die Menge des C der Pfahlwurzel und Feinwurzeln in g pro Pflanze wieder. Säulen oder Säulenabschnitte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

2.6). Darüber hinaus ist aus Abb. 2.7 auch ersichtlich, dass beim Genotyp SLM, der bis zur Mitte der Blüte das größte Wurzelsystem ausgebildet hat, die Menge des aufgenommenen ^{15}N zwischen der von AVATAR und VISBY liegt.

Abbildung 2.8 zeigt, dass sich auch die Gesamt-N-Menge, die von SQ im Verlauf der Pflanzenentwicklung bis zur Mitte der Blüte aufgenommen wurde, nicht signifikant von der Gesamt-N-Menge der anderen drei Genotypen unterschied.

Die Abbildungen 2.7 und 2.8 zeigen deutlich, dass es zwischen den Genotypen beträchtliche Unterschiede hinsichtlich der Partitionierung des über 21 Tage aufgenommenen ^{15}N und der gesamten N-Menge, die bis zur Mitte der Blüte assimiliert wurde, gibt. Hierbei fällt besonders auf, dass SLM noch bis zur Mitte der Blüte die höchste ^{15}N- und Gesamt-N-Menge in den Seitenwurzeln, der Pfahlwurzel und dem Stängel einlagerte und dadurch einen deutlich geringeren Anteil an N in die Blüten und ersten Schoten transferierte, als die anderen drei Genotypen, Die Ursache hierfür dürfte sicherlich nur eine verstärkte Sink-Aktivität der Seitenwurzeln, der Pfahlwurzel und des Stängels beim Genotyp SLM sein, die offensichtlich auch die Verteilung des mobilen Kohlenstoffs beim diesem Genotyp stark beeinflusst, was in Tab. 2.3 für den während der Blüte assimilierten ^{14}C gezeigt wurde.

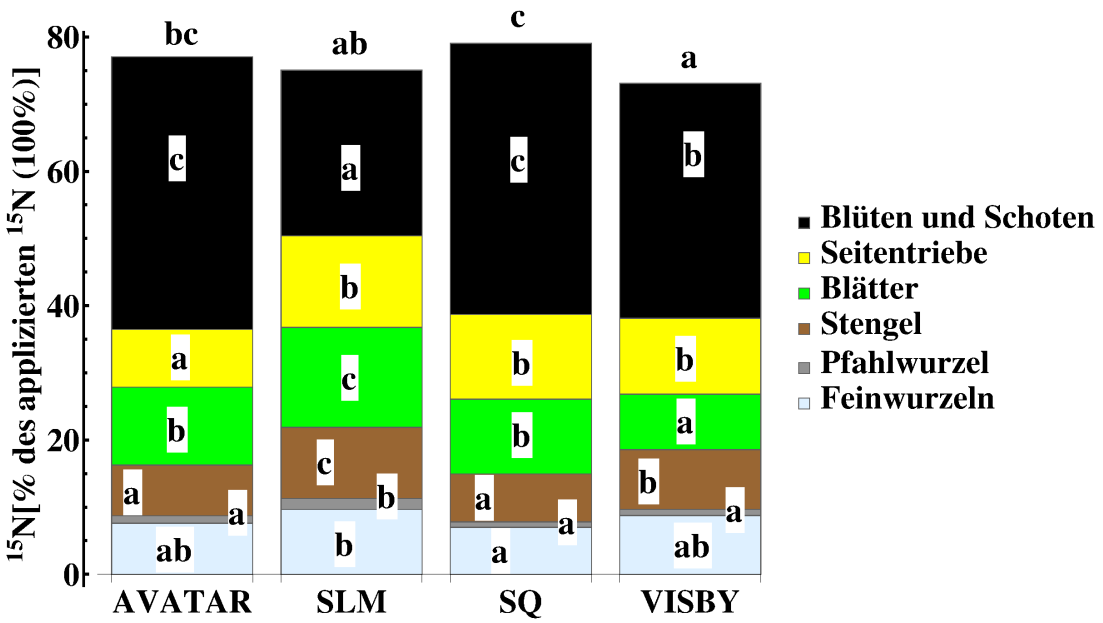

Abbildung 2.7 – Aufnahme von ^{15}N (in % des applizierten ^{15}N (100%) pro Pflanze) und dessen Verteilung auf die verschiedenen Pflanzenorgane zur Blüte und beginnenden Schotenentwicklung (23 Tage nach der ^{15}N-Applikation). Säulen oder Säulenabschnitte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

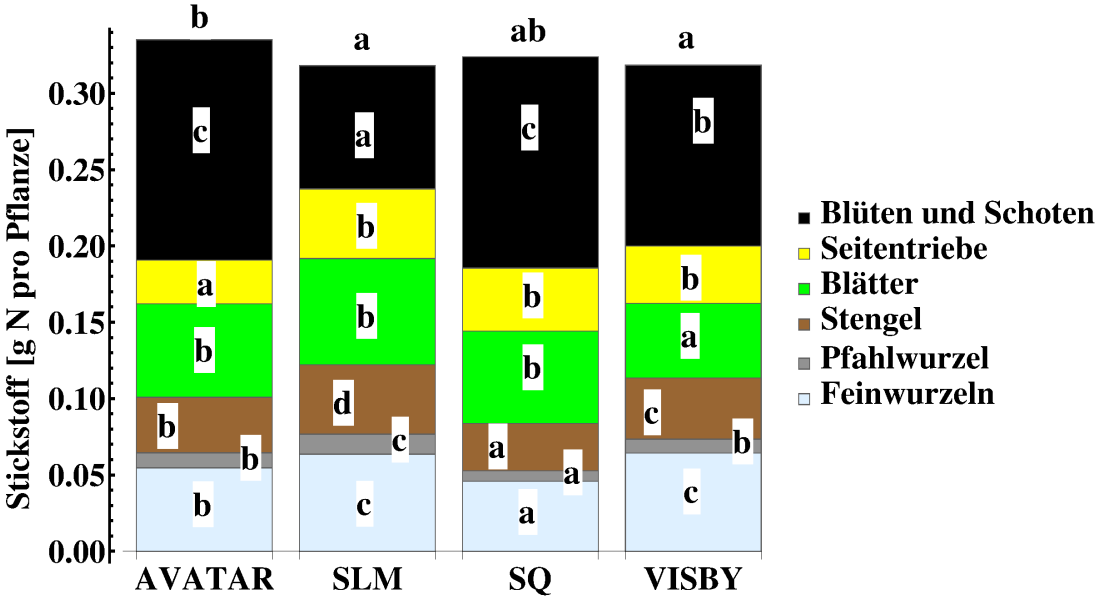

Abbildung 2.8 – Gesamt-N-Menge, die bis zur Blüte und Schotenentwicklung von der Pflanze assimiliert und auf die verschiedenen Organe verteilt wurde. Säulen oder Säulenabschnitte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

Wie aus Tab. 2.5 ersichtlich ist, konnte im Zeitraum der Blütenentwicklung bis zur Mitte der Blüte bei den vier untersuchten Genotypen eine hoch signifikante positive Korrelation zwischen der ^{15}N-Aufnahme und dem Zuwachs des Spross nachgewiesen werden. Im Gegensatz hierzu weist die ^{15}N-Aufnahme eine mittelstarke aber signifikant, negative Korrelation zu den C-Mengen der gesamten Wurzel, der Feinwurzel und Pfahlwurzel (Wurzelkohlenstoff in g pro Pflanze) und Wurzellänge auf, wenn die Korrelationsanalyse nicht für jeden Genotyp einzeln, sondern wie hier gezeigt, für die vier Genotypen zusammen durchgeführt wird.

Tabelle 2.5 – Korrelationen zwischen ^{15}N-Aufnahme (in % des applizierten ^{15}N) und verschiedenen absoluten und relativen ^{12}C-/^{14}C-Parametern, die im Zeitraum von der Blütenentwicklung bis zur Blüte und beginnenden Schotenentwicklung ermittelt wurden.

^{15}N-Aufnahme [%]	r	P-Wert	Methode	Datentyp	n
^{12}C Sprosszuwachs [g]	**1.**	**0.000**	Spearman	Mittelwerte	4
^{12}C Wurzel [g]	-0.551	0.005	Spearman	Einzelwerte	24
^{12}C Feinwurzeln [g]	-0.569	0.004	Pearson	Einzelwerte	24
^{12}C Pfahlwurzeln [g]	-0.463	0.023	Spearman	Einzelwerte	24
Wurzellänge [m]	-0.540	0.006	Pearson	Einzelwerte	24
^{14}C Rhizodeposition [%]	-0.085	0.694	Pearson	Einzelwerte	24
^{14}C Feinwurzeln [%]	0.368	0.077	Spearman	Einzelwerte	24
^{14}C Pfahlwurzeln [%]	-0.096	0.654	Pearson	Einzelwerte	24
^{14}C rhizo. Atmung [%]	**0.536**	**0.007**	Pearson	Einzelwerte	24
^{14}C Wurzelraum [%]	0.484	0.02	Pearson	Einzelwerte	24

Im Allgemeinen wird ein stärkeres Wurzelwachstum als eine Bedingung für eine verbesserte N-Aufnahme betrachtetet. So zeigten Feldversuch mit zwei Rapsgenotypen, dass eine erhöhte N-Aufnahmeeffizienz auf einer erhöhten Wurzellängendichte und nicht auf einer erhöhten Aufnahmerate pro Einheit Wurzellänge beruhte [Kamh et al., 2005]. Bei unseren Untersuchungen zeigte sich jedoch keine derartige positive Korrelation, da nicht der Genotyp mit der größten Wurzel (SLM) sondern SQ, der Genotyp mit der geringsten Wurzelmasse (kalkuliert als Wurzelkohlenstoff in g pro Pflanze) die höchste ^{15}N-Aufnahme zeigte. Dies kann mehrere Gründe haben. So ist es möglich, dass einerseits die Rolle des Wurzellängenwachstums aufgrund des Gefäßdesigns reduziert wurde und andererseits die genotypischen Unterschiede in der N-Aufnahme stärker ins Gewicht fielen als das Wurzelwachstum. Die erhöhte N-Aufnahme bei SQ könnte möglicherweise durch eine höhere Anzahl von Nitrat-Transportern pro Wurzeleinheit erklärt werden [Lawlor, 2002]. Hierbei sollte auch berücksichtigt werden, dass sowohl Nitrat als auch Ammonium im Boden mobil sind und der durch die Transpiration angetriebene Wasserstrom mobilen Stickstoff zur Wurzel befördern kann. Ergänzend hierzu ist es aber auch denkbar, dass SQ, verglichen mit den drei anderen Genotypen, für die N-Aufnahme mehr Energie aufwendet. Dies würde die positive Korrelation zwischen der Respiration in der Rhizosphäre und der ^{15}N-Aufnahme zwischen Blütenentwicklung und Blüte erklären, da die aktive Aufnahme von Ammonium und Nitrat Energie verbraucht und mit der Respiration der Wurzel gekoppelt ist [Bloom et al., 1992]. Aller-

dings muss auch berücksichtigt werden, dass in den hier vorgestellten Experimenten die ^{14}C-Respiration in der Rhizosphäre einen Summenparameter darstellt und neben dem Anteil für die N-Aufnahme und die Nitratreduktion in der Wurzel unter anderem auch die Respiration für Wurzelwachstum und Wurzelerhaltung [Johnson, 1983] sowie die Veratmung von frischen Assimilaten durch Mikroben enthält. Möglicherweise ist dies auch der Grund dafür, dass die beschriebene Korrelation zwar signifikant ist, aber nur einen Korrelationskoeffizienten von 0,536 aufweist. Im Gegensatz hierzu lässt sich die sehr starke Korrelation zwischen ^{15}N-Aufnahme und Sprosszuwachs (siehe Tab. 2.5) durch die Begrenzung der Nitrataufnahme durch die Wachstumsrate erklären [Touraine et al., 1994].

2.1.4 N-Blattprofile

Um mögliche Unterschiede im N-Gehalt aktiver und seneszenter Blätter der vier Genotypen zu finden, wurden alle Blätter von je sechs Pflanzen pro Genotyp analysiert und die mittleren N-Konzentrationen in Abb. 2.9 dargestellt.

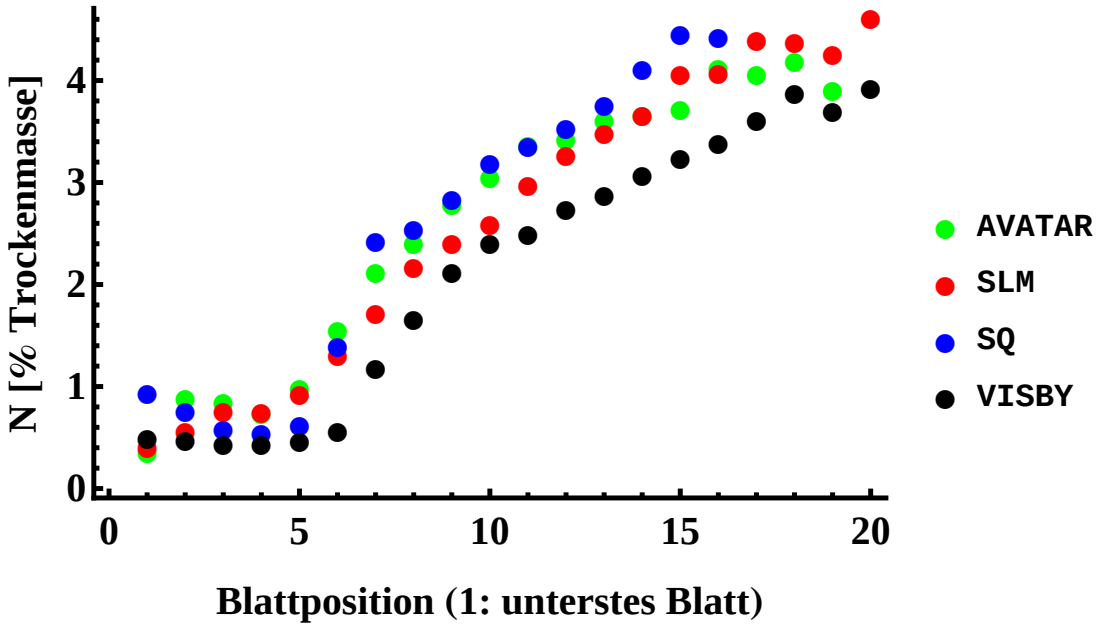

Abbildung 2.9 – N-Konzentration in den Blättern der vier Genotypen: AVATAR, SLM, SQ und VISBY zum Zeitpunkt der Blüte. Die Punkte repräsentieren die mittlere N-Konzentration aller Blätter der jeweiligen Blattposition von 6 Wiederholungen und sind in % Trockenmasse angegeben.

Wie in Abb. 2.9 zu sehen ist, gibt es zwischen den N-Profilen der Blätter der vier Genotypen deutliche Unterschiede. So konnte z.B. mittels paarweisen Vergleich (t-Test) von AVATAR und VISBY bei letzterem eine signifikant niedrigere N-Konzentration in den Blättern nachgewiesen werden, wobei der P-Wert bei $5{,}9*10^{-8}$ lag. Allerdings wurden die seneszenten Blätter der Genotypen hinsichtlich ihres N-Gehaltes annähend gleich entleert.

2.1.5 Biomasse- und Ertragsbildung

Wie aus Tab. 2.6 hervorgeht, veränderte sich das C/N-Verhältnis im Lauf der Pflanzenentwicklung. Die Tabelle zeigt aber auch, dass bei optimaler Bewässerung zu jedem der drei Zeitpunkte die Genotypen AVATAR, SLM und VISBY ein signifikant weiteres C/N-Verhältnis als SQ aufwiesen.

Tabelle 2.6 – C/N-Verhältnis für die Gesamt-Pflanze an drei unterschiedlichen Entwicklungsstadien. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

Entwicklungsstadium	AVATAR	SLM	SQ	VISBY
Schossen	$20{,}6^{b}$	$21{,}0^{b}$	$16{,}2^{a}$	$21{,}3^{b}$
Entwicklung der Blütenanlagen	$29{,}1^{b}$	$29{,}7^{b}$	$25{,}3^{a}$	$30{,}6^{b}$
Fruchtbildung	$45{,}6^{\ b}$	$44{,}6^{\ b}$	$40{,}8^{a}$	$45{,}6^{b}$

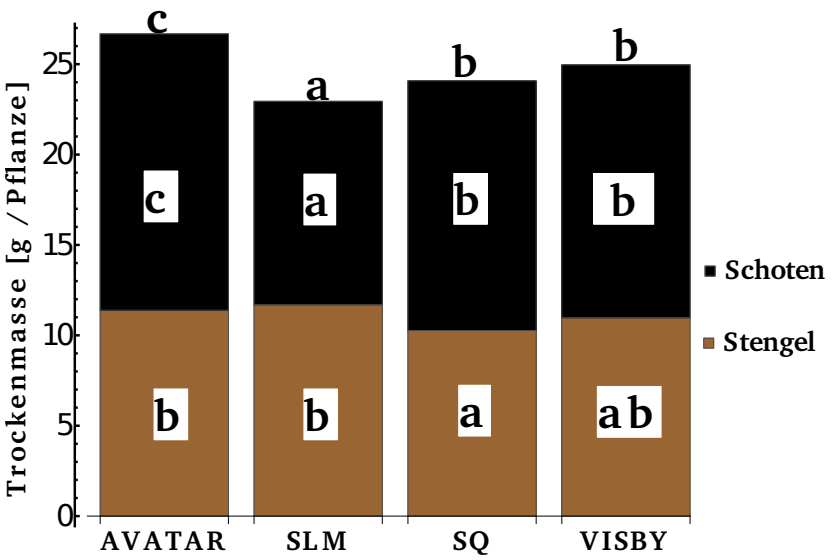

Abbildung 2.10 – Trockenmassen der Schoten und Stängel der Genotypen AVATAR, SLM, SQ und VISBY zum Zeitpunkt der Vollreife. Die Stängel-Trockenmassen beinhalten den Haupttrieb, die Seitentriebe und Blätter, die sich zur Vollreife noch am Stängel befanden. Die Pflanzen wurden über den gesamten Zeitraum ihrer Entwicklung optimal bewässert. Säulen oder Säulenabschnitte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%, n=15).

Berücksichtigt man, dass sich das C/N-Verhältnis der Genotypen AVATAR, SLM und VISBY nicht signifikant voneinander unterschieden, kann die signifikant erhöhte Biomasseproduktion von AVATAR (siehe Abb. 2.10) zur Vollreife durch das erhöhte N-Aneignungsvermögen von AVATAR erklärt werden, denn wie in Abb. 2.8 gezeigt, nahm AVATAR bis zur Mitte der Blüte gegenüber SLM und VISBY eine signifikant

höhere N-Menge aus dem Boden der Versuchsgefäße auf. Diese Annahme würde auch die signifikant niedrigere Biomasse von SQ erklären, da AVATAR und SQ bis zur Mitte der Blüte annähernd die gleiche N-Menge aufgenommen haben, aber SQ ein signifikant engeres C/N-Verhältnis aufweist als AVATAR.
Letztlich wird der Ertrag aber nicht nur von der Höhe der Biomasseproduktion sondern auch von der C-Partitionierung innerhalb der Pflanze bzw. von der Stärke der Sink-Aktivität der generativen Organe bestimmt, wie in den Punkten 2.1.2 und 2.1.3 erläutert wurde.

2.1.5.1 Zwischenfazit

Betrachtet man einen Rapsgenotyp, der mit einem begrenzten N-Vorrat im Boden einen höheren Ertrag als ein andere Sorte oder Linie erbringt, als einen C/N-effizienteren Genotyp, so können basierend auf den hier vorgestellten Untersuchungen der Genotypen AVATAR, SLM, SQ und VISBY vier Faktoren identifiziert werden, die diese C/N-Effizienz bestimmen.

So konnte herausgestellt werden, dass

- das N-Aneignungsvermögen (Fähigkeit zur Ausschöpfung eines begrenzten N-Vorrats im Boden),
- das C/N-Verhältnis der Pflanze,
- die Höhe der Netto-Assimilation,
- und die C-Partitionierung innerhalb der Pflanze

die oben beschriebene C/N-Effizienz maßgeblich beeinflussen.

Im Detail zeigte sich, dass bei optimaler Bewässerung die Größe des Wurzelsystems der untersuchten Genotypen für die N-Aufnahme nicht entscheidend war und deshalb als Selektionsparameter für C/N-effiziente Rapspflanzen wenig geeignet erscheint, weil:

- der Genotyp mit dem größten Wurzelsystem nicht mehr N als die drei anderen Genotypen aufnahm,
- ein verstärktes Wurzelwachstum zu einer Reduktion der Sprossmasse führen kann.

Allerdings weisen die vier Genotypen ein unterschiedliches N-Aneignungsvermögen auf, was mit der Größe des Wurzelsystems nicht korreliert. Dies weist auf eine unterschiedliche Effizienz der Wurzelsysteme hinsichtlich der N-Aufnahme hin. Dieses Merkmal kann relativ einfach in Gefäßversuchen mit unterschiedlichen Substraten ermittelt werden und als Selektionskriterium für C/N-effiziente Rapspflanzen genutzt werden.

Die Untersuchungen haben deutlich gezeigt, dass der Genotyp SQ ein sehr enges C/N-Verhältnis aufweist, was sich ungünstig auf seine Biomasseproduktion auswirkt. Allerdings zeigt dieser Genotyp hinsichtlich der N-Aufnahme ein sehr effizientes Wurzelsystem. Darüber hinaus wies SQ die höchste N-Aufnahme im Zeitraum der Entwicklung der Blütenanlagen bis Mitte Blüte auf. Beide Eigenschaften machen SQ zu

einem interessanten Kreuzungspartner für Rapsgenotypen mit möglichst weitem C/N-Verhältnis.

Im Hinblick auf das C/N-Verhältnis der Pflanzen fiel auf, dass sich dieses zwar im Verlauf der Pflanzenentwicklung veränderte, aber bei allen drei untersuchten Zeitpunkten die gleichen signifikanten Unterschiede zwischen den Genotypen gefunden wurden. Hieraus kann geschlussfolgert werden, dass das C/N-Verhältnis genotypisch und somit züchterisch beeinflussbar ist.

Die Untersuchung der N-Blattprofile zum Zeitpunkt der Blüte zeigte, dass die N-Konzentration in den seneszenten Blättern aller Genotypen auf annähernd das gleiche und sehr niedrige Niveau abgesenkt wurde. Somit dürfte dieses Kriterium nur von geringer Bedeutung für die C/N-Effizienz der vier Genotypen sein.

Allerdings zeigte der Vergleich der N-Konzentrationen in den aktiven Blättern von AVATAR und VISBY, dass bei letzterem die N-Konzentration signifikant niedriger lag. Jedoch konnte zur Blüte zwischen den beiden Genotypen kein signifikanter Unterschied in der Netto-Photosyntheseaktivität pro Einheitsfläche gefunden werden. Unter der Voraussetzung, dass der höhere N-Gehalt in den Blättern von AVATAR zum größten Teil von Substanzen stammt, die mit der Aktivität der Photosynthese in Verbindung stehen, könnte dies eine Hinweis auf eine bessere N-Nutzung hinsichtlich der Netto-Photosynthese durch VISBY sein und als Selektionskriterium für C/N-effiziente Rapsgenotypen dienen.

Der Vergleich der zur Fruchtentwicklung ermittelten ober- und unterirdischen Biomassen der vier Genotypen mit den gemittelten Werten der drei durchgeführten Gaswechselmessungen zeigte, dass mit der Messung der Netto-Photosynthese und der Dunkelatmung zu drei verschiedenen Zeitpunkten der Pflanzenentwicklung die Genotypen mit der größten und geringsten Biomasseproduktion richtig bestimmt werden konnten. Somit kann die Messung der Netto-Photosynthese und der Dunkelatmung zu verschiedenen Zeitpunkten in der Pflanzenentwicklung einen Trend für die Höhe der C-Assimilation geben, die ein wichtiges Kriterium für die Ertragsbildung darstellt.

Allerdings zeigten die Untersuchungen auch, dass die C-Partitionierung in der Pflanze am Ende der Blüte maßgeblich den Kornertrag bestimmt. So konnte die zwischen den Genotypen variierende Menge des ^{14}C (in % der ^{14}C-Nettoassimilation), die 21 Tage nach der Markierung (zum Ende der Blüte) in den Schoten gefunden wurde, zu ca. 80 % die C-Menge im Korn erklären. Dies bedeutet, dass bei der Selektion von C/N-effizienten Genotypen auf einen höchst möglichen Sink der generativen Organe am Ende der Blüte geachtet werden sollte.

2.2 Parameteranalyse - kurzer Trockenstress

Die Zielstellung der folgenden Untersuchungen war es, die vier Genotypen hinsichtlich der N-Aufnahme, des C-Umsatzes in den Blättern und ihrer Fähigkeit zur Stresskom-

pensation bei einem Trockenstress zur Entwicklung der Blütenanlagen zu charakterisieren. Darüber hinaus sollte nach Kriterien für die Selektion trockenstressresistenter oder -kompensierender und C/N-effizienter Rapsgenotypen gesucht werden.

2.2.1 Biomasseproduktion zur Vollreife nach Wiederbewässerung

Die Entwicklung der oberirdischen Biomasse zum Zeitpunkt der Vollreife nach optimaler Bewässerung während des Pflanzenwachstums und nach einer kurzen Trockenstressphase von 7 Tagen während der Entwicklung der Blütenanlage ist in Abb. 2.11 dargestellt. Wie aus Abb. 2.11 ersichtlich ist, konnten AVATAR, SQ und VISBY den Einfluss

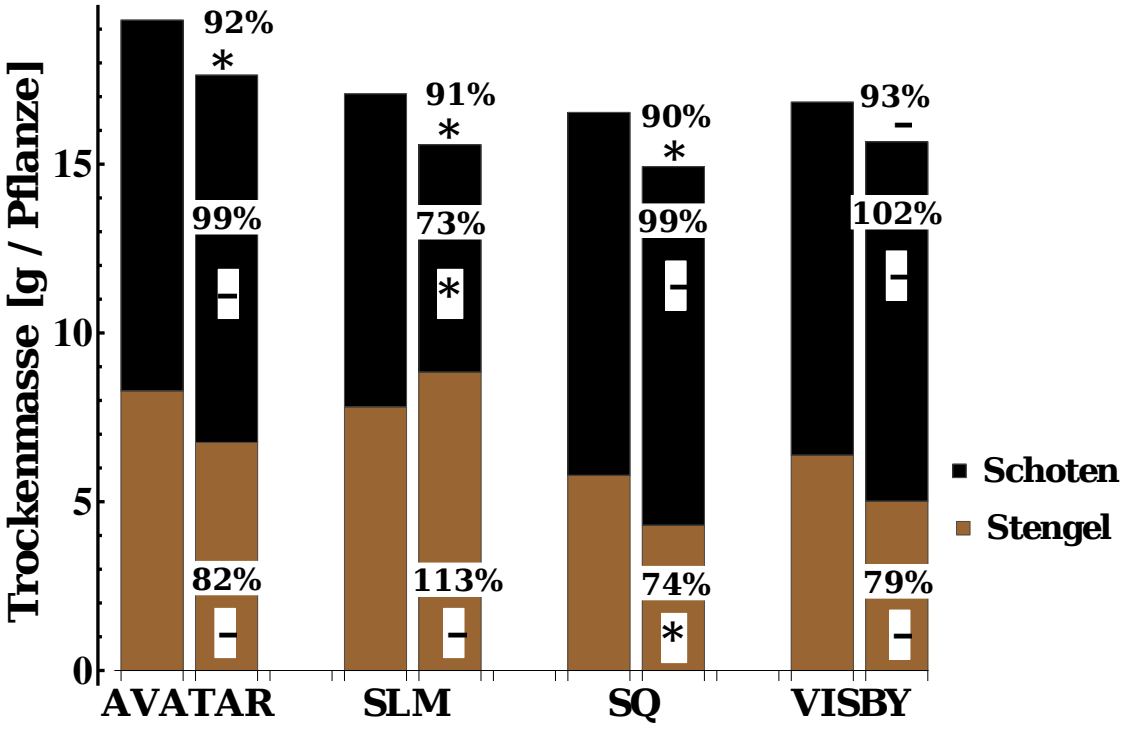

Abbildung 2.11 – Oberirdische Biomasse zum Zeitpunkt der Vollreife nach optimaler Bewässerung während des Pflanzenwachstums (linke Säulen) und nach einer Trockenstressphase von 7 Tagen während der Entwicklung der Blütenanlage (rechte Säulen). Die Trockenmassen der Stängel, Schoten und des gesamten Spross der Kontrollen und gestressten Pflanzen wurden mittels t-Test (α=5%) verglichen. Signifikante Unterschiede wurden mittels: * gekennzeichnet. Die Werte über den Säulen geben den relativen Anteil der Trockenmasse des gesamten Spross der gestressten Pflanzen im Vergleich zu der entsprechenden Gesamt-Trockenmassen der Kontrollen (100 %) an. Die Werte innerhalb der Säulen geben den relativen Anteil der Trockenmasse der jeweiligen Kompartimente (Stängel bzw. Schoten) der gestressten Pflanzen im Vergleich zu der entsprechenden Trockenmassen der Kompartimente der Kontrollen (100 %) an.

der Trockenstressphase während der Entwicklung der Blütenanlage im Hinblick auf die Schotenmasse vollständig kompensieren. Lediglich SLM war nicht in der Lage, die Wir-

kung des Trockenstress bis zur Vollreife zu kompensieren, was zu einer signifikanten Verringerung der Schotenmasse um 27% führte.
Dieses Resultat wird auch durch die zwei-faktorielle Varianzanalyse (siehe Tab. 2.7) bestätigt. Sie zeigt, dass die Sorte einen deutlich höheren Einfluß auf die bis zur Vollreife akkumulierte oberirdische Biomasse hat (P-Werte von $5.2*10^{-6}$ bis $6.7*10^{-8}$), als eine kurze Trockenstressphase während der Entwicklung der Blütenanlage (P-Werte von 0.04 bis 0.00015).

Tabelle 2.7 – P-Werte der zwei-faktoriellen Varianzanalysen über die Auswirkung einer kurzen Trockenstressphase während der Entwicklung der Blütenanlage auf die oberirdische Biomassebildung und Ergebnisse der Mittelwertsvergleiche.

	Zwei-faktorielle ANOVA		PostTests (Newman-Keuls, $\alpha = 5\%$)					
Merkmal	Faktor	P-Wert	AVATAR	SLM	SQ	VISBY	Kontrolle	Trockenstress
Spross	Genotyp	$5.2*10^{-6}$	b	a	a	a		
(gesamt)	Behandlung	0.00015					a	b
Schoten	Genotyp	$6.5*10^{-6}$	b	a	b	b		
	Behandlung	0.04390					a	b
Stängel	Genotyp	$6.7*10^{-8}$	b	b	a	a		
	Behandlung	0.04252					a	b

2.2.2 N-Aufnahme bei Trockenstress zur Entwicklung der Blütenanlagen

Ergänzend zur N-Aufnahme bei optimaler Wasserversorgung wurde die N-Aufnahme bei Trockenstress in einem separaten Versuchsansatz analysiert. Hierzu wurde dem Boden wiederum ^{15}N-markiertes NH_4NO_3 zwei Tage vor der ^{14}C-Markierung der Pflanzen zugesetzt. Durch ein restriktives Wasserregime konnte erreicht werden, dass die ^{14}C-Markierung bei günstiger Wasserversorgung der Pflanzen erfolgte und zwei Tage nach der ^{14}C-Markierung der erwünschte Trockenstress (welke Blätter) eintrat. Bis zur Ernte der Pflanzen, 9 Tage nach der ^{14}C-Markierung bzw. einer Trockenstressphase von 7 Tagen, wurden die Pflanzen nicht mehr gegossen.
Die ^{15}N-Analyse des Bodens zeigte, dass die Aufnahme des markierten N in der Trockenstressvariante deutlich reduziert war. Die zwei-faktorielle Varianzanalyse (siehe Tab. 2.8) zeigt deutlich, dass der Trockenstress einen signifikanten Einfluß auf die ^{15}N-Aufnahme hat (P-Wert=1,8*10^{-7}), während ein Einfluß der Sorte 11 Tage nach ^{15}N-Applikation im Mittel nicht nachgewiesen werden konnte.

Tabelle 2.8 – P-Werte der zwei-faktoriellen Varianzanalyse über die ^{15}N-Aufnahme während einer Trockenstressphase von 7 Tagen zum Zeitpunkt der Entwicklung der Blütenanlage.

	Zwei-faktorielle ANOVA	
Merkmal	Faktor	P-Wert
^{15}N-Aufnahme	Genotyp	0,1221
	Behandlung	1,8*10^{-7}

Allerdings zeigt der multiple Mittelwertsvergleich nach Newman-Keuls, dass die gestressten Pflanzen des Genotyp VISBY signifikant mehr ^{15}N aufgenommen haben, als die Pflanzen der Stressvariante des Genotyp SLM (siehe Tab. 2.9).

Tabelle 2.9 – ^{15}N-Aufnahme in Prozent der applizierten N-Menge, 11 Tage nach der Zugabe einer $^{15}NH_4{}^{15}NO_3$-Lösung zum Boden und einer Trockenstressphase von 7 Tagen. *:weist auf einen signifikanten Unterschied zwischen Kontrolle und Trockenstressvariante im t-Test (α=5%) hin, Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

Genotyp	Kontrolle	Trockenstress	t-Test
AVATAR	82,5^a	73,9^{ab}	*
SLM	81,8^a	71,6^a	*
SQ	83,5^a	73,8^{ab}	*
VISBY	81,2^a	77,8^b	-

Darüber hinaus zeigte ein t-Test-basierter Vergleich der Kontrollen mit den entsprechenden Stressvarianten, dass nur bei VISBY kein signifikanter Unterschied in der ^{15}N-Aufnahme zwischen der Kontrolle und Behandlung nachzuweisen war.

2.2.2.1 $^{14}C/^{15}N$-Blattprofile

Ein großer Teil des C- und N-Umsatzes (Nitratreduktion, Synthese von Aminosäuren) findet in den grünen Blättern der Pflanzen statt. Daher wurden die Blätter der vier Genotypen am Ende der Trockenstressphase im Hinblick auf ihren ^{14}C- und ^{15}N-Gehalt untersucht. In Abb. 2.12 sind die Profile der ^{14}C-Aktivität in den Blättern der gestressten und ungestressten Pflanzen gegenüber gestellt. Darüber hinaus enthält die Abbildung die Werte der mittleren Gesamtaktivitäten des ^{14}C der Blätter von jeder Variante. Aus Voruntersuchungen ist uns bekannt, dass nach der Assimilation des ^{14}C in den Blättern ein Teil dieses ^{14}C veratmet und ein anderer Teil des ^{14}C aufgrund von Source-Sink-Beziehungen von adulten Blättern (Source) in junge Blätter (Sink) und andere Organe verlagert wird. Die Lage der Profile in Abb. 2.12 weist daraufhin, dass die Umlagerung des ^{14}C in den Blättern des Genotyp SLM durch den 7tägigen Trockenstress am stärksten behindert wurde, da das ^{14}C-Profil der Trockenstressvariante gegenüber dem der Kontrollen zeitlich verzögert ist. Darüber hinaus zeigt sich bei beiden ^{14}C Profilen des Genotypes SLM eine wesentlich stärkere Konzentration des assimilierten ^{14}C auf die mittelalten Blätter (Peak), was zum einen auf eine geringere assimilatorische Aktivität der älteren Blätter von SLM als auch auf eine geringere Sink-Aktivität der jungen Blätter hinweist. Letzteres wird auch durch das Autoradiogramm in Abb. 2.14 gestützt, denn das Fehlen von hoch radioaktiven Hotspots in den jungen (kleineren) Blättern von SLM, weist auf eine geringere Sink-Aktivität dieser Blätter hin. Des Weiteren weist die geringe Differenz der Gesamt-^{14}C-Aktivitäten von Kontrolle und Stressvariante des Genotyp SLM (siehe Abb. 2.12) auf einen verringerten Umsatz (Atmung oder Export in andere Organe) des ^{14}C hin. Die höchste und signifikante Differenz wurde bei VISBY beobachtet, was auf eine höhere physiologische Aktivität dieses Genotyp unter den Bedingungen des induzierten Trockenstress hinweist.

In Abb. 2.13 sind die ^{15}N-Profile der Blätter der gestressten Pflanzen gegenübergestellt. Die Abbildung zeigt, dass sich beim Genotyp SLM der markierte Stickstoff (ähnlich wie der markierte Kohlenstoff) auf die mittelalten Blätter konzentriert. Darüber hinaus weisen die jungen Blätter dieses Genotypes im Vergleich zu den jungen Blättern der anderen Genotypen die niedrigsten ^{15}N-Mengen auf, was ebenfalls auf eine niedrigere physiologische Aktivität der jungen Blätter oder deren Sink-Aktivität beim Genotyp SLM hindeutet.

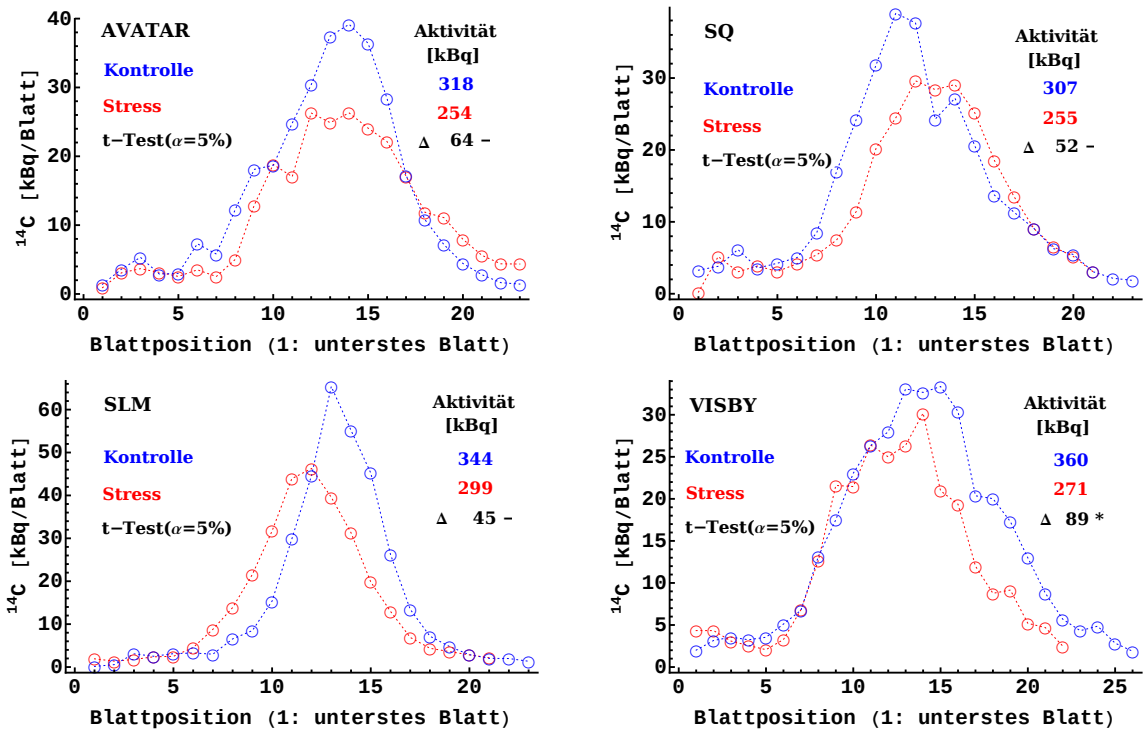

Abbildung 2.12 – ^{14}C-Profile der gemittelten Radioaktivität in den Blättern von je drei Pflanzen der vier Genotypen AVATAR, SLM, SQ und VISBY, 9 Tage nach einer ^{14}C-Impulsmarkierung. Die Kontrollen wuchsen kontinuierlich bei optimaler Wasserversorgung, während die Stressvarianten im Zeitraum zwischen ^{14}C-Markierung und Ernte einer Trockenstressphase von 7 Tagen ausgesetzt waren. *: zeigt einen signifikanten Unterschied zwischen der Gesamt-^{14}C-Aktivität der Blätter der Kontrollen und gestressten Pflanzen im t-Test (α=5%) an.

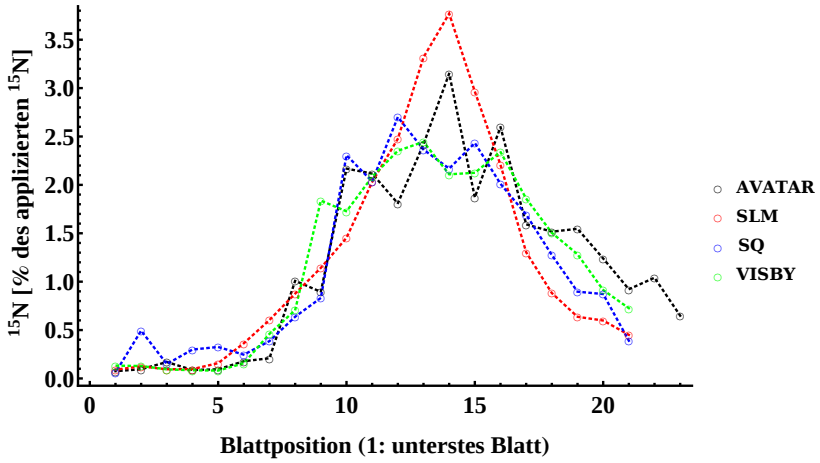

Abbildung 2.13 – ^{15}N-Profile der gemittelten ^{15}N-Mengen in den Blättern von je drei gestressten Pflanzen der vier Genotypen AVATAR, SLM, SQ und VISBY, 11 Tage nach der Zugabe von $^{15}NH_4{}^{15}NO_3$-Lösung zum Boden. Die Pflanzen wurden im Zeitraum zwischen ^{15}N-Markierung und Ernte einer Trockenstressphase von 7 Tagen ausgesetzt.

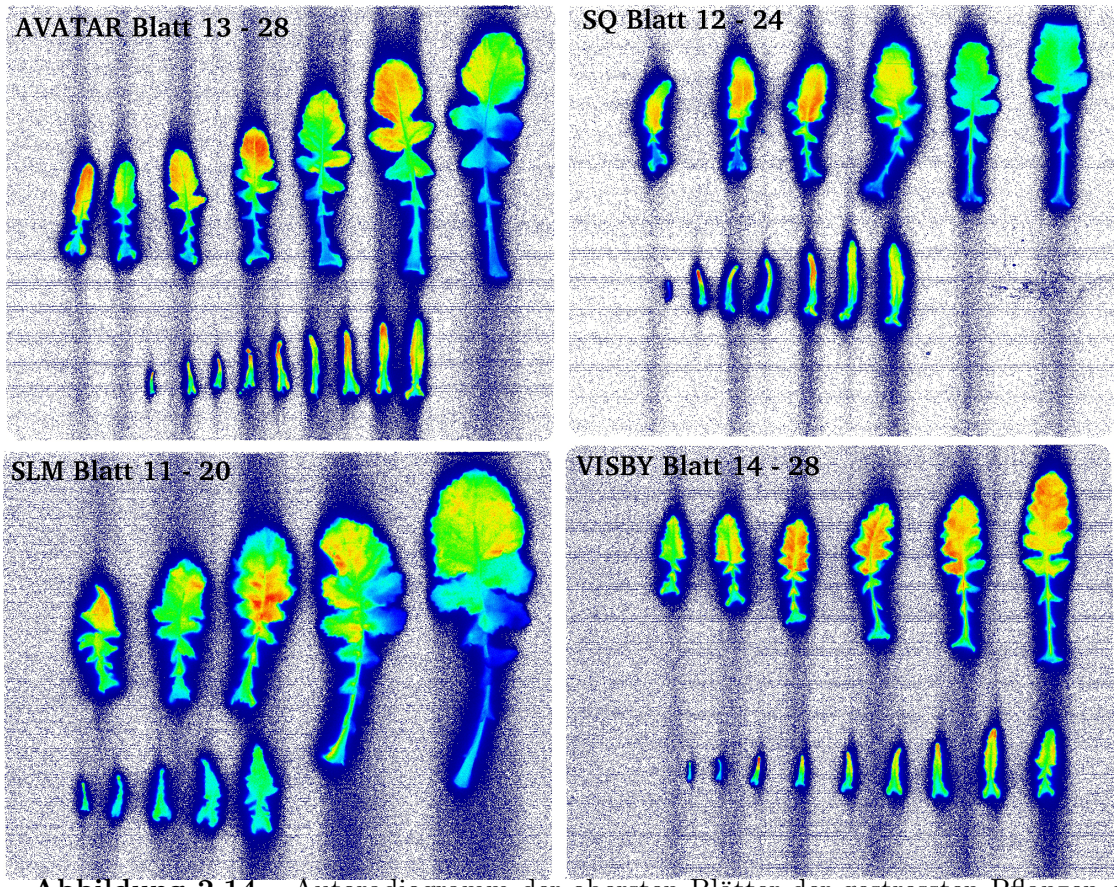

Abbildung 2.14 – Autoradiogramm der obersten Blätter der gestressten Pflanzen der vier Genotypen AVATAR, SLM, SQ und VISBY 9 Tage nach einer ^{14}C-Impulsmarkierung bzw. 7 Tage nach den ersten Trockenstress-Symptomen. Rot repräsentiert eine hohe ^{14}C-Aktivität, während blau eine niedrige ^{14}C-Aktivität widerspiegelt. Die Zählreihenfolge beginnt rechts mit dem größtem und ältesten Blatt des oberen Stängelabschnittes.

2.2.3 Osmotische Anpassung

Die osmotische Anpassung ist ein fundamentaler Mechanismus höherer Pflanzen zur Adaption an Trockenstressbedingungen. Hierbei werden meist Zucker, Alkohole und Aminosäuren in Zellen akkumuliert. Den osmolytischen Substanzen kommen hierbei verschiedene Aufgaben zu, wie der Schutz von Zellmembranen, die Stabilisierung von Enzymen, die Aufrechterhaltung des Turgors [Sanders and Arndt, 2012].
Um die Fähigkeit zur Akkumulation osmolytisch aktiver Substanzen der vier Genotypen zu untersuchen, wurden Blätter und Blütenknospen mittels eines Dampfdruckosmometers analysiert. Für die Analyse wurden einzelne Blätter jeden Alters und Mischproben (alle Blütenknospen einer Pflanze) herangezogen. Wie aus Abb. 2.15 ersichtlich ist, wurde in den Blättern der Kontrollen eine niedrigere Konzentration osmolytisch aktiver Substanzen als bei den gestressten Pflanzen gefunden.

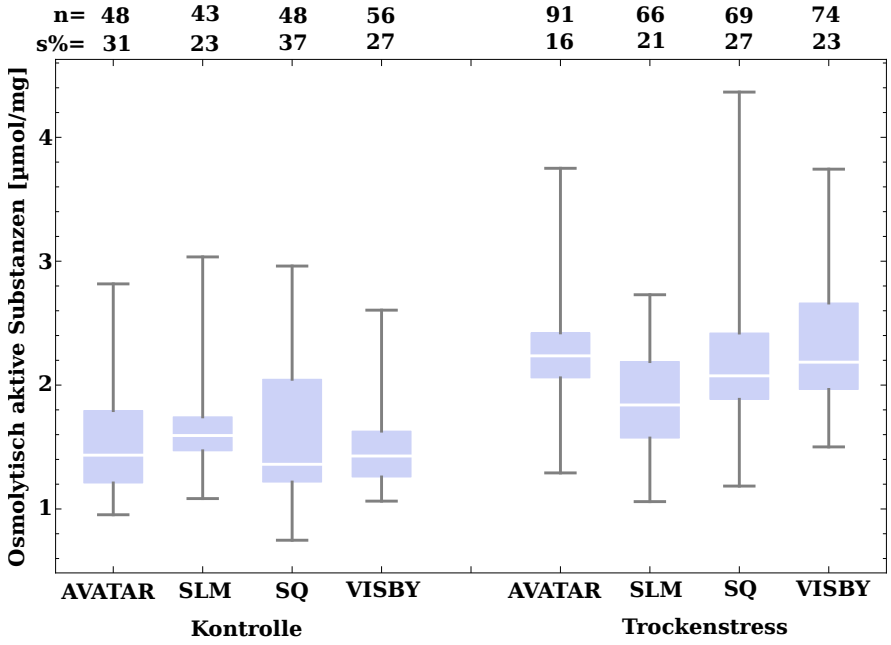

Abbildung 2.15 – Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen [μmol/mg Trockenmasse] in den Blättern der Kontrollen und gestressten Pflanzen nach einer 7tägigen Trockenstressphase. s%: Variationskoeffizient.

Wie aus Abb. 2.15 ebenfalls ersichtlich ist, weist die Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen der Blätter innerhalb der Genotypen eine asymmetrisch (rechts schiefe) Verteilung auf. Da die Daten mittels logarithmischer Transformation nicht normalisiert werden konnten, musste auf eine parametrische Varianzanalyse mit multiplen Mittelwertsvergleichen verzichtet werden. Aufgrund der ungleichen Wiederholungszahlen war es auch nicht möglich den nicht-parametrischen multiplen Mittelwertsvergleich nach Nemenyi durchzuführen. Um aber dennoch einen statistischen Vergleich der Datensätze durchführen zu können, wurde der Mann-Whitney-U-Test paarweise durchgeführt. Wie aus Abb. 2.15 und Tab. 2.10 ersichtlich, war die Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen des Genotyp SLM gegenüber der des Genotyp VISBY in

der Variante ohne Trockenstress (Kontrolle) signifikant erhöht. In den Trockenstressvarianten zeigte sich jedoch ein gegensätzlicher Trend, denn hier war die Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen beim Genotyp SLM signifikant geringer als bei AVATAR, SQ und VISBY (siehe Abb. 2.15 und Tab. 2.10).

Tabelle 2.10 – Paarweise Vergleiche der Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen in den Blättern der Genotypen: AVATAR, SLM, SQ und VISBY mittels Mann-Whitney-U-Test (α=5%), die in Abb. 2.15 dargestellt sind. *: signifikanter Unterschied.

	Kontrolle		
	SLM	SQ	VISBY
AVATAR	-	-	-
SLM		-	*
SQ			-
	Trockenstress		
	SLM	SQ	VISBY
AVATAR	*	-	-
SLM		*	*
SQ			-

Da die Daten der Blütenknospen nicht auf eine Abweichung von der Normalverteilung hinwiesen und Varianzhomogenität zwischen den Datensätzen der Genotypen bestand, wurde eine ANOVA mit anschließendem Newman-Keuls Test durchgeführt. Die Untersuchung der Blüten der gestressten Pflanzen zeigte ebenfalls ein niedrigeres Niveau der osmolytisch aktiven Substanzen beim Genotyp SLM, welches sich von den anderen drei Genotypen signifikant unterschied.

Die hier vorgestellten Daten weisen daraufhin, dass die Genotypen AVATAR, SQ und VISBY ein besseres osmotisches Anpassungsvermögen besitzen als SLM. Dies könnte erklären, warum SLM als einziger Genotyp den 7tägigen Trockenstress zum Zeitpunkt der Entwicklung der Blütenanlagen im Hinblick auf Schotenmasse nicht kompensieren konnte. Des Weiteren zeigte sich, dass VISBY die höchste Konzentration osmolytisch aktiver Substanzen in den Blütenknospen aufwies, die sich sowohl von der von SLM als auch der von SQ signifikant unterschied. Möglicherweise ist die erhöhte

Tabelle 2.11 – Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen in den Blütenknospen von gestressten und nicht gestressten Pflanzen nach 7tägigem Trockenstress. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant im Newman-Keuls Test (α=5%).

	Osmolytisch aktive Substanzen μmol/mg Trockenmasse			
	AVATAR	SLM	SQ	VISBY
Kontrolle	$2{,}2^{a}$	$1{,}8^{a}$	$1{,}9^{a}$	$2{,}2^{a}$
Trockenstress	$2{,}5^{bc}$	$2{,}1^{a}$	$2{,}4^{b}$	$2{,}7^{c}$

Konzentration osmolytisch aktiver Substanzen in den Blütenknospen bei VISBY auch der Grund dafür, dass bei diesem Genotyp keine Reduktion der Schotenmasse beobachtet wurde.

2.2.4 Speicher-Stärke

Es ist bekannt, dass Raps transistorische Stärke in Blättern bildet. Im Gegensatz dazu ist über die Bildung von Speicher-Stärke wenig bekannt. Da aus hochmolekularen Kohlenhydratspeichern, wie Stärke oder Fruktanen, osmolytisch aktive Substanzen produziert werden können [Sanders and Arndt, 2012], wurden Stängel und Pfahlwurzeln der vier Rapsgenotypen im Hinblick auf die Einlagerung von Stärke untersucht.
Wie aus den Abbildungen 2.17 und 2.16 ersichtlich ist, konnte in den mit optimaler Bewässerung durchgeführten Gefäßexperimenten die Einlagerung von Stärke in den Stängeln (Haupttrieb) und Pfahlwurzeln bei allen vier Genotypen nachgewiesen werden. Hierbei zeigte sich, dass die Menge der Stärke in beiden Organen vom Schossen bis zum Beginn der Blüte anstieg und sich bis zur Mitte der Blüte deutlich verringerte. Es ist denkbar, das die Kohlenhydrate für die beginnende Schotenbildung und/oder für physiologische Leistungen der Wurzel verwendet wurden, da die Netto-Photosynthese der Blätter vom Zeitpunkt der Entwicklung der Blütenanlagen bis zur Blüte deutlich sank (siehe Tab. 2.1).

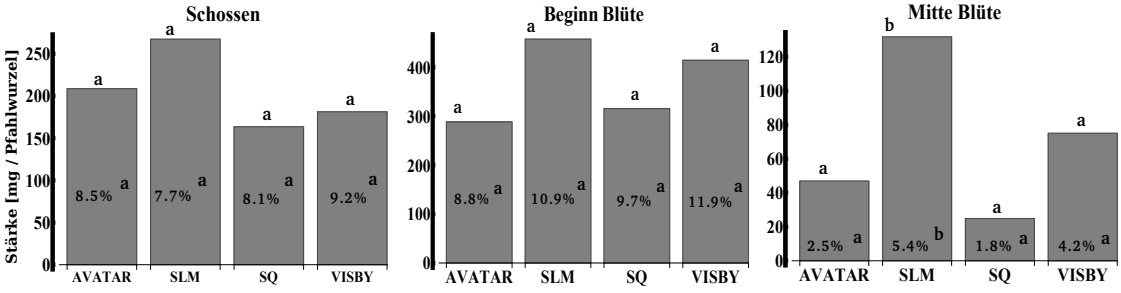

Abbildung 2.16 – Stärkegehalt in der Pfahlwurzel (in mg) zum Schossen, zu Beginn der Blüte und zur Mitte der Blüte bei den vier Genotypen AVATAR, SLM, SQ und VISBY. Dabei ist der prozentuale Anteil der Stärke an der Trockenmasse der Pfahlwurzel in den abbgebildeten Säulen wiedergegeben. Werte oder Säulen mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander im Newman-Keuls Test (α=5%, n=6).

Eine Ausnahme bildete jedoch SLM, dessen Stärkemenge im Stängel bis zur Mitte der Blüte weiterhin angestiegen ist (siehe Abb. 2.17). Des Weiteren zeigte sich, dass zur Blüte auch die Stärkemenge in der Pfahlwurzel dieses Genotypes signifikant höher war als bei den anderen drei Genotypen (siehe Abb. 2.16).
Die Abb. 2.18 zeigt, dass Trockenstress zu einer deutlichen Verringerung des Stärkegehaltes in den Stängeln der Genotypen AVATAR, SQ und VISBY führte. Im Gegensatz zu diesen drei Genotypen wies SLM nach 7tägigen Trockenstress die signifikant höchste Stärkemenge im Stängel auf und der Vergleich der gestressten Pflanzen mit den Kontrollen zeigt, dass SLM offensichtlich die geringste Stärkemenge remobilisiert hat, da

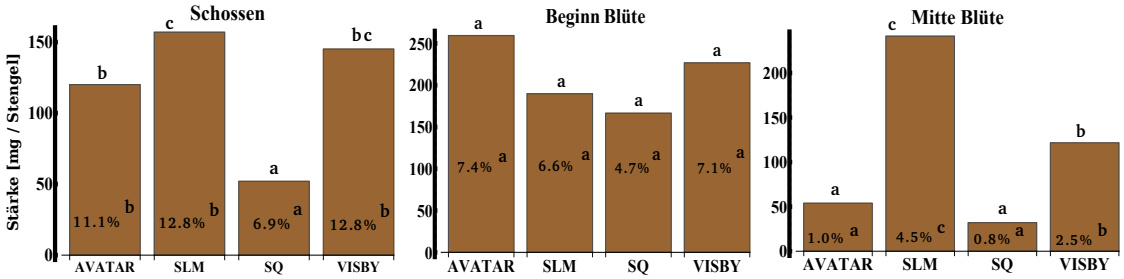

Abbildung 2.17 – Stärkegehalt der Stängel (in mg) zum Schossen, zu Beginn der Blüte und zur Mitte der Blüte bei den vier Genotypen AVATAR, SLM, SQ und VISBY. Dabei ist der prozentuale Anteil der Stärke an der Trockenmasse des Stängels in den abbgebildeten Säulen wiedergegeben. Werte oder Säulen mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander im Newman-Keuls Test (α=5%, n=6).

für diesen Genotyp kein signifikantes Absinken der Stärkemenge im Stängel nachgewiesen werden konnte. Wenn wir annehmen, dass ein Teil der remobilisierten Stärke zur Produktion osmolytisch aktiver Substanzen verwendet wird, würde dies auch erklären warum in den Blättern und Blütenknospen der gestressten Pflanzen des Genotypes SLM die niedrigste Konzentration an osmolytisch aktiven Substanzen gefunden wurde (siehe Abb. 2.15 und Tab. 2.11). Des Weiteren könnte ein Teil der Stärke des Spross auch zur Aufrechterhaltung physiologischer Leistung während des Trockenstress verwendet worden sein. Die Daten in Abb. 2.18 würden auch dies erklären, denn wie in Abb. 2.12 dargestellt, zeigten die Blätter der gestressten Pflanzen des Genotypes SLM den geringsten C-Umsatz.

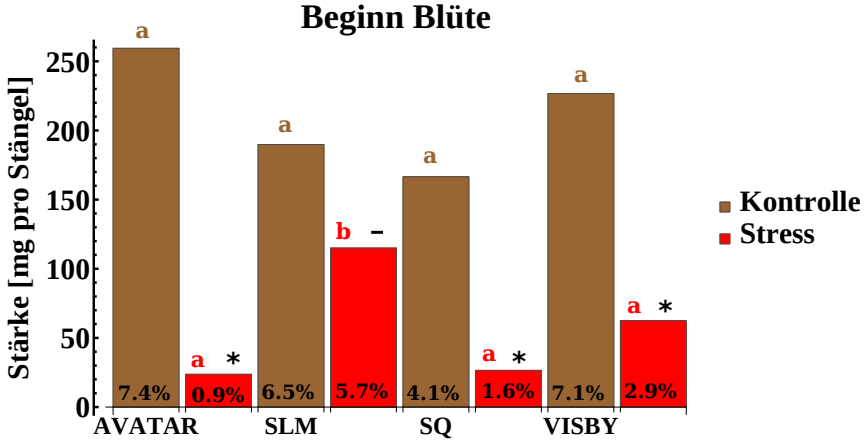

Abbildung 2.18 – Stärkegehalt (in mg) im Stängel der Trockenstress- und Kontrollvarianten zu Beginn der Blüte. Säulen oder Werte mit gleichen Buchstaben und Farben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Newman-Keuls Test, α=5%; *= signifikanter Unterschied im direkten Vergleich zwischen Kontroll- und Stressvariante mittels t-Test, α=5%; Kontrolle: n=3, Stress: n=6).

Ein ganz anderes Bild zeigt die Höhe und der Umsatz der Stärke in der Pflahlwurzel. Aus Abb. 2.19 geht hervor, dass in den gestressten Pflanzen des Genotypes VISBY die geringste Stärkemenge umgesetzt wurde, während die Genotypen SLM und SQ einen wesentlich größeren Umsatz (Differenz zwischen Kontrolle und gestresster Variante) zeigten. Berücksichtigt man, dass die Wurzelsysteme dieser Genotypen im untersuchten Zeitraum eine deutlich höhere C-Sink-Aktivität als VISBY aufwiesen (siehe Abb. 2.5), so können die unterschiedlichen Sink-Aktivitäten der Wurzelsysteme die in Abb. 2.19 dargestellten Stärkeumsätze sehr gut erklären.

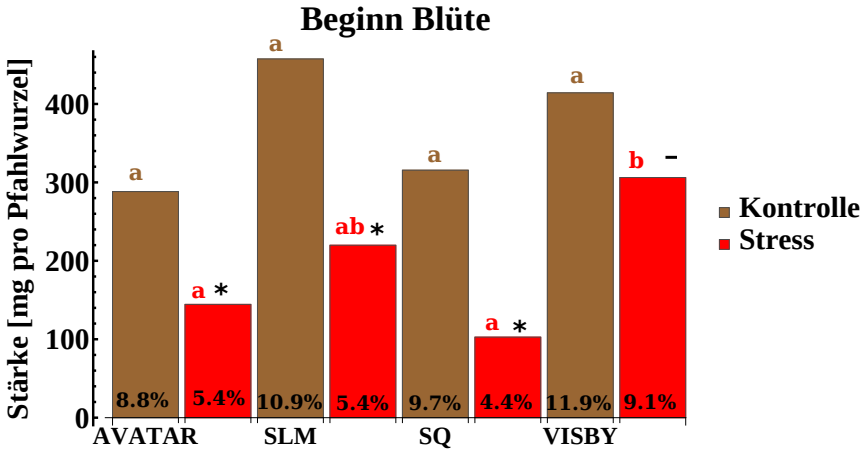

Abbildung 2.19 – Stärkegehalt (in mg) in der Pfahlwurzel der Trockenstress- und Kontrollvarianten zu Beginn der Blüte. Säulen oder Werte mit gleichen Buchstaben und Farben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Newman-Keuls Test, α=5%; *= signifikanter Unterschied im direkten Vergleich zwischen Kontroll- und Stressvariante mittels t-Test, α=5%; Kontrolle: n=3, Stress: n=6).

Ergänzend zu den Stärkeanalysen der Gefäßexperimente wurden auch Stärkeanalysen an Sprossproben von Pfanzen der Genotypen AVATAR, SLM, SQ und VISBY, die im Feld am Standort Hohenlieth der NPZ-Lembke gewachsen sind, durchgeführt. Die Analysen der vier Genotypen zeigten, dass während des Schossens bis zur Reife keine deutlich nachweisbare Menge an Stärke im Stängel gemessen werden konnte. Da die Höhe der Akkumulation von Speicher-Stärke in vegetativen Pflanzenteilen von verschiedenen Faktoren (wie z.B. Nährstoffversorgung und Temperatur) beeinflusst wird und über die Bildung von Speicher-Stärke bei Raps nur wenig bekannt ist, konnten wir uns die gegensätzlichen Ergebnisse der Speicher-Stärkeanalysen nicht erklären.
Erst ein direkter Vergleich des Probenmaterials beider Standorte brachte die Vermutung, dass die Ursache für die unterschiedlichen Ergebnisse in der unterschiedlichen Probenverarbeitung an beiden Standorten liegen könnte.
So wurden in Müncheberg die Stängel unmittelbar nach der Ernte bei -70 °C eingefroren und die Proben anschließend gefriergetrocknet, um ein breites Spektrum an Untersuchungen an den Proben durchführen zu können, während in Holtsee die Sprosse unmittelbar nach der Ernte bei 104 °C getrocknet wurden, um einen Umsatz der Stärke bis zum Zeitpunkt der Analyse in Müncheberg zu unterbinden.

Um unserer Vermutung nachzugehen, haben wir 2015 einzelne Pflanzen des Genotypes VISBY aus einem N-Düngungsversuch der Forschungsstation des ZALF am Standort Müncheberg kurz vor der Blüte entnommen und nachfolgend die Probenverarbeitung dieser Pflanzensprosse in der gleichen Weise (einfrieren bei -70 °C unmittelbar nach der Probennahme und anschließende Gefriertrocknung), wie für die Analyse der Proben der Klimakammerexperimente, durchgeführt. Für die Untersuchung der Speicher-Stärke wurden sowohl Stängel einer 150 kg N/ha - Variante als auch Stängel der 0-Stickstoffvariante (ohne N-Düngung) herangezogen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sind in Tab. 2.12 dargestellt.

Tabelle 2.12 – Stärkekonzentration und Gesamt-Stärkemenge in den Stängeln von VISBY kurz vor der Blüte einer Variante ohne Stickstoffdüngung (0 kg N/ha) und einer Variante mit N-Düngung (150 kg N/ha). *: zeigt einen signifikanten Unterschied zwischen den Varianten im t-Test (α=5%, n=12)

	0 kg N / ha	150 kg N / ha	t-Test (α=5%)
Stärkekonzentration (in % der Trockenmasse)	1,06	0,75	*
Stärkemenge in mg pro Stängel	68	62	-

Die Untersuchungen zeigten deutlich, dass auch in den Stängeln von VISBY, die im Feld gewachsen sind, Stärke nachgewiesen werden konnte, wenn die Sprosse unmittelbar nach der Entnahme aus dem Feld bei -70 °C eingefroren und vor der Vermahlung der Proben gefriergetrocknet wurden. Tab. 2.12 zeigt auch, dass die N-Düngung einen signifikanten Einfluß auf die Stärkekonzentration im Stängel hat. Darüber hinaus zeigte die Untersuchung aber auch, dass die N-Düngung die absolute Stärkemenge im Stängel nicht beeinflusste. Allerdings kann festgestellt werden, dass der Stärkegehalt wesentlich niedriger lag, als erwartet (siehe Abb. 2.18). Dies kann mehrere Gründe haben. Die Tatsache, dass die Rapspflanzen im Feld zur Probenahme einem Trockenstress unterlagen, der zu einem sichtbaren Turgorverlust im oberen Stängelabschnitt führte, könnte ein wesentlicher Grund dafür sein, da wie im Klimakammerexperiment (siehe Abb. 2.18) deutlich gezeigt wurde, Trockenstress zu einer deutlichen Reduktion der Stärke im Stängel führen kann.

2.2.4.1 Zwischenfazit

Obwohl Stärke mittels eines kommerziell erhältlichen Testkit in einem Photometer relativ einfach bestimmt werden kann, erscheint die Nutzung dieser Methode als Schnelltest für die Selektion trockenstresskompensierender Pflanzen fragwürdig, da:

- das Einfrieren der Proben bei -70 °C und eine anschließende Gefriertrocknung relativ aufwendig erscheint und,
- wie gezeigt wurde, die Höhe des Umsatzes der Stärke im Stängel betrachtet wer-

den muss. Dieser kann jedoch nur bei einem direkten Vergleich einer gestressten und ungestressten Pflanze ermittelt werden, da die Stärke im Stängel eine hohe Dynamik aufweist.

Allerdings weisen die hier vorgestellten Untersuchungen darauf hin, dass die Fähigkeit zur Anreicherung osmolytisch aktiver Substanzen in den Blättern und Blütenknospen einen maßgeblichen Einfluss auf das Stress-Kompensationsvermögen von Rapspflanzen ausübt. Da der Vegleich der Konzentrationen der osmolytisch aktiven Substanzen in den Blättern und Blütenknospen zum gleichen Ergebnis führte, erscheint die Messung der osmolytisch aktiven Substanzen in den Blütenknospen von gestressten Pflanzen als Selektionskriterium für die Suche trockenstressresistenter oder -kompensierender Pflanzen geeignet zu sein, zudem auch die statistische Analyse der Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen in den Blütenknospen wesentlich unproblematischer ist.

Darüber hinaus zeigte der Vergleich zwischen ungestressten und gestressten Pflanzen, dass VISBY bei Trockenstress hinsichtlich des C-Umsatzes die aktivsten Blätter aufwies und die höchste Stickstoffmenge aufnahm. Möglicherweise ist dies auch eine Erklärung dafür warum VISBY besonders für leichte Böden geeignet ist und könnte als Selektionskriterium für C/N-effiziente und trockenstresskompensierende Pflanzen verwendet werden.

2.3 Parameteranalyse - langer Trockenstress

2.3.1 Biomasseproduktion zur Vollreife

Die Zielstellung dieses Experimentes war, die Rolle der Translokation von N aus vegetativen Organen in generative Organe nach einer Trockenstressphase zur Blüte auf die N-Partitionierung und Ertragsbildung der vier Genotypen zu bewerten.
Hierfür wurden die vier Genotypen zum Blühbeginn mit einer $^{15}N\mathrm{H}_4{}^{15}N\mathrm{O}_3$-Lösung gedüngt. Unmittelbar nach der Düngung wurde bei der Hälfte der Pflanzen ein starker Trockenstress für einen Zeitraum von annähernd 17 Tagen induziert. Um ein Absterben der Pflanzen zu vermeiden, wurden am 7. und 14. Tag lediglich 50 ml Wasser pro Pflanze verabreicht. Im Anschluss an die Trockenphase wurden die gestressten Pflanzen wieder bewässert und zusammen mit den Kontrollpflanzen zur Reife gebracht.
Die Auswirkung der Trockenstressphase während der Blüte auf die Entwicklung der oberirdischen Biomasse bis zur Vollreife ist in Abb. 2.20 dargestellt. Wie aus dieser Abbildung ersichtlich ist, führte der Trockenstress während der Blüte zu einer erheblichen Reduktion der Schoten- und gesamten Sprossmasse. Keine der vier Genotypen war in der Lage, die Wirkung des Trockenstress zu kompensieren. Darüber hinaus zeigte sich, dass SLM, ähnlich wie beim Trockenstress während der Entwicklung der Blütenanlagen auch in diesem Experiment die stärkste Reduktion der Schotenmasse aufwies.

Beim Vergleich der ungestressten Pflanzen mittels ein-faktorieller Varianzanalyse und anschließendem Newman-Keuls Test ($\alpha = 5\%$) zeigte sich, dass der Genotyp SLM hinsichtlich der Schotenmasse nur dem Genotyp AVATAR signifikant unterlegen war,

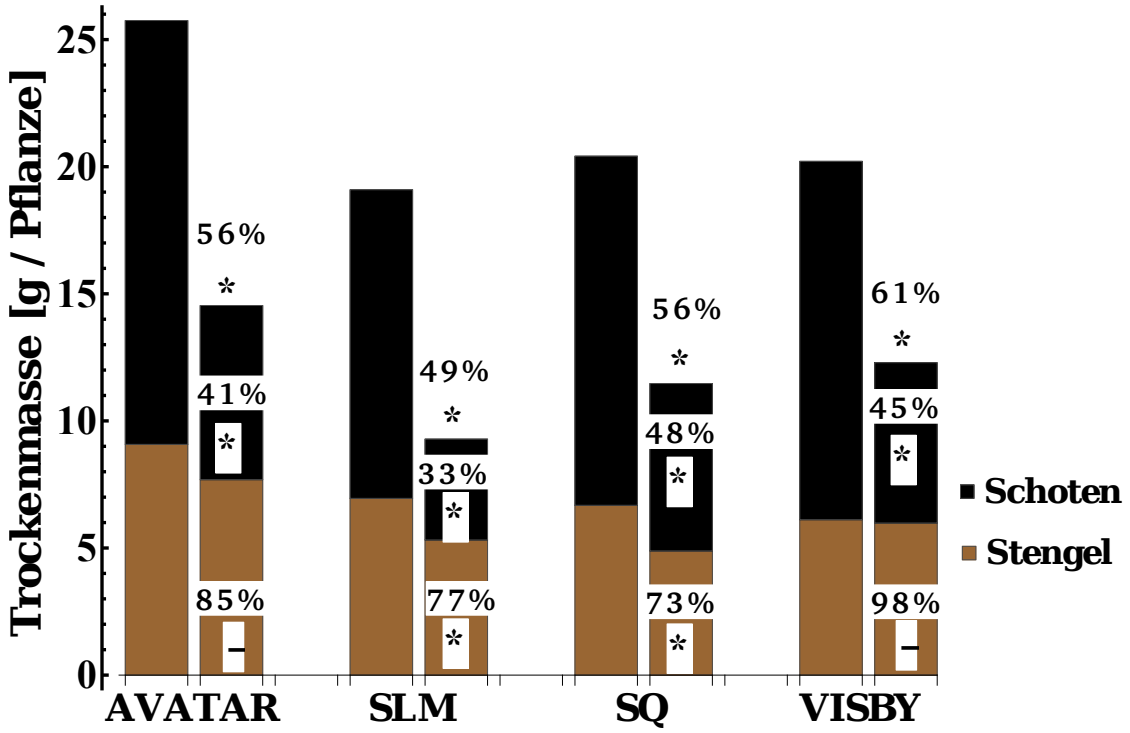

Abbildung 2.20 – Oberirdische Biomasse zum Zeitpunkt der Vollreife nach optimaler Bewässerung während des Pflanzenwachstums (linke Säulen) und nach einer Trockenstressphase von 17 Tagen während der Blüte (rechte Säulen). Die Trockenmassen der Stängel, Schoten und des gesamten Spross der Kontrollen und gestressten Pflanzen wurden mittels t-Test (α=5%) verglichen. Signifikante Unterschiede wurden mittels: * gekennzeichnet. Die Werte über den Säulen geben den relativen Anteil der Trockenmasse des gesamten Spross der gestressten Pflanzen im Vergleich zu den entsprechenden Gesamt-Trockenmassen der Kontrollen (100 %) an. Die Werte innerhalb der Säulen geben den relativen Anteil der Trockenmasse der jeweiligen Kompartimente (Stengel bzw. Schoten) der gestressten Pflanzen im Vergleich zu der entsprechenden Trockenmasse der Kompartimente der Kontrollen (100 %) an.

während der Vergleich der gestressten Pflanzen zeigte, dass SLM hinsichtlich der Schotenmasse sowohl AVATAR als auch SLM und VISBY unterlegen war (siehe Tab. 2.13).

Hinsichtlich der N-Konzentration der Samen konnten mittels ein-faktoriellen Varianzanalysen und anschließendem Newman-Keuls Test ($\alpha = 5\%$) weder zwischen den gestressten noch den ungestressten Pflanzen der vier Genotypen signifikante Unterschiede nachgewiesen werden (siehe Tab. 2.13). Allerdings zeigte sich, dass die Samen

Tabelle 2.13 – Trockenmassen der Schoten (in g) und N-Konzentration der Samen (in %) zur Vollreife nach einer 17tägigne Trockenstressphase während der Blüte und anschließender Wiederbewässerung der gestressten Pflanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander im Newman-Keuls Test (α=5%, n=15).

		AVATAR	SLM	SQ	VISBY
Kontrolle	Schotenmasse [g]	$16{,}7^{b}$	$12{,}1^{a}$	$13{,}7^{ab}$	$14{,}1^{ab}$
Stress	Schotenmasse [g]	$6{,}8^{b}$	$4{,}0^{a}$	$6{,}6^{b}$	$6{,}3^{b}$
Kontrolle	Samenstickstoff [%]	$3{,}7^{a}$	$3{,}3^{a}$	$3{,}3^{a}$	$3{,}2^{a}$
Stress	Samenstickstoff [%]	$4{,}5^{a}$	$4{,}4^{a}$	$4{,}1^{a}$	$4{,}5^{a}$

der gestressten Pflanzen einen höheren N-Gehalt aufwiesen als die der ungestressten Pflanzen.
Die zwei-faktoriellen Varianzanalysen dieses Experiments (siehe Tab. 2.14) ergaben, dass die Wirkung des Trockenstress während Blüte einen größeren Einfluß auf die gesamte oberirdische Biomassebildung und die Schotenmasse hat (P-Werte von $3{,}7*10^{-23}$ bis $7{,}0*10^{-32}$) als der Genotyp (P-Werte von 0,00001 bis $1{,}9*10^{-6}$). Darüber hinaus zeigen die multiplen Mittelwertsvergleiche der Varianzanalysen beider Trockenstressexperimente (siehe Tab. 2.7 und 2.14), dass AVATAR im Hinblick auf die gesamte oberirdische Biomasse im Mittel den anderen drei Genotypen überlegen und SLM im Hinblick auf die Schotenmasse im Mittel den anderen drei Genotypen unterlegen ist.

Tabelle 2.14 – P-Werte der zwei-faktoriellen Varianzanalysen über die Auswirkung einer 17tägigen Trockenstressphase während der Blüte auf die oberirdische Biomassebildung und Ergebnisse der Mittelwertsvergleiche.

	Zwei-faktorielle ANOVA		PostTests (Newman-Keuls, $\alpha = 5\%$)					
Merkmal	Faktor	P-Wert	AVATAR	SLM	SQ	VISBY	Kontrolle	Trockenstress
Spross	Genotyp	$1{,}9*10^{-6}$	b	a	a	a		
(gesamt)	Behandlung	$3{,}7*10^{-23}$					a	b
Schoten	Genotyp	0,00001	b	a	b	b		
	Behandlung	$7{,}0*10^{-32}$					a	b
Stängel	Genotyp	$3{,}6*10^{-7}$	b	a	a	a		
	Behandlung	0,00041					a	b

2.3.2 N-Partitionierung

Wie aus Tab. 2.14 ersichtlich ist, zeigte AVATAR im Mittel über die beiden Varianten (Kontrolle und Stress) die signifikant höchste Gesamt-N-Aufnahme aller vier Genotypen zur Vollreife. Dies bestätigt das hohe N-Aneignungsvermögen von AVATAR, was bereits im Experiment mit optimaler Wasserversorgung festgestellt wurde (siehe Abb. 2.8). Des Weiteren zeigte sich, dass SQ, der Genotyp mit dem kleinsten Wurzelsystem, auch für den Zeitraum zwischen Blüte und Vollreife im Mittel über die beiden Varianten eine hohe Aufnahmerate für Nitrat und / oder Ammonium ($^{15}NH_4{}^{15}NO_3$) besitzt. Die P-Werte von Tab. 2.15 zeigen sehr deutlich, dass sowohl die Gesamt-N-Aufnahme als auch die ^{15}N-Aufnahme und die N-Partitionierung innerhalb der Pflanze viel stärker durch den lang anhaltenden Trockenstress zur Blüte beeinflusst wurde als durch den Genotyp. Hierfür dürfte im wesentlichen die geringe Biomasseproduktion der gestressten Pflanzen verantwortlich sein (siehe Abb. 2.20), da wie in Tab. 2.5 gezeigt wurde, die N-Aufname maßgeblich vom Sprosszuwachs bestimmt wird. Sowohl die signifikante Erhöhung der Gesamt-N- als auch der ^{15}N-Menge im Stroh der gestressten Varianten weisen daraufhin, dass der Transfer des Stickstoffs aus Blättern, den Stängeln und/oder den Hülsen zu den Samen blockiert ist. Der Grund hierfür ist vermutlich die Sättigung der vorhandenen Samen mit Stickstoff (siehe Tab. 2.13), denn die Samen der gestressten Pflanzen weisen im Mittel eine signifikant erhöhte N-Konzentration gegenüber der Kontrolle auf (siehe rechten Teil der Tab. 2.15).

Tabelle 2.15 – P-Werte von zwei-faktoriellen Varianzanalysen verschiedener N-Parameter (Gesamt-N-Aufnahme, Aufnahme von ^{15}N in % der Menge des angebotenen markierten Stickstoffs, N-Konzentration im Stroh und den Samen in % der Trockenmasse) zum Zeitpunkt der Vollreife nach einer 17tägigen Trockenstressphase während der Blüte und Ergebnisse der Mittelwertsvergleiche.

	Zwei-faktorielle ANOVA		PostTests (Newman-Keuls Test, $\alpha = 5\%$)					
Merkmal	Faktor	P-Wert	AVATAR	SLM	SQ	VISBY	Kontrolle	Stress
N-Aufnahme	Genotyp	0.028	374^b	279^a	305^a	291^a		
(mg/Pflanze)	Behandlung	0,013					342^b	282^a
^{15}N-Aufnahme	Genotyp	0,002	63^b	52^a	66^b	59^{ab}		
(%/Pflanze)	Behandlung	0,003					64^b	56^a
^{15}N im	Genotyp	0,383	24^a	23^a	26^a	22^a		
Stroh (%)	Behandlung	$1{,}9*10^{-8}$					18^a	29^b
^{15}N im	Genotyp	0,003	39^b	29^a	40^b	37^b		
Samen (%)	Behandlung	$7{,}8*10^{-12}$					46^b	30^a
N-Konzentration	Genotyp	0,074	$0{,}9^a$	$1{,}3^a$	$0{,}9^a$	$1{,}1^a$		
im Stroh (%)	Behandlung	0,0001					$0{,}8^a$	$1{,}3^b$
N-Konzentration	Genotyp	0.266	$4{,}1^a$	$3{,}9^a$	$3{,}7^a$	$3{,}8^a$		
im Samen (%)	Behandlung	$5{,}5*10^{-10}$					$3{,}4^a$	$4{,}3^b$

Vermutlich wurden die Blüten der Rapspflanzen durch die lange Trockenstressphase so stark geschädigt, dass nur eine geringe Anzahl an Samenanlagen überlebte bzw. ausgebildet wurde, die nicht die gesamte N-Menge, die von den Pflanzen aufgenommen wurde, einbauen konnten. Dies lässt zumindest die N-Anreicherung im Stroh, die

erhöhte N-Konzentration in den Samen und die geringe Schotenmasse (siehe Abb. 2.20) der gestressten Pflanzen vermuten. Falls diese Annahme richtig ist, dürfte die Fähigeit eines Genotyps, seine Blütenknospen bei Trockenstress zu schützen, von größerer Bedeutung für Ertragsbildung bei Trockenheit sein, als der Transfer von N in die Samen, vorausgesetzt die Pflanze erhält nach dem Trockenstress die für die Kornfüllung notwendige Menge an Wasser.

2.3.2.1 Zwischenfazit

Die Untersuchungen zeigen, dass nach einem starken Trockenstress während der Blüte nicht der Transfer von Stickstoff in die Samen sondern das Überleben der Blüten und/oder deren Fruktifikation für den Ertrag bedeutsam sind. Somit dürfte das Überleben der Blüten und deren Fruktifikation bei der Selektion trockenstressresistenter oder -kompensierender Pflanzen besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden.

2.4 Gesamtfazit

In der vorliegenden Studie konnten einerseits Selektionskriterien für die Auswahl C/N-effizienter und/oder trockenstress-kompensierender Rapsgenotypen identifiziert und andererseits Erkenntnisse und Ansatzpunkte für zukünftige Forschungsarbeiten auf dem Gebiet der C/N-Effizienz und Trockenstressresistenz gewonnen werden.

Ausgehend von den untersuchten vier Genotypen lassen sich vier Faktoren identifizieren:

- das N-Aneignungsvermögen (Fähigkeit zur Ausschöpfung eines begrenzten N-Bodenvorrats),
- das C/N-Verhältnis der Pflanze,
- die Höhe der Netto-Assimilation und
- die C-Partitionierung innerhalb der Pflanze,

welche die C/N-Effizienz sehr stark bestimmen.

Im Detail zeigte sich,:

- dass die Größe des Wurzelsystems für die N-Aufnahme nicht maßgeblich ist und deshalb als Selektionsparameter für C/N-effiziente und/oder stress-kompensierende Rapspflanzen als wenig geeignet erscheint, weil:
  - der Genotyp mit dem größten Wurzelsystem weder unter optimaler Bewässerung noch unter Trockenstressbedingungen mehr N als die drei anderen Genotypen aufnahm,
  - das größere Wurzelsystem dieses Genotypes nicht zur Trockenstress-Kompensation beitrug ,

  - ein verstärktes Wurzelwachstum zu einer Reduktion der Sprossmasse führen kann,

- dass die vier Genotypen ein unterschiedliches N-Aneignungsvermögen besitzen, was mit der Größe des Wurzelsystems nicht korreliert. Dies weist auf eine unterschiedliche Effizienz der Wurzelsysteme hinsichtlich der N-Aufnahme hin. Dieses Merkmal kann relativ einfach in Gefäßversuchen mit unterschiedlichen Substraten ermittelt werden und als Selektionskriterium für C/N-effiziente Rapspflanzen genutzt werden,

- dass der Genotyp SQ ein sehr effizientes Wurzelsystem besitzt und die höchste N-Aufnahme im Zeitraum von der Entwicklung der Blütenanlagen bis zur Mitte der Blüte aufwies. Darüber hinaus zeigte er auch die höchste N-Aufnahme zwischen Blüte und Vollreife, die selbst nach einem langen Trockenstress nicht einbrach. Dies macht SQ zu einem interessanten Kreuzungspartner für Rapsgenotypen mit möglichst weitem C/N-Verhältnis,

- dass das C/N-Verhältnis von Raps offensichtlich genotypisch und somit züchterisch beeinflussbar ist,

- dass die N-Konzentration in den seneszenten Blättern aller Genotypen auf annähernd das gleiche und sehr niedrige Niveau abgesenkt wurde und somit dieses Kriterium nur von geringer Bedeutung für die C/N-Effizienz der vier Genotypen sein dürfte,

- dass während der Blüte die N-Konzentrationen in den aktiven Blättern von VISBY signifikant niedriger lagen als bei AVATAR und zwischen den beiden Genotypen kein signifikanter Unterschied in der Netto-Photosyntheseaktivität pro Einheitsfläche zum gleichen Zeitpunkt gefunden wurde. Unter der Voraussetzung, dass der höhere N-Gehalt in den Blättern von AVATAR zum größten Teil von Substanzen stammt, die mit der Aktivität der Photosynthese in Verbindung stehen, kann dies ein Hinweis auf eine bessere N-Nutzung hinsichtlich der Netto-Photosynthese durch VISBY sein und als Selektionskriterium für C/N-effiziente Rapsgenotypen dienen,

- dass durch die Messung der Netto-Photosynthese und der Dunkelatmung zu drei verschiedenen Zeitpunkten der Pflanzenentwicklung die Genotypen mit der größten und geringsten Biomasseproduktion richtig bestimmt werden konnten. Somit kann die Messung der Netto-Photosynthese und der Dunkelatmung zu verschiedenen Zeitpunkten in der Pflanzenentwicklung einen Trend für die Höhe der C-Assimilation angeben, die ein wichtiges Kriterium für die Ertragsbildung darstellt,

- dass die C-Partitionierung in der Pflanze am Ende der Blüte maßgeblich den Kornertrag bestimmt. Dies bedeutet, dass bei der Selektion von C/N-effizienten Genotypen auf einen möglichst hohen Sink der generativen Organe am Ende der Blüte geachtet werden sollte,

- dass die Messung des Stärkeumsatzes im Stängel nicht als Schnelltest für die Selektion trockenstresskompensierender Pflanzen geeignet ist, da:
  - die erforderliche Probenvorbereitung relativ aufwendig erscheint und,
  - die Höhe des Umsatzes der Stärke im Stängel nur durch einen direkten Vergleich von gestressten und ungestressten Pflanzen des gleichen Genotypes ermittelt werden kann, da die Stärke im Stängel eine hohe Dynamik aufweist,

- dass die Fähigkeit zur Anreicherung osmolytisch aktiver Substanzen in den Blättern und Blütenknospen einen maßgeblichen Einfluss auf das Stress-Kompensationsvermögen von Rapspflanzen ausübt,

- dass die Messung der Konzentration osmolytisch aktiver Substanzen in den Blütenknospen von gestressten Pflanzen als Selektionskriterium für die Suche trockenstressresistenter oder -kompensierender Pflanzen geeignet erscheint.

- dass VISBY bei Trockenstress während der Entwicklung der Blütenanlagen hinsichtlich des C-Umsatzes die aktivsten Blätter aufwies und die höchste Stickstoffmenge aufnahm. Möglicherweise ist dies auch eine Erklärung dafür warum VISBY besonders für leichte Böden geeignet ist und könnte als Selektionskriterium für C/N-effiziente und trockenstresskompensierende Pflanzen verwendet werden,

- dass nach einem starken Trockenstress während der Blüte nicht der Transfer von Stickstoff in die Samen sondern das Überleben der Blüten und/oder deren Fruktifikation für den Ertrag bedeutsam sind. Somit dürfte das Überleben der Blüten und deren Fruktifikation bei der Selektion trockenstressresistenter oder -kompensierender Pflanzen von besonderem Interesse sein.

2.5 Notwendigkeit und Angemessenheit der geleisteten Arbeit

Stickstoff und Trockenheit sind die zwei wichtigsten limitierenden Faktoren im Kulturpflanzenanbau, welche die C-Assimilation und die Ertragsbildung stark beeinflussen. Daher ist ein besseres Verständnis der C- und N-Assimilation, sowie der C- und N-Partitionierung innerhalb der Pflanze als auch der Anpassungsmechanismen der Pflanze auf Trockenstress eine unabdingbare Voraussetzung für eine zielgerichtete Erzeugung C/N-effizienter und/oder stress-kompensierender Sorten. Insbesondere ist die Kenntnis über die Variationsbreite von Merkmalen, welche die Ertragsbildung und Stresstoleranz beeinflussen für die Selektion bzw. Züchtung äußerst wichtig. Aus diesem Grunde wurden in der vorliegenden Studie zwei bewährte Rapshybriden und zwei Linien auf ihren C/N-Metabolismus bei optimaler Bewässerung und Trockenstressbedingungen im Hinblick auf relevante Selektionskriterien vergleichend untersucht.

2.6 Voraussichtlicher Nutzen

In der vorliegenden Studie konnten die vier untersuchten Genotypen AVATAR, SLM, SQ, und VISBY hinsichtlich ihrer C/N-Effizienz charakterisiert werden und mehrere Selektionskriterien und Ansatzpunkte für die Suche C/N-effizienter Rapsgenotypen aufgezeigt werden. Des Weiteren wurde der Genotyp SQ als interessanter Kreuzungspartner identifiziert und die Messung von osmolytisch aktiven Substanzen in den Blütenknospen von Rapspflanzen als einfache Methode zur Selektion trockenstressresistenter oder -kompensierender Rapspflanzen vorgeschlagen.

2.7 Fortschritte Dritter

Im Hinblick auf die Züchtung trockenstressresistenter oder -toleranter Rapsgenotypen wurde gezeigt, dass die Aktivität von Enzymen, die für das Einfangen von Radikalen und den Abbau von Wasserstoffperoxid in der Pflanzenzelle verantwortlich sind, als Selektionskriterien für die Suche nach trockenstressresistentem Raps genutzt werden können [Mirzaee et al., 2013], [Kalantar Ahmadi et al., 2015]. Allerdings bedürfen derartige Analysen eines gewissen Arbeitsaufwandes, insbesondere wenn eine Proteinextraktion im Vorfeld der Analysen durchgeführt werden muss, wodurch die Handhabarkeit dieser Methode als Schnelltest zur Selektion trockenstresskompensierender Pflanzen fragwürdig erscheint.
Auf der Basis eines Invitro-Systems konnte bei jungen Rapspflanzen von vier Genotypen mit unterschiedlicher Trockenstressresistenz gezeigt werden, dass die Bildung osmolytosch aktiver Substanzen eine Schlüsselkomponente für die Anpassung von Rapspflanzen an Trockenstress darstellt [Hatzig et al., 2014].
In der vorliegende Studie konnte dies auch für adulte Pflanzen durch Messung der Konzentration der osmolytisch aktiven Substanzen in einem Dampfdruckosmometer bestätigt werden.
Statistische Analysen von 34 verschiedenen Standort x Jahr - Kombinationen haben gezeigt, dass die klimatischen Bedingungen während des Wachstums von Rapspflanzen annähernd 40% der Schwankungen im Ertrag erklären können, wobei die Stadien der Entwicklung der Blütenanlagen und der Fruchtentwicklung besonders kritisch waren [Weymann et al., 2015].
Diese besonders kritischen Phasen in der Pflanzenentwicklung waren genau die gleichen Entwicklungsstadien, die in der vorliegenden Studie besonders berücksichtigt wurden.

2.8 Bezug

Das Projekt wurde hinsichtlich der förderpolitischen Ziele des Förderprogramms: Nachwachsende Rohstoffe, des BMELV durchgeführt. Das Vorhaben ordnet sich in den Förderschwerpunkt: Steigerung des Flächenertrages, Verbesserung der Stresstoleranz gegenüber Stressfaktoren und frühzeitige Entwicklung von Resistenzansätzen ein und wurde mit der Zielsetzung zur Indikation und Selektion von witterungstoleranten Genotypen (Leistungsvorhersage) durchgeführt.

2.9 Veröffentlichung

Vorträge:

- 04-05.März 2015 International Workshop: Greenhouse Gas Emission from Oilseed Rape Cropping and Mitigation Option in Braunschweig, Titel: Carbon, Nitrogen and Starch dynamics in four different oilseed rape genotpes,
- 19-20. September 2013 24. Borkheider Seminar zur Ökophysiologie des Wurzelraumes in Wittenberg, Titel: C/N-Verteilung bei vier verschiedenen Winterrapsgenoytpen,
- 19. Januar 2015 Universität Kiel, (im Pflanzenbau bei Prof. H. Kage), Titel: Oilseed Rape C/N/Drought Project - Overview and highlights of our oilseed rape - $^{14}C/^{15}N$-labeling studies.

Publikation:

- Lamparter, R., Leckband, G., Lentzsch, P., Lüttschwager, D., Müller, C., Remus, R. (2014): C/N-Verteilung bei vier verschiedenen Winterrapsgenotypen. Mitteilungen Agrarwissenschaften 25. Landnutzung und Umweltfaktoren in ihrer Beziehung zum Stoffaustausch im System Pflanze- Boden: 24. Borkheider Seminar zur Ökophysiologie des Wurzelraumes. Hrsg.: Merbach, W., Augustin, J., Heinze, J.; Verlag Dr. Köster, Berlin Seite 82-92.

Poster:

- 29. Juni -01. Juli 2015 Vienna International Science Conferences & Events Association: International Conference Plant Abiotic Stress Tolerance III in Wien, Titel: Dynamics of starch and recently assimilated carbon of four oilseed rape genotypes under severe drought stress,
- 9.-10. Mai 2013 46. Jahrestagung Deutsche Gesellschaft für Pflanzenernährung in Freising, Titel: Investigations of carbon and nitrogen dynamics and analysis of the starch pool in winter rape hybrids under drought stress for the indication of highly stress compensating genotypes.

In Vorbereitung befindliche Publikationen:

- Untersuchungen zur N-Aufnahme und C/N-Effizienz bei Winterraps,
- Untersuchungen zur C/N-Partitionierung und zum C/N-Umsatz bei Trockenstress, einschließlich Umsatz von Speicher-Stärke und osmotischer Anpassung .

Literaturverzeichnis

[Albert et al., 2012] Albert, A., Caherec, F. L., Niogret, M.-F., Faes, P., Avice, J., Leport, L., and Bouchereau, A. (2012). Nitrogen availability impacts oilseed rape (Brassica napus L.) plant water status and proline production efficiency under water-limited conditions. *PLANTA*, 236:659–676.

[Berry et al., 2010] Berry, P., Teakle, G., Foulkes, J., White, P., and Spink, J. (2010). Breeding for improved nitrogen use efficiency in oilseed rape. *Acta Horticulturae*, pages 97–102.

[Bloom et al., 1992] Bloom, A. J., Sukrapanna, S. S., and Warner, R. L. (1992). Root respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley. *Plant Physiol*, 99:1294–1301.

[Dejoux et al., 2000] Dejoux, J., Recous, S., Meynard, J., Trinsoutrot, I., and Leterme, P. (2000). The fate of nitrogen from winter-frozen rapeseed leaves: mineralization, fluxes to the environment and uptake by rapeseed crop in spring. *PLANT AND SOIL*, 218:257–272.

[Edmeades et al., 2001] Edmeades, G., Cooper, M., Lafitte, R., Zinselmeier, C., Ribaut, J., Habben, J., Löffler, C., and Bänziger, M. (2001). Abiotic stresses and stable crops. In *Proceedings of the third international crop science congress 18-23 Aug.*

[Farooq et al., 2012] Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., and Siddique, K. H. M. (2012). *Plant Responses to Drought Stress, Ed.:R. Aroca*, chapter Drought Stress in Plants: An Overview, pages 1–33. Springer.

[Hatzig et al., 2014] Hatzig, S., Zaharia, L. I., Abrams, S., Hohmann, M., Legoahec, L., Bouchereau, A., Nesi, N., and Snowdon, R. J. (2014). Early osmotic adjustment responses in drought-resistant and drought-sensitive oilseed rape. *Journal of Integrative Plant Biology*, 56:797–809.

[Imai et al., 2008] Imai, K., Suzuki, Y., Mae, T., and Makino, A. (2008). Changes in the synthesis of rubisco in rice leaves in relation to senescence and N influx. *ANNALS OF BOTANY Volume: 101 Issue: 1 Pages: Published: JAN*, 101:135–144.

[Johnson, 1983] Johnson, I. R. (1983). Nitrate uptake and respiration in roots and shoots - a model. *Physiologia Plantarum*, 58:145–147.

[Kalantar Ahmadi et al., 2015] Kalantar Ahmadi, S. A., Ebadi, A., Daneshian, J., Jahanbakhsh, S., Siadat, S. A., and Tavakoli, H. (2015). Effects of irrigation deficit and application of some growth regulators on defense mechanisms of canola. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-napoca*, 43:124–130.

[Kamh et al., 2005] Kamh, M., Wiesler, F., Ulas, A., and Horst, W. J. (2005). Root growth and N-uptake activity of oilseed rape (Brassica napus L.) cultivars differing in nitrogen efficiency. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 168:130–137.

[Lawlor, 2002] Lawlor, D. W. (2002). Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *J of Exp Bot*, 53:SECMA Bio; Fohs Fdn; Aventis Crop Sci.

[Malagoli et al., 2005] Malagoli, P., Laine, P., Rossato, L., and Ourry, A. (2005). Dynamics of nitrogen uptake and mobilization in field-grown winter oilseed rape (Brassica napus) from stem extension to harvest. II. An N-15-labelling-based simulation model of N partitioning between vegetative and reproductive tissues. *ANNALS OF BOTANY*, 95:1187–1198.

[McDowell et al., 2011] McDowell, N. G., Beerling, D. J., Breshears, D. D., Fisher, R. A., Raffa, K. F., and Stitt, M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends In Ecology & Evolution*, 26:523–532.

[Mirzaee et al., 2013] Mirzaee, M., Moieni, A., and Ghanati, F. (2013). Effects of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in two canola (Brassica napus L.) cultivars. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 15:593–602.

[Moll et al., 1982] Moll, R. H., Kamprath, E. J., and Jackson, W. A. (1982). Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen-utilization. *Agronomy Journal*, 74:562–564.

[Mueller et al., 2012] Mueller, T., Lentzsch, P., and Mueller, M. E. H. (2012). Carbohydrate dynamics in leaves of rapeseed (Brassica napus) under drought. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 198:207–217.

[Noquet et al., 2004] Noquet, C., Avice, J. C., Rossato, L., Beauclair, P., Henry, M. P., and Ourry, A. (2004). Effects of altered source-sink relationships on N allocation and vegetative storage protein accumulation in Brassica napus L. *Plant Science*, 166:1007–1018.

[Rossato et al., 2001] Rossato, L., Laine, P., and Ourry, A. (2001). Nitrogen storage and remobilization in Brassica napus L. during the growth cycle: nitrogen fluxes within the plant and changes in soluble protein patterns. *Journal of Experimental Botany*, 52:1655–1663.

[Sanders and Arndt, 2012] Sanders, G. and Arndt, S. (2012). *Plant Responses to Drought Stress, Ed.:Aroca, R.*, chapter Osmotic Adjustment Under Drought Conditions, pages 199–229. Springer,.

[Sattelmacher et al., 1994] Sattelmacher, B., Horst, W. J., and Becker, H. (1994). Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 157:215–224.

[Schulte auf'm Erley et al., 2011] Schulte auf'm Erley, G., Behrens, T., Ulas, A., Wiesler, F., and Horst, W. J. (2011). Agronomic traits contributing to nitrogen efficiency of winter oilseed rape cultivars. *Field Crops Research*, 124:114–123.

[Schulte auf'm Erley et al., 2007] Schulte auf'm Erley, G., Wijaya, K.-A., Ulas, A., Becker, H., Wiesler, F., and Horst, W. J. (2007). Leaf senescence and N uptake parameters as selection traits for nitrogen efficiency of oilseed rape cultivars. *Physiologia Plantarum*, 130:519–531.

[Svečnjak and Rengel, 2006] Svečnjak, Z. and Rengel, Z. (2006). Canola cultivars differ in nitrogen utilization efficiency at vegetative stage. *Field Crops Research*, 97:221 – 226.

[Tang et al., 2009] Tang, L., Zhu, Y., Liu, X., Tian, Y., Yao, X., and Cao, W. (2009). Simulation model for photosynthetic production in oilseed rape. *PEDOSPHERE*, 19:700–710.

[Touraine et al., 1994] Touraine, B., Clarkson, D., and Muller, B. (1994). *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, chapter Regulation of nitrate uptake at the whole plant level, pages 11–30. SFB Academic Publishing bv, The Hauge, The Netherlands.

[Ulas et al., 2013] Ulas, A., Behrens, T., Wiesler, F., Horst, W. J., and Schulte auf'm Erley, G. (2013). Does genotypic variation in nitrogen remobilisation efficiency contribute to nitrogen efficiency of winter oilseed-rape cultivars (Brassica napus L.)? *PLANT AND SOIL*, 371:463–471.

[Ulas et al., 2012] Ulas, A., Schulte auf'm Erley, G., Kamh, M., Wiesler, F., and Horst, W. J. (2012). Root-growth characteristics contributing to genotypic variation in nitrogen efficiency of oilseed rape. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 175:489–498.

[Weymann et al., 2015] Weymann, W., Boettcher, U., Sieling, K., and Kage, H. (2015). Effects of weather conditions during different growth phases on yield formation of winter oilseed rape. *Field Crops Research*, 173:41–48.