

Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung I
der Justus-Liebig-Universität Gießen
Lehrstuhl für Pflanzenzüchtung
Prof. Dr. Dr. h.c. Rod Snowdon

**Untersuchung von Anzuchtssystemen und Selektionstechniken
zur Züchtung von Trockenstressresistenz
in Winterraps (*Brassica napus* L.)**

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades
Doctor agriculturæ
– Dr. agr. –

im Fachbereich
Agrarwissenschaften, Ökotoxikologie und Umweltmanagement der
Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von

Marie Anna Hohmann
aus Gießen, Hessen

Gießen, im Juni 2017

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	6
Tabellenverzeichnis	10
Abkürzungsverzeichnis	11
1 Einleitung	12
1.1 <i>Raps und seine wirtschaftliche Bedeutung</i>	12
1.2 <i>Wasser als wichtiger Faktor in der landwirtschaftlichen Produktion</i>	13
1.3 <i>Wirkung von Wassermangel auf die Pflanze</i>	14
1.4 <i>Züchtung trockenstressresistenter Pflanzen</i>	16
1.4.1 <i>Selektion auf Trockenstressresistenz in der Zielumwelt</i>	16
1.4.2 <i>Anzuchtssysteme und deren Auswirkungen auf das Pflanzenwachstum</i>	17
1.4.3 <i>Phänotypisierung – die Herausforderung im Selektionsprozess</i>	18
2 Zielsetzung der Arbeit	22
3 Material und Methoden	23
3.1 <i>Auswahl der Winterrapsgenotypen</i>	23
3.2 <i>Selektionstechniken</i>	24
3.2.1 <i>Das THz-Gerät und die damit verbundene Messtechnik</i>	24
3.2.2 <i>Das Chlorophyll Content Meter CCM-200 plus</i>	25
3.3 <i>Feldversuche 2010/2011</i>	26
3.4 <i>Containerversuche 2010/2011 und 2011/2012</i>	26
3.4.1 <i>Durchführung der Containerversuche</i>	28
3.4.2 <i>Trockenstressapplikation in den Containerversuchen</i>	29
3.4.3 <i>Datenerhebung in den Containerversuchen</i>	30
3.5 <i>Gefäßversuch</i>	33
3.6 <i>Klimakammeranzucht</i>	34
3.7 <i>Datenauswertung</i>	35
4 Ergebnisse	36
4.1 <i>Einfluss der Wasserversorgung auf den Kornertrag im Feldversuch</i>	36
4.2 <i>Containerversuch 2010/2011: Etablierung des Anzuchtssystems und Vergleich zu Feldversuchen</i>	38
4.2.1 <i>Verlauf der Wasserhaltekapazität über die Vegetationsperiode</i>	38
4.2.2 <i>Einfluss von Trockenstress auf einzelne Ertragskomponenten</i>	38
4.2.3 <i>Zusammenhang zwischen Wasseraufnahme und Ertrag</i>	39
4.2.4 <i>Vergleich des Containersystems mit den Feldversuchen</i>	39
4.3 <i>Containerversuch 2011/2012: Auswirkung von Trockenstress auf Ertrag, Wasseraufnahme und Wassernutzungseffizienz</i>	42
4.3.1 <i>Verlauf der Wasserhaltekapazität über die Vegetationsperiode</i>	42

Inhaltsverzeichnis

4.3.2	Wasseraufnahme im Verlauf der Vegetationsperiode.....	42
4.3.3	Biomasseentwicklung und Wasserstatus zu Blühende	44
4.3.4	Auswirkungen unterschiedlicher Trockenstressszenarien auf den Ertrag	46
4.3.5	Auswirkungen unterschiedlicher Trockenstressszenarien auf die Wassernutzungseffizienz.....	47
4.4	<i>Anwendbarkeit der THz-Methode zur Charakterisierung des Wasserstatus</i>	49
4.4.1	Anwendbarkeit der THz-Methode zur Messung der Blattdicke im Gefäßversuch.....	49
4.4.2	Anwendbarkeit der THz-Methode zur Messung der Wasserkonzentration im Containerversuch 2011/2012.....	49
4.4.3	Anwendbarkeit der THz-Methode zur Unterscheidung genotypspezifischer Trockenstressreaktionen	50
4.5	<i>Anwendbarkeit indirekter Chlorophyllmessungen zur Charakterisierung der Trockenstressreaktion</i>	55
4.5.1	Einfluss einzelner physiologischer und morphologischer Blatteigenschaft auf den CCI im Klimakammerversuch.....	55
4.5.2	Veränderung der verschiedenen Chlorophyllwerte mit Einbezug der Blattwasserkonzentration	57
4.5.3	Einfluss der Messstelle auf den <i>Chlorophyll Content Index</i> im Containerversuch 2011/2012... ..	60
4.5.4	Anwendbarkeit indirekter Chlorophyllmessungen zur Unterscheidung genotypischer Trockenstressreaktionen.....	62
5	Diskussion	66
5.1	<i>Feldnahe Simulation von Trockenstress mit Hilfe von Containerversuchen</i>	66
5.1.1	Milder Trockenstress verursacht erhebliche Ertragseinbußen im Frühjahr 2011 in Deutschland.....	66
5.1.2	Die Gegenüberstellung von Containersystem und Feldversuchen	67
5.2	<i>Container versus Klimakammer: Eignung der einzelnen Anzuchtssysteme zur Selektion auf Trockenstressresistenz</i>	71
5.3	<i>Die Messung der THz-Transmission eignet sich zur Charakterisierung des pflanzlichen Wasserstatus</i>	72
5.3.1	Die Wasserversorgung der Pflanze beeinflusst die Schätzgenauigkeit der Blattdicke.....	72
5.3.2	THz-Transmission oder THz-Wasserkonzentration als Parameter für den Wasserstatus der Pflanze.....	72
5.3.3	Ist die THz-Methode zur Selektion auf Trockenstressresistenz geeignet?.....	74
5.4	<i>Der Verlauf des Chlorophyll Content Index eignet sich eingeschränkt zur Selektion auf Trockenstressresistenz</i>	76
5.4.1	Das Trockenstressszenario beeinflusst den Verlauf des Chlorophyll Content Index deutlich.....	76
5.4.2	Der Chlorophyll Content Index weist eine enorme Empfindlichkeit auf.....	79
5.4.3	Ist der <i>Chlorophyll Content Index</i> als Selektionsmerkmal für Trockenstress geeignet?	83
5.5	<i>Genotypische Unterschiede lassen sich zuverlässig anhand der Kombination verschiedener Selektionsparameter erfassen</i>	85

Inhaltsverzeichnis

5.6	<i>Der passende Resistenztyp</i>	89
6	Zusammenfassung	91
7	Summary	92
8	Literaturverzeichnis	93
9	Anhang	107
10	Danksagung	109
11	Eidesstattliche Erklärung	110

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Anstieg der Anbaufläche von Raps in Deutschland (links) und weltweit (rechts) seit 1960. Quelle: http://www.fao.org/faostat/en/ (Stand 2017).....	12
Abbildung 2: Verlauf der jährlich Kornerträge (t/ha) von Weizen und Raps in Deutschland und Europa seit 1995.....	14
Abbildung 3: Anstieg der Anzahl an veröffentlichten wissenschaftlichen Artikel mit dem Stichwort " <i>pot experiment</i> " von 1980 bis 2014. Als Suchmaschine diente <i>Web of Knowledge</i> (http://apps.webofknowledge.com).....	18
Abbildung 4: Das elektromagnetische Spektrum. Gezeigt sind u.a. der Strahlungsbereich der untersuchten Selektionstechniken: <i>Chlorophyll Content Meter</i> (Sichtbares Licht und Infrarotstrahlung) und Terahertzstrahlung. Quelle: www.spektrum.de	19
Abbildung 5: Aufbau des THz-Messgerätes (links), Anwendung des THz-Gerätes im Containerversuch 2012 (Mitte) und der Messzange und des Messkopfes kurz vor einer Messung (rechts).	25
Abbildung 6: Darstellung des Messverfahren des CCM-200 plus nach Angaben des Herstellers <i>OptiScience</i>	25
Abbildung 7: Folienhaus, welches für die Containerexperimente 2010/2011 und 2011/2012 herangezogen wurde. Eine zusätzliche Belüftung durch Herablassen der Seitenwände ist möglich.....	28
Abbildung 8: Darstellung des Aussaatmusters der Container (links) sowie die hydraulische Wiegeeinrichtung (rechts).....	28
Abbildung 9: Zeitpunkte der Trockenstressphasen in den Containerversuchen 2010/2011 und 2011/2012. Abbildung der BBCH-Stadien von Raps abgeändert nach http://www.rapsbleibtraps.de	30
Abbildung 10: Hydroponisches Anzuchtssystem nach Hatzig et al. 2014: Linke Abbildung zeigt die Plastikröhrchen als Anzuchtgefäß der ersten 7 Tage (aufgenommen von Sarah Hatzig, JLU Giessen), rechte Abbildung zeigt die 10 L Kästen mit Lochgitter als Anzuchtgefäß der restlichen 12 Tage (noch ohne Belüftung). Klimakammerversuch 2012.	34
Abbildung 11: Kornerträge (t/ha) der berechneten und unberechneten Varianten alle drei Feldstandorte. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer über die Daten aller 20 Genotypen. A bis d geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Standorte an.....	37
Abbildung 12: Verhältnis der Kornerträge der berechneten zur unberechneten Variante. Abgebildet sind jeweils die Mittelwerte der einzelnen Genotypen aller drei Feldstandorte (t/ha).....	37
Abbildung 13: Verlauf der Wasserhaltekapazität des Containerversuch 2010/2011 im Zeitraum der Trockenstressapplikation.	38
Abbildung 14: Einfluss des Trockenstresses auf den Kornertrag der Haupt- und Nebentriebe. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer über die Daten aller 20 Genotypen. A bis e geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Pflanzenteile an. Containerversuches 2010/2011.....	39
Abbildung 15: Zusammenhang (Korrelationskoeffizient, nach <i>Pearson</i>) zwischen den Kornerträgen (g/Container) des Containerexperiments 2010/2011 und der Feldversuche (t/ha), aufgeteilt in Erträge der Gesamtpflanze und des Haupttriebes. Signifikanzen sind wie folgt angegeben: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$	40

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 16: Zusammenhang (Korrelationskoeffizient, nach <i>Pearson</i>) zwischen den Kornertträgen des Containerexperiments 2010/2011 und der Einzelstandorte der Feldversuche (Groß Gerau GG, Hadmersleben HD und Seligenstadt SE), aufgeteilt in Erträge der Gesamtpflanze (links) und des Haupttriebes (rechts). Signifikanzen sind wie folgt dargestellt: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$	41
Abbildung 17: Verlauf der Wasserhaltekapazität (WHK) im Containerversuch 2012. Dargestellt sind die Kontrolle sowie alle drei Trockenstressvarianten. Die Balken im unteren Teil der Grafik zeigen das Aussetzen der Bewässerung und damit die Zeiträume des vegetativen und generativen Trockenstresses an.....	42
Abbildung 18: Wasseraufnahme der sechs Genotypen unter Kontrollbedingungen (K) und der drei unterschiedlichen Stressapplikationen: Vegetativem (V), generativem (G) und doppeltem (D) Trockenstress. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis I geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen und Varianten an. Containerversuch 2011/2012.	43
Abbildung 19: Kumulierte Wasseraufnahme der einzelnen Genotypen unter Kontrollbedingungen, dargestellt sind die Werte über die Zeit inklusive Standardfehler. Markierter Bereich zwischen gestrichelten Linien zeigt die Blütezeit an. Containerversuch 2011/2012.	44
Abbildung 20: Ergebnisse einzelner Parameter zur Biomasseentwicklung und Wasserstatus aus der Zwischenernte zu Blühende nach doppelter Stresseinwirkung. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis d geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen an. Containerversuch 2011/2012.....	45
Abbildung 21: Erträge (g/Pflanze) der einzelnen Genotypen unter Kontrollbedingungen (K) und den drei unterschiedlichen Stressapplikationen: Vegetativer (V), generativer (G) und doppelter (D) Trockenstress. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis d geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Standorte an. Containerversuch 2011/2012.	46
Abbildung 22: <i>Crossover</i> -Interaktion der Kornertträge nach unterschiedlichen starker Trockenstresseinwirkung. Dargestellt sind die Erträge der einzelnen Genotypen in Abhängigkeit vom durchschnittlichen Ertrag je Variante. Containerversuch 2011/2012	47
Abbildung 23: Wassernutzungseffizienz (WNE) der einzelnen Genotypen unter Kontrollbedingungen (K) und der drei unterschiedlichen Stressapplikationen: Vegetativer (V), generativer (G) und doppelter (D) Trockenstress. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis i geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen und Varianten an. Containerversuch 2011/2012.	48
Abbildung 24: THz-Transmission der Kontrollvariante (K) bzw. nach generativem (G) und doppeltem (D) Trockenstress gemessen an den jüngeren Blättern. Gemessen wurde nach Wiederbewässerung und kurz vor der Zwischenernte. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis c geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen einer Variante an. Containerversuch 2011/2012.	51
Abbildung 25: THz-Wasserkonzentration der Kontrollvariante (K) bzw. nach generativem (G) und doppeltem (D) Trockenstress gemessen an den jüngeren Blättern. Gemessen wurde nach Wiederbewässerung und kurz vor der Zwischenernte. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis c geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen einer Variante an. Containerversuch 2011/2012.....	52

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 26: Zusammenhang zwischen THz-Transmission der jüngeren Blätter und der Blattfrischmasse, angegeben sind die Einzelmesswerte der Genotypen sowie die jeweiligen Mittelwerte, Containerversuch 2011/2012.	53
Abbildung 27: THz-Transmission zum Ende der generativem Trockenstressphase. Gezeigt ist die generative Trockenstressvariante (a= ältere Blätter, j=jüngere Blätter, MW=Mittelwert). Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer über die Daten aller 20 Genotypen. A bis d geben die jeweilige Signifikanzgruppe innerhalb einer Blattebene an.....	54
Abbildung 28: Relativer Verlauf der Blattwasserkonzentration und der Blattfläche nach osmotischem Stress im Vergleich zur Kontrollvariante im Klimakammerversuch. Angegeben sind die Werte der sechs Erntetage nach Beginn der Simulation von mildem osmotischen Stress (2,5% PEG an Tag 0) und moderatem Stress (5 % PEG an Tag 2 nach durchgeführten Messungen).....	58
Abbildung 29: Relativer Verlauf des CCI und der Chlorophyll α -Konzentration nach osmotischem Stress im Vergleich zur Kontrollvariante im Klimakammerversuch. Angegeben sind die Werte der sechs Erntetage nach Beginn der Simulation von mildem osmotischen Stress (2,5% PEG an Tag 0) und moderatem Stress (5 % PEG an Tag 2 nach durchgeführten Messungen).	59
Abbildung 30: Verlauf des korrigierten CCI und der Chlorophyll α -Konzentration im Klimakammerversuch. Die Werte wurden um die Blattwasserkonzentration des jeweiligen Blattes korrigiert. Dargestellt sind die relativen Werte der Stressvariante im Verhältnis zur Kontrollvariante.....	60
Abbildung 31: Relativer CCI der vegetativen (V) Trockenstressvarianten im Vergleich zur Kontrolle im Containerversuch 2011/2012. Die Genotypen wurden in Hybriden (<i>Exocet</i> und <i>Ferdie</i>) und Linien (<i>Sesame</i> , <i>SYN 01/101-17</i> , <i>Charly</i> und <i>NPZ 208/03</i>) gruppiert. CCI-Werte wurden unterteilt in Messungen am Spreitengrund (linke Grafik) und Restblatt (rechte Grafik). Die gestrichelte Linie im unteren Teil der Grafik zeigt die Trockenstressphase an.	61
Abbildung 32: Relativer CCI der generativen (G) und doppelten (D) Trockenstressvarianten im Vergleich zur Kontrolle im Containerversuch 2011/2012. Die Genotypen wurden in Hybriden (<i>Exocet</i> und <i>Ferdie</i>) und Linien (<i>Sesame</i> , <i>SYN 01/101-17</i> , <i>Charly</i> und <i>NPZ 208/03</i>) gruppiert. CCI-Werte wurden unterteilt in Messungen am Spreitengrund (linke Grafik) und am Restblatt (rechte Grafik). Die gestrichelte Linie im unteren Teil der Grafik zeigt die Trockenstressphase an.....	62
Abbildung 33: Verlauf des relativen CCI der Trockenstressvariante im Vergleich zur Kontrolle im Containerversuch 2010/2011. Die gestrichelte Linie im unteren Teil der Grafik zeigt die Trockenstressperiode an. Der Trockenstress wurde in 2011 mit Beginn der Blüte für jeden Genotypen einzeln appliziert.	63
Abbildung 34: Verlauf des CCI zwischen dem 14.03.2011 und 05.06.2011 im Containerversuch 2011/2012. Dargestellt sind die Mittelwerte über alle Genotypen einer Variante sowie zugehörige Standardfehler. Die gestrichelten Linien im unteren Teil der Grafik zeigen das Aussetzen der Bewässerung und somit die Zeiträume des vegetativen und generativen Trockenstresses an.....	64
Abbildung 35: CCI-Verlauf während der vegetativen Trockenstressphase (März und April) im Containerversuch 2011/2012. Abgebildet ist der relative CCI der vegetativen Trockenstressvariante im Vergleich zur Kontrolle. Die gestrichelte Linie im unteren Teil der Grafik zeigt die Trockenstressphase an.	65
Abbildung 36: Natürliche Niederschlagsmengen von 2011 der drei Feldstandorte: Hadmersleben (HD), Seligenstadt (SE) und Groß Gerau (GG) sowie ein langjähriges Mittel aus den Jahren 1990 bis 2014.....	67

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 37: <i>Exocet</i> (links) und <i>NPZ 208/03</i> (rechts) vier Tage vor (oben) bzw. einen Tag nach (unten) Beginn der Wiederbewässerung (10.04.2012). Der linke Container stellt jeweils die Kontrolle und der rechte Container die Trockenstressvariante dar.....	78
Abbildung 38: Die Linien <i>Sesame</i> (links) und <i>NPZ 208/03</i> (rechts) am 14.05.2012, etwa 2 Wochen vor Blühende zu welchem Zeitpunkt dann die Zwischenernte stattfand. Abgebildet sind alle Varianten: Kontrolle (K), generativer (G), doppelter (D) und vegetativer (V) Trockenstress. Containerversuch 2011/2012.	86
Abbildung 39: Darstellung der Crossover-Interaktion bei Getreide (modifiziert nach Blum 2010). Hohertragsgenotypen (A) zeigen unter besonders starkem Stress allgemein eine geringere Ertragsleistung als angepasste stressresistentere Genotypen (B).	89
Abbildung 40: CCI-Verlauf während der generativen Trockenstressphase im April und Mai, abgebildet in der relative CCI der generativen Trockenstressvariante im Vergleich zur Kontrolle, Containerversuch 2011/2012.	108

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Anteil der durch Trockenstress betroffenen Anbauflächen verschiedener Kulturarten je Region. Quelle: Li et al. 2009.....	14
Tabelle 2: Alle 20 verwendete Genotypen der Container- und Feldversuche 2010/2011. Weitere Teilauswahl für Containerversuch 2011/2012 (fett gedruckt) sowie die Klimakammer- und Gefäßversuche 2012 (kursiv gedruckt).....	23
Tabelle 3: Physikalische Eigenschaften sowie Nährstoffgehalte des verwendeten Bodens in den Containerversuchen.	27
Tabelle 4: Zugefügte Nährstoffmengen (g/Container) mit applizierter Verbindung (Düngemittel, Nährsalz) der Containerversuche 2010/2011 und 2011/2012.....	29
Tabelle 5: Applizierte Düngermengen des Gefäßversuchs 2012.	33
Tabelle 6: Zusammenhang (Korrelationskoeffizient, nach <i>Pearson</i>) zwischen Ertrag und Wasseraufnahme im Containerversuch 2010/2011. Signifikanzen sind wie folgt dargestellt: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$	39
Tabelle 7: Zusammenhang (Korrelationskoeffizient, nach <i>Pearson</i>) zwischen der direkt gemessenen Blattdicke und der THz-Transmission sowie der indirekt ermittelten THz-Blattdicke (n = 12). Signifikanzen sind wie folgt dargestellt: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$. Gefäßversuch 2012.....	49
Tabelle 8: Zusammenhang zwischen der THz-Transmission und der THz-Wasserkonzentration und den Ernteparametern der Zwischenernte, Frischmasse (FM), Trockenmasse (TM), Wassergehalt (WG) und Wasserkonzentration (WK). Signifikanzen sind wie folgt dargestellt: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$. Containerversuch 2011/2012.....	50
Tabelle 9: Korrelationskoeffizient (r, nach <i>Pearson</i>) zwischen dem CCI und verschiedenen physiologischen Blattparametern unter Kontrollbedingungen im Klimakammerversuch. Signifikanzen sind wie folgt angegeben: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$	56
Tabelle 10: Korrelationskoeffizienten (r, nach <i>Pearson</i>) zwischen dem CCI und verschiedenen physiologischen Blattparametern unter osmotischen Stressbedingungen im Klimakammerversuch. Signifikanzen sind wie folgt angegeben: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$	56
Tabelle 11: Wasseraufnahme (L/Container) zum Ende des Versuchs. Angegeben sind die Mittelwerte der einzelnen Genotypen unter Kontrollbedingungen und den drei unterschiedlichen Trockenstressapplikationen. Containerversuch 2011/2012.	107
Tabelle 12: Ergebnisse der Zwischenernte zu Blühende nach doppelter Stresseinwirkung. Angegeben sind die Mittelwerte der einzelnen Genotypen. Containerversuch 2011/2012.....	107
Tabelle 13: Blühbeginn der in Abbildung 33 dargestellten Genotypen des Containerversuchs 2010/2011.	108

Abkürzungsverzeichnis

ABA	Abscisinsäure
BMEL	Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft
CCI	<i>Chlorophyll Content Index</i>
CCM	<i>Chlorophyll Content Meter</i>
dt	Dezitonne
EMT	Effektiv-Medium-Theorien
FAO	<i>Food and Agriculture Organization of the United Nations</i>
FM	Frischmasse
GG	Groß Gerau
g	Gramm
ha	Hektar
HD	Hadmersleben
HI	<i>Harvest Index</i>
IPCC	<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i>
kg	Kilogramm
L	Liter
mg	Milligramm
PEG	Polyethylenglykol
PUM	Philipps-Universität Marburg
r	Korrelationskoeffizient
ROS	<i>Reactive Oxygen Species</i>
RWC	Relativer Wassergehalt
SE	Seligenstadt
SPAD	<i>Soil Plant Analysis Development</i>
t	Tonne
THz	Terahertz
TM	Trockenmasse
WA	Wasseraufnahme
WG	Wassergehalt
WHK	Wasserhaltekapazität
WK	Wasserkonzentration
WN	Wassernutzung
WNE	Wassernutzungseffizienz

1 Einleitung

1.1 Raps und seine wirtschaftliche Bedeutung

Raps (*Brassica napus* ssp. *napus*, $2n = 38$, AACC) gehört zu der Familie der Brassicaceae und ist aus einer spontanen Kreuzung zwischen Rübsen (*Brassica rapa* L., syn. *campestris*, $2n = 20$, AA) und Kohl (*Brassica oleracea* L., $2n = 18$, CC) hervorgegangen (U. N. 1935). Als Nutzpflanze findet Raps bereits seit Jahrhunderten Verwendung. Der erste Anbau von Raps erfolgte in Europa im 14. Jahrhundert. Zunächst wurde Rapssaat zur Gewinnung von Lampenölen sowie technischen Ölen verwendet (Kempken und Kempken 2012). Erst durch züchterische Eingriffe und somit der erheblichen Verringerung von Erucasäure und Glycosinolaten im Korn, wurde Raps auch für die tierische und menschliche Ernährung nutzbar. Mitte der siebziger Jahre kamen die ersten 0-Rapssorten und anschließend die ersten 00-Rapssorten in Deutschland auf den Markt. In den 1990er Jahren wurde der Rapsanbau wiederum großen Veränderungen unterzogen. Nach Mais, Zuckerrübe und Roggen war Raps die vierte Nutzpflanze, bei welcher erfolgreich Hybridsorten in Deutschland etabliert werden konnten. Seither ist der Rapsanbau sowohl in Deutschland als auch weltweit deutlich angestiegen (Abbildung 1).

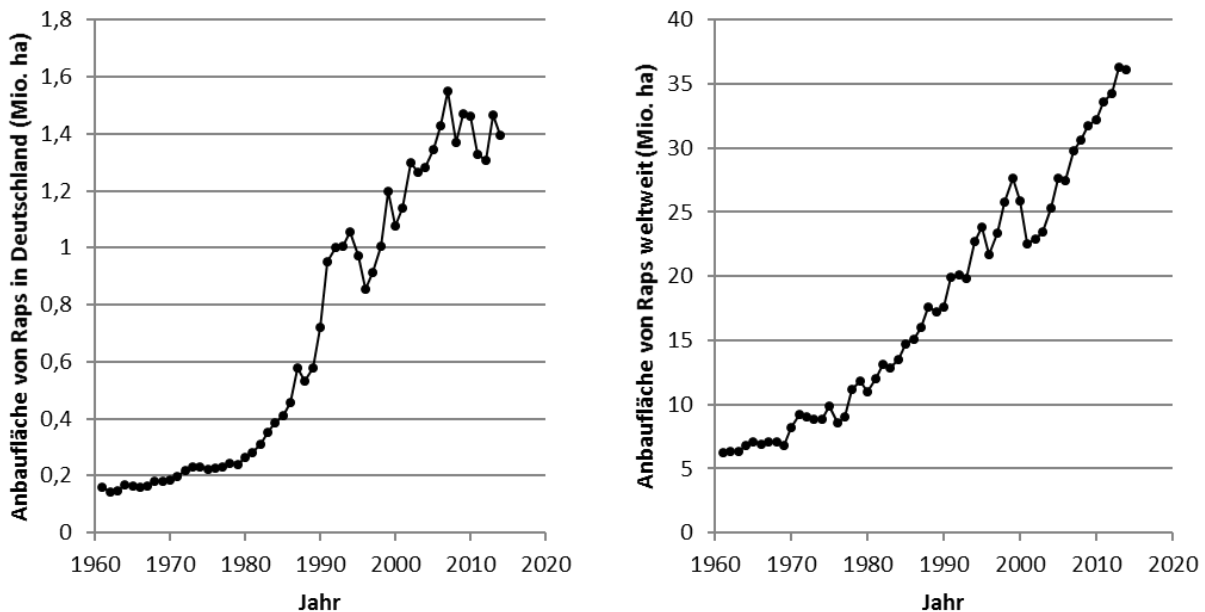


Abbildung 1: Anstieg der Anbaufläche von Raps in Deutschland (links) und weltweit (rechts) seit 1960. Quelle: <http://www.fao.org/faostat/en/> (Stand 2017).

Zum jetzigen Zeitpunkt ist Raps eine der bedeutendsten Ölpflanzen. Seit den späten neunziger Jahren nimmt Raps weltweit hinter der Sojabohne (*Glycine max* L.) Platz zwei der wichtigsten Ölpflanzen ein (<http://www.fao.org/faostat/en/>; Stand 2017). Die Produktion weltweit belief sich 2014 auf 73,8 Mio. t. Deutschland zählt nach Kanada, China und Indien zu den vier Hauptproduzenten im Rapsanbau. Neben der Anbaufläche von 1,4 Mill. ha ist die hohe Flächenleistung bei Raps ein wesentlicher Faktor der zur

hohen Produktion in Deutschland beiträgt. Zur Ernte 2014 betrug der Hektarertrag im Durchschnitt 4,45 t/ha (BMEL 2014).

1.2 Wasser als wichtiger Faktor in der landwirtschaftlichen Produktion

Wassermangel ist einer der limitierendsten Faktoren der Landwirtschaft (Pennisi 2008). Zum derzeitigen Zeitpunkt werden etwa 70 % des global genutzten Wassers vom landwirtschaftlichen Sektor beansprucht (Siebert et al. 2010). Allein durch den Bevölkerungsanstieg soll der Wasseranspruch der Landwirtschaft bis zum Jahr 2025 weiter um mindestens 25 % ansteigen (Seckler et al. 1998). Verschärft wird diese Situation durch die in Zukunft an Häufigkeit und Ausmaß ansteigenden Wetterereignisse (IPCC 2014). Neben zunehmenden heftigen Niederschlägen, werden sich auch Hitzewellen und Dürren häufen. Der aktuelle Bericht des *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC) besagt zudem, dass die Temperatur weltweit bis zum Ende des 21. Jahrhundert um 1,5°C bis 2,0 °C ansteigen wird. Ein aktuelles Beispiel bot die im Westen der USA jahrelang anhaltende Dürreperiode (2012-2015). Die beispielsweise im Jahr 2014 dadurch erzeugten wirtschaftlichen Verluste beliefen sich auf 2,2 Milliarden U.S. Dollar, wobei sowohl direkte Kosten (Ernteverluste und Bewässerung) als auch indirekte wirtschaftliche Kosten berücksichtigt wurden. Zudem war ein enormer Verlust von 17.100 Arbeitsstellen zu verzeichnen (Howitt et al. 2014).

Auch in Europa wird der Klimawandel auf die Landwirtschaft voraussichtlich erheblichen Einfluss nehmen (Lehner et al. 2006, Falloon und Betts 2010, IPCC 2014). In Zentral- und Südeuropa wird eine Erhöhung der Temperaturen sowie ein Rückgang von Niederschlägen in den Sommermonaten erwartet. Dies wird mit großer Wahrscheinlichkeit das Ertragspotential vieler Kulturarten reduzieren. In Nordeuropa hingegen werden wahrscheinlich die Niederschläge im Winter zunehmen. In Kombination mit erhöhten Temperaturen, auch in den Wintermonaten, ist hier ein erhöhtes Ertragspotential landwirtschaftlicher Kulturen zu erwarten (zusammengefasst in Supit et al. 2010 und Olesen et al. 2011). Durch einen früher im Jahr beginnenden meteorologischen Frühling könnte es bereits bis 2020 zu einer deutlichen Verlängerung der Vegetationsperiode kommen. Diese anfangs wärmeren Bedingungen fördern die Frühjahrsentwicklung und das Wachstum der Pflanzen und haben so einen positiven Einfluss auf die Ertragsentwicklung. Bezogen auf Deutschland wird sich dies lediglich auf nordwestliche, atlantisch beeinflusste Regionen beziehen (Olesen et al. 2011). Langfristig gesehen, werden jedoch auch hier die zunehmend trockeneren Bedingungen erhebliche negative Auswirkungen auf die Landwirtschaft haben.

Schon im letzten Jahrzehnt war Europa und somit auch Deutschland mit außergewöhnlichen Hitzewellen und Trockenheitsereignissen konfrontiert. Im Jahr 2003 wurde in Europa durch die im August dominierende Hitzewelle der heißeste Sommer seit über 100 Jahren erfasst (Deutscher Wetterdienst, <http://www.wetterdienst.de>). In weiten Teilen Frankreichs und der Iberischen Halbinsel lagen für mehrere Wochen die täglichen Maximaltemperaturen zwischen 7,5°C und 12,5°C über dem langjährigen Mittel (Barriopedro et al. 2011). In 2010 traf Westrussland eine ebenso ausgeprägte Hitzewelle, welche jedoch die landwirtschaftliche Produktion in Europa nicht stark beeinflusste. Aus Abbildung 2 ist ersichtlich, dass es vor allem in 2003 als auch durch die überdurchschnittlich warmen Sommermonate in 2006 und 2007 zu deutlichen Ertragseinbußen kam (Bastos et al. 2014). Zudem sind besonders in Deutschland die Auswirkungen der Frühsommertrockenheit im Jahre 2011 sichtbar. Mit 88 L Niederschlag pro Quadratmeter war das Frühjahr 2011 das zweitrockenste seit 130 Jahren (Deutscher Wetterdienst,

<http://www.wetterdienst.de>). Besonders das Niederschlagsdefizit im März und April während der Blüte von Raps und Weizen wirkten sich negativ auf die Erträge aus. So fielen die Raps-erträge im Durchschnitt in Deutschland unter 3 t/ha. Auch die Weizenerträge lagen durchschnittlich nur knapp über 7 t/ha.

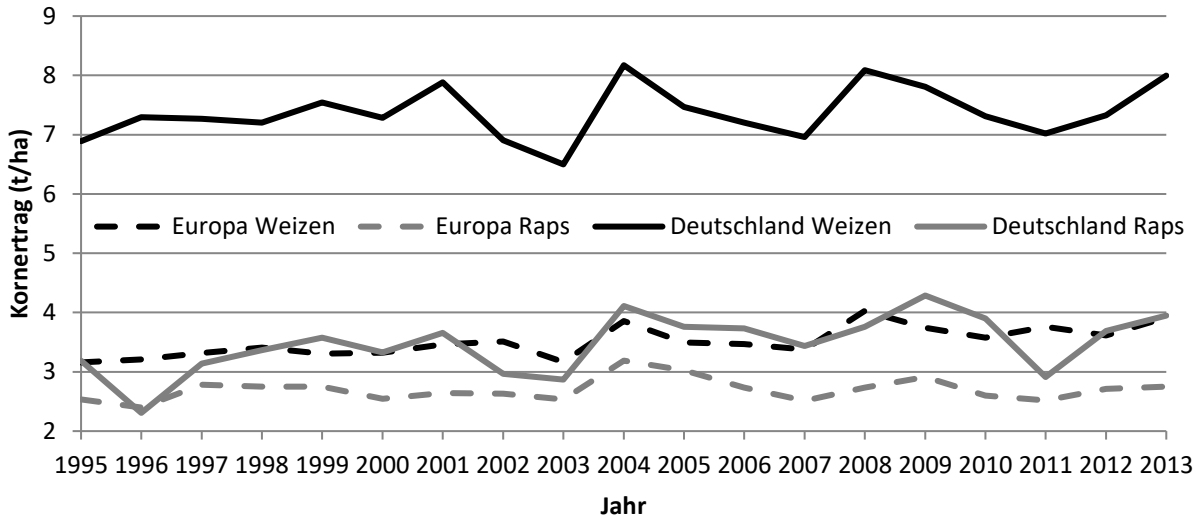


Abbildung 2: Verlauf der jährlich Kornerträge (t/ha) von Weizen und Raps in Deutschland und Europa seit 1995.

1.3 Wirkung von Wassermangel auf die Pflanze

Wassermangel beeinflusst die Landwirtschaft weltweit maßgeblich. Schätzungen zufolge stehen aufgrund von unzureichender Wasserverfügbarkeit nur etwa 16 % der potentiell landwirtschaftlich nutzbaren Flächen zur Verfügung (Alexandratos et al. 2012). Hinzu kommt, dass jährlich auftretender Trockenstress die Produktion auf den landwirtschaftlichen Flächen stark beeinträchtigt. In Tabelle 1 sind weltweite Beispiele von einzelnen, durch Trockenstress geprägten, Jahre und deren Auswirkungen auf bestimmte Kulturen zusammengefasst.

Tabelle 1: Anteil der durch Trockenstress betroffenen Anbauflächen verschiedener Kulturarten je Region. Quelle: Li et al. 2009.

Region	Kulturart	Durch Trockenstress betroffener Anteil der Anbaufläche (Jahr)
Afrika	Weizen	80 % (1991)
Europa	Mais	60 % (2004)
Nord Amerika	Weizen	47 % (1989)
Süd Amerika	Mais	50 % (1993)
Ost Asien	Mais	50 % (2006)
Süd Asien	Weizen	65 % (2000)
Süd-Ost Asien	Reis	65 % (1997)

Trockenstress entsteht, wenn Wasserverluste im Boden und ein damit einhergehendes Absinken des Bodenwasserpotentials die Mobilisierung des Wassers durch die Pflanze erschweren. Dies hat zur Folge, dass das Fließ-Gleichgewicht zwischen Boden und Pflanze gestört ist. Das Wasserpotential in der

Einleitung

Pflanzenzelle muss somit ebenfalls reduziert werden, damit die Pflanze weiterhin in der Lage ist Wasser aus dem Boden aufzunehmen.

Um das Wasserpotential abzusenken, hat die Pflanze die Möglichkeit sich osmotisch anzupassen. Durch Synthese von osmotisch aktiven Substanzen und der Akkumulation dieser Osmotika in der Zelle, sinkt das Wasserpotential (Verslues und Juenger 2011). Prolin sowie Zucker wie Glukose, Fruktose, Saccharose und Myo-Inositol konnten bisher bereits mit einer osmotischen Anpassung bei Raps in Verbindung gebracht werden (Hatzig et al. 2014). Durch die osmotische Anpassung kann die Pflanze den Turgor aufrechterhalten. Eine Stabilisierung des Turgors und somit auch des Wachstums kann die Pflanze alternativ auch durch eine Zellwandlockerung erreichen. Ein Anstieg der Zellwandextensibilität kann durch verschiedene Mechanismen erreicht werden. Die Änderung des pH-Wertes bzw. die Aktivierung von zellwandlockernden Proteinen wie den Expansinen im Apoplasten kann die Lockerung von Zelluloseverbindungen fördern (Wu 2001; Fan und Neumann 2004). Alternativ kann die Produktion von Reaktiven Sauerstoffspezies (*Reactive Oxygen Species*, ROS) im Apoplasten dazu führen, dass Polysaccharide der Zellwand ohne die Einwirkung von Enzymen aufgespalten werden und so die Zellwand gelockert werden kann (Zhu et al. 2007).

Falls die Pflanze nicht in der Lage ist sich osmotisch anzupassen, besteht auch die Möglichkeit den Wasserverbrauch anzupassen. Eine strengere stomatäre Regulation und somit eine eingeschränkte Transpiration vermindern einen übermäßigen Wasserverlust der Pflanze über die Blätter. Membranständige Protonenpumpen fördern durch einen Auswärtstransport von Protonen eine Hyperpolarisation der Schließzellen-Membran. Dies aktiviert spannungsgesteuerte Kaliumkanäle und treibt somit einen Einstrom von Kalium gegen das Konzentrationsgefälle und mit dem Potentialgefälle an. Anionen-spezifische Kanäle gewähren einen gleichzeitigen Einstrom von beispielsweise Cl^- , NO_3^- und Malat⁻ (Roelfsema und Hedrich 2005). Hierdurch wird ein Ladungsausgleich bewirkt. Durch die Erhöhung der Ionenkonzentrationen im Zellinneren strömt Wasser in die Zelle, und bewirkt einen Anstieg des Turgors in den Schließzellen und damit eine Öffnung des Stomas. Unter Trockenstress kommt es durch einen Anstieg von Abscisinsäure zu einer Inhibierung der Protonenpumpen in den Schließzellmembranen, was eine Membrandepolarisierung zur Folge hat. Der daraus folgende Ausstrom von Kalium und Anionen lässt den Turgor in den Schließzellen wieder absinken und das Stoma schließt sich (Daszkowska-Golec und Szarejko 2013).

Folglich können Pflanzen, die in der Lage sind ihren Wasserstatus durch eine strengere stomatäre Regulation aufrechtzuerhalten, unter bestimmten Bedingungen als trockenresistent bezeichnet werden. Eine Messung des Wassergehalts kann daher als Merkmal für das Niveau der Resistenz genutzt werden.

Durch die Schließung der Stomata wird nicht nur die Wasserabgabe reduziert, sondern im Gegenzug auch die Aufnahme von Kohlenstoffdioxid gesenkt. Dies führt u.a. dazu, dass durch Trockenstress die Photosyntheseleistung der Pflanze minimiert wird. Die zweite grundlegende Ursache für eine eingeschränkte Photosynthese ist eine Hemmung des Kohlenstoffmetabolismus. Welche der beiden Faktoren hauptursächlich ist konnte bis zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht geklärt werden (Pinheiro und Chaves 2011, Reddy et al. 2004). Langfristig führt Trockenstress und eine damit einhergehende Herabsenkung der Photosyntheseleistung jedoch zu einem Abbau von Chlorophyll (nachgewiesen u.a. bei Weizen (Sarker et al. 1999), Erdnuss (Arunyanark et al. 2008), Rosmarin (Munné-Bosch und Alegre 2000)). Es wird vermutet, dass durch diesen Abbau von Chlorophyll die sogenannte Photooxidation verhindert

werden soll. Die absorbierte Lichtenergie wird in der Regel über verschiedene Rezeptoren in der Lichtreaktion auf den endständigen Akzeptor NADP⁺ übertragen. Steht jedoch nicht ausreichend NADP⁺ zur Reduktion zur Verfügung, da der Calvin-Zyklus und weitere Stoffwechselprozesse gehemmt sind, können die Elektronen direkt auf Sauerstoff übertragen werden. Die hierdurch entstandenen reaktiven Sauerstoffspezies können zellschädigend wirken (Biehler und Fock 1996; Munné-Bosch und Alegre 2000).

Der Abbau von Chlorophyll ist demnach ein protektiver Mechanismus der Pflanze, welcher verhindern soll, dass übermäßig viel Chlorophyll angeregt wird und somit mehr Elektronen fließen, als durch adäquate Akzeptoren aufgefangen werden können. Es kann also vermutet werden, dass Pflanzen, die in der Lage sind unter Trockenstress die Chlorophyllkonzentrationen aufrechtzuerhalten, gleichzeitig auch ihre photosynthetische Aktivität erhalten können und somit als resistenter anzusehen sind.

1.4 Züchtung trockenstressresistenter Pflanzen

1.4.1 Selektion auf Trockenstressresistenz in der Zielumwelt

Die Züchtung von trockenstressresistenten Sorten gliedert sich grundlegend in zwei Strategien auf. Die erste Strategie setzt darauf, potentielle, ertragsstarke Genotypen in einer optimalen Umgebung ohne Trockenstress zu selektieren. Sie folgt der Theorie, dass eine positive Korrelation des Ertrages zwischen optimalen und suboptimalen Bedingungen besteht. Dieses Konzept ist jedoch oft kontrovers diskutiert worden (Richards 1978a, Ceccarelli 1989, Araus et al. 2002, Blum 2005). Die Frage, die sich hier stellt, ist, ob die grundlegenden Eigenschaften einer Hohertragsorte sich überhaupt mit denen einer trockenstressresistenten Sorte vereinbaren lassen. Bei der zweiten Strategie wird die züchterische Selektion in der eigentlichen, trockenstress-beeinflussten Zielumwelt durchgeführt. Hier zeigt sich jedoch die Problematik, Trockenstress in seiner großen Variation bezüglich Ausprägung, Zeitpunkt und Dauer definieren zu können. Hinzu kommt die geringe Heritabilität der Merkmals Trockenresistenz, da dieses polygen bedingt wird. Hierdurch wird der Züchtungsfortschritt innerhalb dieses Ansatzes noch weiter verlangsamt (Mitra 2001).

Welche grundlegenden Eigenschaften es sind, die eine Selektion unter optimaler Bewässerung ausschließen könnten, diskutieren Araus et al. (2002) und Blum (2005) anhand der Ertragsgleichung von Passioura (1996). Die Gleichung definiert den Kornertrag (E) als das Ergebnis von zwei Eigenschaften einer Pflanze: Die Wasseraufnahme (WA) und die Wassernutzungseffizienz (WNE) des Kornertrags.

$$E = WA * WNE \text{ Kornertrag}$$

Lange Zeit wurde eine reduzierte Wasseraufnahme als eines der zentralen Merkmale eines trockenstressresistenten Genotyps ausgewiesen. Jedoch ist dies nur unter sehr starken Trockenstressbedingungen bzw. bei terminalem Stress der Fall. Im mediterranen Raum, im Osten von Australien oder auch in Indien ist dieses Merkmal aufgrund des Wassermangels im späten generativen Stadium vorteilhaft. Durch die reduzierte Wasseraufnahme sind die Wasservorräte im Boden weniger schnell erschöpft. Diese Strategie impliziert oftmals auch eine frühe Blüte bzw. Abreife, durch welche die Pflanze dem Wassermangel bei terminalem Stress umgeht. Eine solche Strategie wird daher oft auch als

„*Escape*“-Strategie bezeichnet. In vielen anderen Gebieten, in denen Landwirtschaft betrieben wird, äußert sich der Trockenstress jedoch durch schlecht vorhersehbare Niederschläge und so kurze Perioden von Wassermangel (Blum 2005). Hier wäre eine eingeschränkte Wasseraufnahme aufgrund der relativ kurzen Dauer des Trockenstresses nicht von Nutzen.

Aus der Menge der Wasseraufnahme und dem daraus resultierenden Kornertrag ergibt sich die Wassernutzungseffizienz. Ein Genotyp, welcher das limitierte Wasser effektiver nutzen kann wäre ein anderer Genotyp wäre prinzipiell als trockenstressresistenter zu bezeichnen. Aber auch hier hängt es von der Art des einwirkenden Trockenstresses ab. Bei nur mildem bis moderatem oder nur kurz andauerndem Stress wäre eine hohe Wassernutzungseffizienz hinderlich, da auch hier ein wichtiger Faktor die absolute Wasseraufnahme ist. Ein Genotyp, welcher in der Lage ist mehr Wasser aufzunehmen, wird bei mildem Stress das Wachstum aufrechterhalten können. Bei sehr ausgeprägtem Wassermangel kann es hingegen nützlich sein, relativ wenig Wasser aufzunehmen und dieses zudem effektiv zu nutzen (Araus et al. 2002).

Es zeigt sich, dass eine Selektion auf Trockenstressresistenz unter optimalen Bedingungen als schwierig anzusehen ist. Die vorteilhafte Ausprägung eines Merkmals ist von der jeweiligen Art des Trockenstress abhängig. Eine erfolgreiche Selektion kann daher nur erfolgen, wenn der Trockenstress der Zielumwelt klar definiert werden kann.

1.4.2 Anzuchtssysteme und deren Auswirkungen auf das Pflanzenwachstum

Neben Feldversuchen, stellen Gefäßversuche eine wesentliche Alternative dar, um das Pflanzenwachstum unter verschiedenen kontrollierten Umwelteinflüsse zu untersuchen. Diese Umweltfaktoren, wie z.B. biotische oder abiotische Stressfaktoren oder Unterschiede in den Wachstumssubstraten, der Temperatur oder in der Nährstoffversorgung, können gezielt appliziert und variiert werden. Ebenso können äußere Einflussfaktoren, deren Einwirkungen nicht zielgerichtet sind, wie es bei Feldversuchen oftmals der Fall ist, ausgeschlossen werden. Demnach ist die Reproduzierbarkeit bei Gefäßversuchen als weitaus höher anzusehen als bei Feldversuchen.

Gefäßversuche finden somit auch in der Wissenschaft immer mehr Anwendung. In Abbildung 3 ist die Anzahl der auf der Plattform „*webofknowledge.com*“ veröffentlichten Fachartikel dargestellt, die das Stichwort „*pot experiment*“ enthalten. Es zeigt sich, dass seit 1990 die Anzahl an veröffentlichten Artikeln enorm angestiegen ist. Es scheint also, dass Forschungsergebnisse mittlerweile vermehrt auf Basis von Gefäßversuchen erzeugt werden.

Einleitung

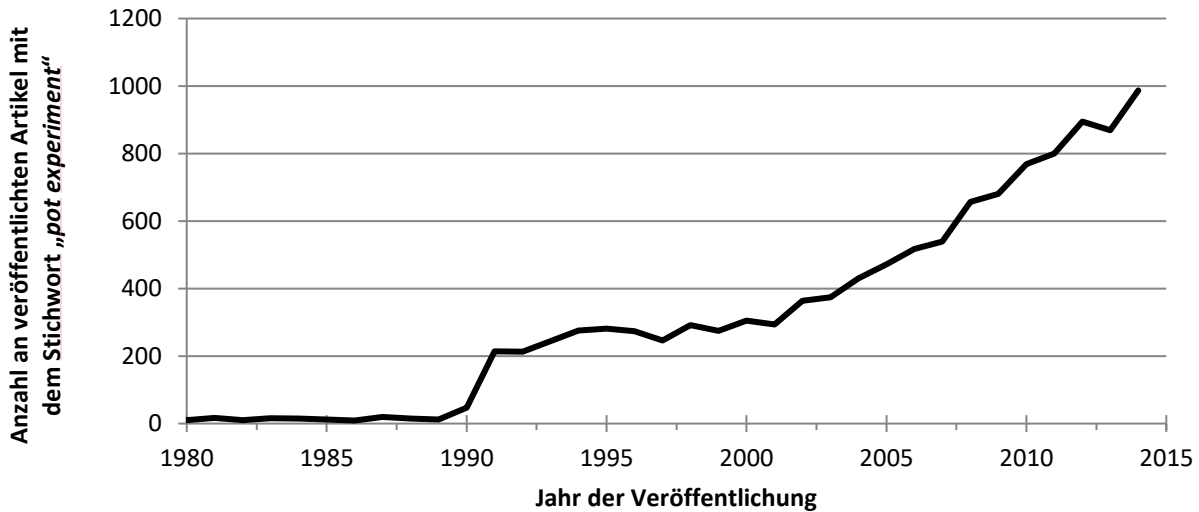


Abbildung 3: Anstieg der Anzahl an veröffentlichten wissenschaftlichen Artikel mit dem Stichwort "pot experiment" von 1980 bis 2014. Als Suchmaschine diente *Web of Knowledge* (<http://apps.webofknowledge.com>).

Auf dem Gebiet der Pflanzenzüchtung werden Gefäßversuche genutzt, um neues genetisches Material genauer zu untersuchen. Phänotypische Variationen für wichtige Zuchtmerkmale können identifiziert bzw. in das Zuchtmaterial integriert werden. Weiter können Gefäßversuche dazu dienen Selektionsparameter zu identifizieren, die später den Züchtungsprozess beschleunigen können. Die Vorteile sind, dass molekulare bzw. physiologische Selektionsparameter eine geringere Anfälligkeit gegenüber Genotyp-Umwelt-Wechselwirkungen aufweisen (zusammengefasst in Berger et al. 2010). Nach einer erfolgreichen Identifikation eines Selektionsparameters im Gefäßversuch ist es jedoch notwendig, diesen auch im Feld zu verifizieren. Dieser Transfer vom Gefäßversuch zum Feld scheint jedoch oftmals problematisch zu sein (McKersie et al. 1999; Mohamed et al. 2001; Passioura 2012).

Erst wenige Studien haben sich mit dieser Übertragungslücke zwischen Gefäßversuchen und Feld beschäftigt. Ein wichtiger Grund scheint jedoch das geringe Bodenvolumen der genutzten Gefäße zu sein (zusammengefasst in Passioura 2006). Dadurch ergibt sich eine Limitierung von Nährstoffen, Sauerstoff und Wasser. Speziell bei Untersuchungen von Trockenstress kommt hinzu, dass der applizierte Trockenstress im Vergleich zu den Bedingungen im Feld oftmals zu stark ausgeprägt ist. Zudem unterscheiden sich Zeitpunkt und Dauer der Trockenstressphase häufig von den Gegebenheiten auf dem Feld. Auch die kontrollierten Bedingungen im Gefäßversuch bei dem nur ein Stressfaktor das Wachstum der Pflanze beeinflusst, existiert so auf dem Feld nicht. Vielmehr kommt eine Kombination mehrerer Stressarten den natürlichen Bedingungen näher (Mittler 2006; Collins et al. 2008).

1.4.3 Phänotypisierung – die Herausforderung im Selektionsprozess

Der Fortschritt, der in den letzten Jahren in der Sequenzieretechnik geleistet wurde, hat es ermöglicht für relativ geringe Kosten genetische Daten zu generieren. Eine Genotypisierung allein reicht jedoch noch nicht

Einleitung

aus, um die Leistung eines Genotyps einschätzen zu können. Die Verknüpfung dieser Daten mit einer bestimmten phänotypischen Ausprägung ist essentiell. Nur so können molekulargenetische Daten effektiv genutzt und zusammenhängend interpretiert werden. Es werden, seit den enormen Fortschritten im Bereich der Genotypisierung durch die Etablierung von Hochdurchsatzverfahren, mehr denn je effektive und sichere Phänotypisierungsmethoden bzw. Selektionstechniken benötigt. Dieser Bedarf wird oftmals als *Phenotyping Bottleneck* (dt. Flaschenhals) der neuen Pflanzenzüchtung bezeichnet (Furbank und Tester 2011; Yang et al. 2014; Breccia und Nestaries 2014).

Eine Messung von Wassergehalt und Chlorophyllgehalt könnten zwei wichtige Ansatzpunkte bilden auf Trockenstressresistenz zu selektieren. Die Terahertztechnik steht erst seit wenigen Jahren zur Verfügung und könnte eine innovative Technik darstellen, den Wassergehalt im Blatt zerstörungsfrei und schnell zu ermitteln. *Chlorophyll Content Meter* sind hingegen weit verbreitet und werden bereits seit Jahrzehnten in der Landwirtschaft bzw. Wissenschaft zur Schätzung des Chlorophyllgehaltes und damit zur Einschätzung der Stickstoffversorgung genutzt.

Beide Techniken könnten als effektive Selektionstechniken der Phänotypisierung dienen. Jedoch bedarf es einer umfangreichen Überprüfung, ob diese Techniken sich tatsächlich und uneingeschränkt für die Anwendung unter Trockenstress bzw. zur Selektion auf Trockenstressresistenz eignen.

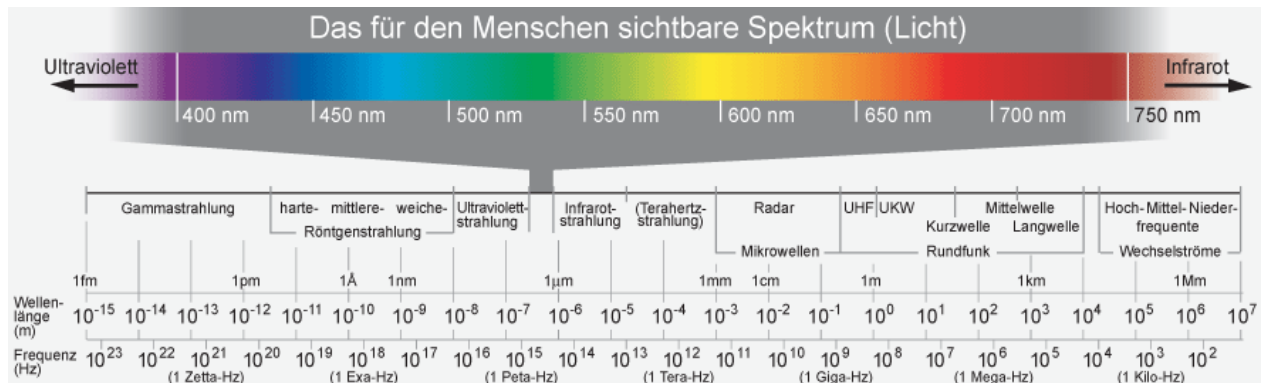


Abbildung 4: Das elektromagnetische Spektrum. Gezeigt sind u.a. der Strahlungsbereich der untersuchten Selektionstechniken: *Chlorophyll Content Meter* (Sichtbares Licht und Infrarotstrahlung) und Terahertzstrahlung. Quelle: www.spektrum.de.

Anwendung von Terahertzstrahlung in der Pflanzenphysiologie

Die Messung elektromagnetischer Wellen können einen Ansatzpunkt bilden, den Wasserstatus auf indirektem Wege bestimmen zu können. Hierfür wurden in der Vergangenheit primär die jeweils wassersensitiven Bereiche der Mikrowellen oder der Infrarotstrahlung genutzt. Beide Bereiche sind durch spezifische Wellenlängen charakterisiert, welche vom Wasser in der Pflanze absorbiert bzw. abgelenkt werden. Der Mikrowellenbereich erstreckt sich über eine Wellenlänge von 1 bis 300 GHz. Die Nutzung von Mikrowellen beruht auf der Permittivität, also der dielektrischen Leitfähigkeit des Blattes, welche mit der Veränderung des Wassergehaltes variiert (Jördens et al. 2009). Ein Nachteil der Messung in diesem Bereich ist, dass die Permittivität in diesem Bereich stark von der Salinität des Wassers im Blatt abhängig ist (Ulaby und Jedlicka 1984). Je nach Konzentration gelöster Ionen kann es zu einer Beeinflussung des Messergebnisses kommen. Infrarot-Strahlung hingegen ist definiert im Frequenzbereich von 300 GHz bis

Einleitung

400 THz. Im Allgemeinen wird Infrarotstrahlung in nahes Infrarot (780 nm bis 1400 nm) und kurzwelliges Infrarot (1400 nm bis 3000 nm) unterteilt. Eitel et al. (2006) konnte anhand von Versuchen an Pappeln (*Populus spp.*) zeigen, dass sich besonders kurzwellige Infrarotstrahlung für die Untersuchung von mildem bis moderatem Trockenstress eignet. Bei beiden Frequenzbereichen sind allein Reflektionsmessungen und keine Transmissionsmessungen am Pflanzenmaterial möglich. Durch die komplexe Reflektionsgeometrie der Blattoberfläche sowie der Beeinflussung der Strahlungsdetektion durch äußere Einflussfaktoren kann es dadurch zu einer Verfälschung des Messergebnisses kommen (Breitenstein et al. 2011).

Die Terahertzstrahlung wiederum ist eine elektromagnetische Welle, welche im Spektrum zwischen Infrarotstrahlung und Mikrowellen angesiedelt ist. Eine genaue Abgrenzung des Frequenzbereichs, welcher dieser Strahlung zuzuordnen ist, ist schwierig. Meist wird ein Bereich zwischen 100 bis 300 GHz und 1 bis 3 THz angegeben (Breitenstein et al. 2011, Born et al. 2014, Ge et al. 2014). Das Prinzip der Messung beruht auf der Tatsache, dass Wassermoleküle aufgrund des Dipolcharakters eine hohe Wechselwirkung mit der Terahertzstrahlung eingehen. Folglich wird die Terahertzstrahlung von dem Wasser im Blatt absorbiert und es können Rückschlüsse auf den Blattwassergehalt gezogen werden. Eine geringere THz-Transmission weist demnach auf einen höheren Wassergehalt im Blatt hin.

Im Vergleich zur Strahlung anderer Frequenzbereiche ist die THz-Strahlung erst seit etwa drei Jahrzehnten nutzbar (Jepsen et al. 2011). Die Voraussetzung hierfür war die Entwicklung des Femtosekundenlasers in den 1980er Jahren. Durch diesen konnten elektromagnetische Pulse erzeugt werden, deren Frequenz hauptsächlich in den THz-Bereich fällt. Mit Hilfe von spezifischen photoleitfähigen Dipol-Antennen konnte dann die infrarote Laserstrahlung in THz-Wellen konvertiert werden (Scheller 2011). Neben der anfänglichen Nutzung in der Astronomie, der Molekularspektroskopie und der Plasmadiagnostik, hat die THz-Strahlung seit etwa 15 Jahren den Weg in die Anwendung der Pflanzenphysiologie gefunden (Hadjiloucas et al. 1999, Siegel 2004). Eine kommerzielle Nutzung der THz-Strahlung im bspw. dem Bereich der Stressphysiologie bei Pflanzen ist jedoch zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht in größerem Umfang durchgeführt worden. Die Komplexität und Kosten der Messsysteme waren und sind zum noch vergleichsweise hoch, weswegen sich Messungen an pflanzlichem Material bisher primär auf das Labor beschränkten. Es wurden jedoch bereits die verschiedensten Ansätze auf experimenteller Ebene genutzt, um den Wasserstatus von Pflanzen auf eine nicht-invasive Weise durch THz-Strahlung zu ermitteln. Hadjiloucas et al. (1999) waren die Ersten, welcher THz-Strahlung nutzte, um den Wasserstatus einer Pflanze indirekt zu messen. Er konnte einen klaren Zusammenhang zwischen THz-Transmission und dem Wasserverlust (g/Pflanze) durch Trockenstress zeigen. Jedoch wurde bemerkt, dass die Blattdicke eine wichtige Einflussgröße bei der Datenerhebung war. Ein besonderer Vorteil der THz-Strahlung ist, dass Transmissionsmessungen durchgeführt werden können. Bei einer Transmissionsmessung sollte jedoch die Dicke des Pflanzenmaterials bekannt sein, um einen Vergleich zwischen Messungen an Blättern verschiedener Dicke zu ermöglichen. Vor wenigen Jahren wurden dann die ersten Modelle vorgestellt, um die Blattdicke in die Berechnungen der THz-Transmission mit einzubeziehen. Die ersten Versuche an Nutzpflanzen wurden daraufhin vorgestellt (Jördens et al. 2009, Breitenstein et al. 2011).

Nutzung von indirekten Chlorophyllmetern in der Pflanzenzüchtung

Indirekte Chlorophyllmessgeräte werden bereits seit Beginn der 1990 Jahre in der Landwirtschaft verwendet (Bieber 2007). Der genutzte Strahlungsbereich umfasst meist den Bereich des sichtbaren

Einleitung

Lichtes und den der Infrarotstrahlung.

Anfangs konzentrierte sich die Anwendung auf das Management der Stickstoffdüngung. Mit der Zeit kamen weitere Bereiche wie die Untersuchung der Blattseneszenz oder abiotischer und biotischer Stressanfälligkeiten hinzu. Anhand einer Vielzahl von Studien konnte gezeigt werden, dass Chlorophyllmeter als Selektionstechnik für Trockenstressresistenz (Arunyanark et al. 2008, Khan et al. 2010, Gholamin und Khayatnezhad 2011, Khayatnezhad et al. 2011) oder auch Salzstressresistenz (James et al. 2002, El-Hendawy et al. 2007, Kiani-Pouya und Rasouli 2014) genutzt werden können. Schon Schepers et al. (1996) konnten zeigen, dass das Reflektionsspektrum von Blättern deutlich durch Trockenstress verändert wird. Es konnte ein signifikanter Einfluss von Trockenstress bei den folgenden Wellenlängen belegt werden: 550, 650, 710, 850 und 940 nm.

Der genaue Einfluss von Trockenstress auf die Messergebnisse mit Chlorophyllmetern ist jedoch bis heute noch nicht vollständig geklärt. Es gibt sowohl Studien, die zeigen, dass die gemessenen Chlorophyllwerte in Folge von Trockenstress absinken (Schlemmer et al. 2005, Fanaei et al. 2009, János 2010, Khayatnezhad et al. 2011), oder auch ansteigen (u.a. Zhang et al. 2007, Arunyanark et al. 2008, Khan et al. 2010). Ebenso gibt es Untersuchungen, die zeigen konnten, dass unter andauerndem Trockenstress Werte der indirekten Chlorophyllmessungen zunächst ansteigen und später wieder abfallen (Yadollahi et al. 2011, IZANLOO et al. 2008). Eine genauere Einschätzung des Verhaltens von tatsächlichen und indirekt bestimmten Chlorophyllgehalten soll im Rahmen der vorliegenden Arbeit gegeben werden.

2 Zielsetzung der Arbeit

Übergeordnetes Ziel der Arbeit war es, verschiedene Anzuchtssysteme sowie Selektionstechniken zu untersuchen und zu überprüfen, inwiefern diese sich für die Züchtung von Trockenstressresistenz in Winterraps (*Brassica napus* L. *napus*) eignen. Zu den Anzuchtssystemen zählen das Containersystem sowie Gefäß- bzw. *in vitro*-Systeme in der Klimakammer. Als Selektionstechniken wurden die THz-Methode und das *Chlorophyll Content Meter* (CCM-200 plus) gewählt. Diese wurden an einem Set von 20 Winterrapsgenotypen getestet. In beiden Anzuchtssystemen wurden Messungen mit Hilfe der Selektionstechniken durchgeführt, so dass in den Untersuchungen die Themenschwerpunkte „Anzuchtssysteme“ und „Selektionstechniken“ kombiniert wurden.

Das Container-System wurde zunächst grundlegend auf eine Eignung zur Pflanzenanzucht geprüft. Der Fokus lag hierbei auf dem Vergleich der Kornerträge verschiedener Rapsgenotypen des Containerversuchs zu den Bedingungen auf dem Feld. Diesem Etablierungsversuch 2010/2012 folgte im Vegetationsjahr 2011/2012 ein weiterer Containerversuch, bei dem verschiedene Rapsgenotypen auf ihre Trockenstressreaktion unter drei unterschiedlichen Trockenstressszenarien untersucht wurden. Neben dem Kornertrag waren Biomasse und Wasseraufnahme wichtige Parameter, die für die Charakterisierung der Genotypen verwendet wurden.

Sowohl bei der innovativen THz-Methode, als auch bei dem bereits etablierten *Chlorophyll Content Meter* wurde zunächst die Anwendbarkeit geprüft. Anhand der THz-Methode sollte es möglich sein, eine Aussage über den Wasserstatus der Pflanze zu treffen. Das *Chlorophyll Content Meter* diente hingegen zur Messung der Chlorophyllpigmentkonzentration im Blatt. Beide Techniken wurden sowohl unter Kontrollbedingungen als auch unter verschiedenen Trockenstressszenarien getestet, um so zu überprüfen, ob sich diese zur Unterscheidung genotypischer Trockenstressreaktionen eignen.

3 Material und Methoden

3.1 Auswahl der Winterrapsgenotypen

Ziel bei der Auswahl der Genotypen war es, eine repräsentative Stichprobe, die den aktuellen Stand der Züchtung bezüglich Trockenstressresistenz widerspiegelt, zu erhalten. Im Zuge dessen wurden Winterrapsgenotypen ausgewählt, welche zufolge der jeweiligen Züchter besonders gut bzw. schlecht an Trockenstress angepasst sind. Ziel war es ein möglich breites Spektrum an Varianz von Trockenstressresistenz abzudecken. Es handelte sich bei den Rapsgenotypen sowohl um Hybride als auch Inzuchtlinien. Bei der Auswahl wurden eingetragene Sorten wie auch Genotypen verwendet, die sich zu diesem Zeitpunkt noch in der Sortenprüfung befanden. In Tabelle 2 sind die Winterrapsgenotypen zusammengefasst.

Tabelle 2: Alle 20 verwendete Genotypen der Container- und Feldversuche 2010/2011. Weitere Teilauswahl für Containerversuch 2011/2012 (fett gedruckt) sowie die Klimakammer- und Gefäßversuche 2012 (kursiv gedruckt).

	Name	Züchtungsart (Hybrid, Linie)	Züchter	Blüte	Pflanzenlänge	Verhalten bei Trockenstress
1	Rohan	H	NPZ	sehr früh	mittel	sehr gut
2	NK Formula	H	Syngenta	früh	lang	sehr gut
3	Twister	L	Syngenta	spät	lang	sehr gut
4	Chagall	L	SW Seeds	früh	mittel	sehr gut
5	NPZ 208/03	L	NPZ	früh	mittel	sehr gut
6	Exocet	H	DSV	mittel	lang	gut
7	Elektra	H	Raps Gbr	früh	mittel	gut
8	Artoga	H	Limagrain	früh	mittel	gut
9	Tasman	L	Limagrain	mittel	mittel	gut
10	Castille	L	Monsanto	spät	lang	gut
11	Charly	L	DSV	mittel	mittel-lang	gut
12	Alpaga	L	Serasem	mittel	mittel	mittel
13	Ferdie	H	Dieckmann	mittel	lang	schlecht
14	Sesame	L	Serasem	spät	lang	schlecht
15	Express	L	NPZ	früh	kurz	schlecht
16	NPZ 265/99	L	NPZ	früh	mittel	schlecht
17	NPZ 012/10	L	NPZ	früh	kurz	schlecht
18	Contact	L	Monsanto	früh	kurz-mittel	schlecht
19	SYN 01/101-17	L	Syngenta	früh	mittel	schlecht
20	NK Jetix	L	Syngenta	früh	kurz	schlecht

Im Vegetationsjahr 2010/2011 wurden alle in Tabelle 2 aufgezeigten 20 Genotypen verwendet. Im folgenden Jahr 2011/2012 wurden die Containerversuche mit einer Teilauswahl von sechs Genotypen weitergeführt. Diese Auswahl wurde anhand der Feldversuche in 2010/2011 getroffen. Hierbei wurde darauf geachtet, dass das Set eine große Variation bezüglich der Reaktion auf Trockenstress abdeckt und sowohl Linien als auch Hybride beinhaltet. Bei den anschließenden Gefäß- und Klimakammerversuchen wurde das gleiche Prinzip angewendet.

3.2 Selektionstechniken

3.2.1 Das THz-Gerät und die damit verbundene Messtechnik

Das Gerät zur Messung der Terahertz(THz)-Transmission der Blätter wurde für die vorliegende Arbeit von der Arbeitsgruppe der Angewandten Halbleiterphysik der Philipps-Universität in Marburg (PUM) entwickelt. Die im Folgenden dargestellte THz-Transmission beschränkt sich allein auf den Frequenzbereich von 150 GHz bis 250 GHz. Es wurde ein gepulstes System, statt dem zuvor oftmals verwendeten Dauerstrich-System, verwendet. Dieses hat zum Vorteil, dass die gesamte Bandbreite von Frequenzen eines Pulses für die Messung genutzt werden kann. Wie zuvor in Kapitel 1.4.3 erläutert kann THz-Strahlung von Wasser absorbiert bzw. abgelenkt werden. Auf diese Weise ist es möglich, von der gemessenen THz-Transmission durch das Blatt auf den Wassergehalt zu schließen.

Um bei der Messung ebenfalls die Blattdicke berücksichtigen zu können, wurden Effektiv-Medium-Theorien (EMT) mit in die Berechnungen einbezogen. Diese Theorien versuchen das Durchdringen von elektromagnetischen Wellen durch Mischsysteme wie etwa ein Blatt zu erfassen. Durch die Grenzflächen verschiedener Materialien mit unterschiedlicher Permittivität im Blatt, ist es möglich, dass ein Teil der Energie aufgrund von Reflektion oder Streuung umgelenkt werden kann. Durch das Wissen der Permittivität der einzelnen Bestandteile, Blattmaterial, Wasser und Luft, und deren Zusammenspiel kann anschließend der Anteil der einzelnen Bestandteile und somit indirekt auch die Blattdicke effektiver ermittelt werden (Scheller 2011).

Nach der Messung der THz-Transmission wird daher die THz-Blattdicke mit Hilfe der Effektiv-Medium-Theorie nach Landau, Lifshitz und Looyenga und Bruggeman berechnet (Looyenga 1965, Bruggeman 1935). Anhand dieser ist es möglich, die THz-Transmission auf das gemessene Blattvolumen zu beziehen und so die THz-Wasserkonzentration (Vol. %) zu ermitteln. Alle drei Parameter wurden direkt als Messwerte ausgegeben.

Vor jeder Messung eines Blattes wurde eine Referenzmessung durchgeführt, wobei die Strahlungsintensität, welche den Detektor erreicht, als 100 % gesetzt wurde. Auf diese Weise konnten Umwelteinflüsse wie Luftfeuchtigkeit und Partikel in der Luft direkt in die folgende Messung mit einbezogen werden. Die Messungen wurden mit Hilfe eines Messkopfs durchgeführt. Um während der etwa 20 Sekunden langen Messung das Blatt im Messkopf zu stabilisieren, wurde das Blatt in eine Messzange eingespannt (siehe Abbildung 5). Die Messstelle hat einen Durchmesser von etwa 35 mm.



Abbildung 5: Aufbau des THz-Messgerätes (links), Anwendung des THz-Gerätes im Containerversuch 2012 (Mitte) und der Messzange und des Messkopfes kurz vor einer Messung (rechts).

3.2.2 Das Chlorophyll Content Meter CCM-200 plus

Für die indirekten Chlorophyllmessungen wurde das CCM-200 plus (*OptiScience*, Hudson, USA) verwendet. Das CCM-200 plus ist ein Handgerät mit den Maßen von 152 mm*82 mm*25 mm und einem Gewicht von 162 g. Die Messfläche beträgt 0,71 cm². Der ausgegebene Messwert ist der *Chlorophyll Content Index* (CCI), welcher der Quotient aus der prozentualen Transmission der Wellenlänge 931 nm und der Wellenlänge 653 nm ist (Abbildung 6). Laut Hersteller dient die Messung im infraroten Bereich (931 nm) als Referenz, um physikalische Unterschiede (primär Zellwand) auszugleichen. Hingegen wird Licht im roten Bereich (653 nm) im Wesentlichen von Chlorophyll absorbiert. Dies konnte in mehreren Studien bestätigt werden (u.a. Knipling 1970, Parry et al. 2014).

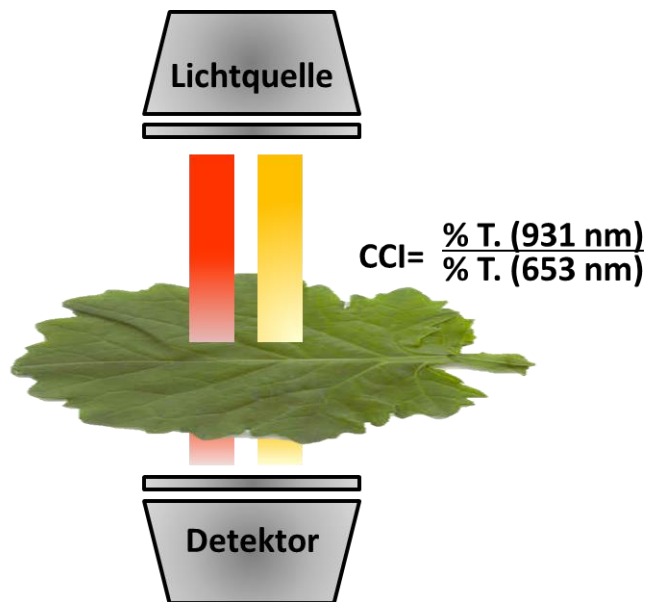


Abbildung 6: Darstellung des Messverfahrens des CCM-200 plus nach Angaben des Herstellers *OptiScience*.

3.3 Feldversuche 2010/2011

Die 20 Winterrapsgenotypen wurden im Vegetationsjahr 2010/2011 auf insgesamt drei Feldstandorten angebaut: Groß Gerau (49°56'N, 8°30'E, 92 m ü. N.N.), Hadmersleben (51°59'N, 11°18'E, 86 m ü. N.N.) und Seligenstadt (49°52'N, 10°8'E, 268 m ü. N.N.). Die Standorte wiesen in diesem Vegetationsjahr eine Durchschnittstemperatur von 9,8°C, 8,5°C und 8,4°C und eine Niederschlagsmenge von 600 mm, 480 mm bzw. 580 mm auf. Die vorliegenden Bodenarten der Standorte zeigten eine hohe Varianz, von einem diluvialen schwachhumosen Sandboden in Groß Gerau über einem sandigen Lehmboden bei Seligenstadt bis hin zu einer lössreichen Parabraunerde bei Hadmersleben.

Anfang September 2010 wurden die Versuche mit einer Aussaatstärke ausgesät, dass 55 bis 60 Pflanzen/m³ erzielt werden konnten. Durch drei Wiederholungen und zwei Behandlungen (beregnet und unberegnet) ergaben sich jeweils 120 Parzellen, welche jeweils in zwei vollrandomisierten Blockanlagen angelegt waren. Um eine zuverlässige Ertragsermittlung zu gewährleisten, wurde eine Mindestparzellengröße von 17,1 m² angesetzt. Pflanzenschutz und Düngung wurde den örtlichen Gegebenheiten angepasst, wobei jedoch darauf geachtet wurde, dass keine Wachstumsregler verwendet wurden. Über alle Standorte hinweg wurden im April mit den ersten Beregnungsmaßnahmen begonnen. In Seligenstadt wurde die Kontrollvariante mit insgesamt 60 mm bis zu Ernte hin beregnet, auf den Standorten Groß Gerau und Hadmersleben hingegen mit 145 mm und 175 mm. Die Trockenstressvariante wurde nicht zusätzlich beregnet.

3.4 Containerversuche 2010/2011 und 2011/2012

Für die ganzjährigen Versuche mit 20 Winterrapsgenotypen unter kontrollierbaren Bedingungen wurden Container mit einem Volumen von 120 L, einer Tiefe von 0,9 m und einer oberen Fläche von 0,4 * 0,4 m verwendet. Als Versuchsstandort diente ein Folienhaus auf der Versuchstation des Institutes für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung I in Rauischholzhausen/Ebsdorfergrund (50°45'N, 8°53'E, 245 m ü. N.N.). Der Boden, der in die Container eingefüllt wurde, wurde einem Feldstandort des gleichen Institutes nahe Groß-Gerau (49°56'N, 8°30'E, 92 m ü. N.N.) entnommen. Es handelte sich hierbei um ein Sand-Lehm-Gemisch, welches zunächst getrocknet, gereinigt und anschließend auf bodenphysikalische Eigenschaften und den Nährstoffgehalt untersucht wurde. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in Tabelle 3 zusammengefasst.

Material und Methoden

Tabelle 3: Physikalische Eigenschaften sowie Nährstoffgehalte des verwendeten Bodens in den Containerversuchen.

	Oberboden	Unterboden
pH (in 0,01 M CaCl)	7,6	7,9
Ton (%)	9,54	4,39
Schluff (%)	11,59	7,40
Sand (%)	78,88	88,21
Bodenart*	Sandiger Lehm	Lehmiger Sand
P (mg/100 g)	21,9	7,0
K (mg/100 g)	8,5	7,1
Mg (mg/100 g)	4,4	3,0
N (%)	0,127	0,028
S (%)	0,055	0,021
CaCO ₃ (%)	7,27	7,02
C (%)	2,471	1,241

*nach FAO, Richtlinien zur Bodenbestimmung

Bei der Bereitstellung des Bodens wurde zwischen Ober- und Unterboden unterschieden, um die Bedingungen auf dem Feld bestmöglich zu simulieren. Im Vegetationsjahr 2010/2011 wurde 90 kg Unterboden und 67 kg Oberboden eingefüllt. Im Jahr 2011/2012 betrug die Masse an Unterboden ebenfalls 90 kg. An Oberboden wurden 61 kg eingefüllt.

Die Bewässerung der Pflanzen orientierte sich an der Wasserhaltekapazität (WHK) des eingefüllten Bodens. Diese wurde ermittelt, indem die genannte Menge an Boden in einen Container eingefüllt wurde, der an der unteren Seite perforiert war. Anschließend wurde der Boden mit Wasser gesättigt. Die Menge an Wasser, die von dem Boden nach 48 h gegen die Schwerkraft gehalten werden konnte, wurde als 100 % Wasserhaltekapazität definiert. Mittels einer hydraulischen Waage wurden die Container regelmäßig gewogen und konnten entsprechend der Wasserhaltekapazität des Bodens bewässert werden. Die Kontrollvariante wurde so über die gesamte Vegetationsperiode auf 60 % WHK gehalten. Um die Gewichte der Container zu kontrollieren, wurden diese mindestens einmal pro Woche gewogen und anschließend auf das Sollgewicht aufgegossen. Bewässerungen zwischen diesen Zeitpunkten erfolgten mithilfe von Probewägungen von etwa 4 bis 5 Container, die zur Gewichtsabschätzung der übrigen Container verwendet wurden. Um das Spektrum an Umwelteinflüssen wie Sonneneinstrahlungen und Temperaturschwankungen zu reduzieren, wurden an den äußeren Seiten der Versuchsanlage Randcontainer aufgestellt, welche nicht in die Versuchsauswertung einbezogen wurden. Sie wurden auf die gleiche Weise behandelt wie die Container des Versuches.



Abbildung 7: Folienhaus, welches für die Containerexperimente 2010/2011 und 2011/2012 herangezogen wurde. Eine zusätzliche Belüftung durch Herablassen der Seitenwände ist möglich.

3.4.1 Durchführung der Containerversuche

Die Aussaat in den Containern erfolgte jeweils im Oktober (10.10.2010 bzw. 27.10.2011). Hierzu wurden an fünf Stellen jeweils drei Körner in einer Tiefe von 2 cm im Container ausgesät. Nach der Keimung wurde auf fünf Pflanzen pro Container vereinzelt, wobei vier Pflanzen in einem Quadrat angeordnet waren, während sich die fünfte Pflanze in der Mitte befand (siehe Abbildung 8).

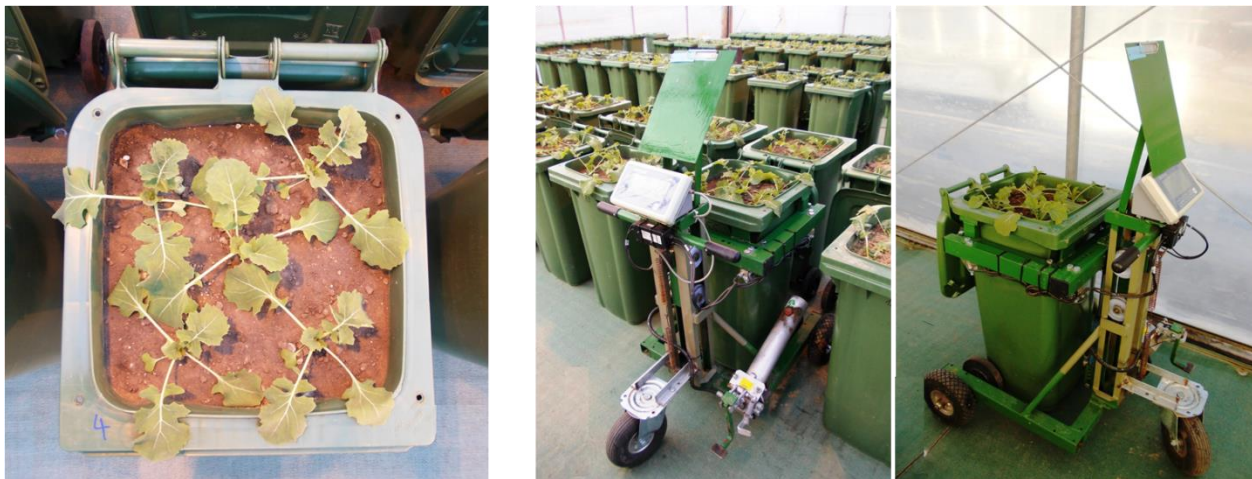


Abbildung 8: Darstellung des Aussaatmusters der Container (links) sowie die hydraulische Wiegeeinrichtung (rechts)

Vor der Befüllung der Container wurde der getrocknete Oberboden mit einer Grundmineraldüngung vermischt. Die darauffolgenden Düngungen wurden mit Hilfe von Nährlösungen durchgeführt, um eine

schnelle Aufnahme der Nährstoffe zu gewährleisten. Sie erfolgten zur Blattentwicklung (BBCH 15-17) im Februar und zu Beginn der Entwicklung der Blütenanlagen (BBCH 51-53) im April.

Tabelle 4: Zugefügte Nährstoffmengen (g/Container) mit applizierter Verbindung (Düngemittel, Nährsalz) der Containerversuche 2010/2011 und 2011/2012.

Aussaat	2010/2011	Nährsalz bzw. Düngemittel	2011/2012	Nährsalz bzw. Düngemittel
N	0,77	Kalkammonsalpeter	0,70	Kalkammonsalpeter
Ca	0,30	Kalkammonsalpeter	0,27	Kalkammonsalpeter
P	0,57	Superphosphat	0,86	Superphosphat
K	4,00	Kornkali	4,49	Patentkali
Mg	0,80	Kornkali, Bittersalz	1,08	Patentkali, Bittersalz
S	1,82	Bittersalz	4,34	Patentkali, Bittersalz
Februar				
Cu	0,16	CuSO ₄ * 5 H ₂ O	0,16	CuSO ₄ * 5 H ₂ O
Zn	0,32	ZnSO ₄ * 7 H ₂ O	0,32	ZnSO ₄ * 7 H ₂ O
B	0,031	H ₃ BO ₃	0,031	H ₃ BO ₃
Mn	0,08	MnSO ₄ * H ₂ O	0,08	MnSO ₄ * H ₂ O
Mg	0,39	MgSO ₄ * 7 H ₂ O	-	-
S	0,55	s.o.	0,29	s.o.
März/April				
N	2,4	NH ₄ NO ₃	2,56	NH ₄ NO ₃
K	4,16	K ₂ HPO ₄ , Patentkali	1,21	K ₂ HPO ₄
P	0,4	K ₂ HPO ₄	0,96	K ₂ HPO ₄
Mg	0,8	Patentkali	0,96	MgSO ₄ * 7 H ₂ O
S	2,24	Patentkali	1,27	MgSO ₄ * 7 H ₂ O

3.4.2 Trockenstressapplikation in den Containerversuchen

Im ersten Containerversuch im Vegetationsjahr 2010/2011 wurde Trockenstress appliziert, indem zu Beginn der Blüte (BBCH 61, 09.-19.04.2011) individuell für jeden Container die Bewässerung ausgesetzt wurde. Nachdem der Boden auf eine WHK von 30 % abgetrocknet war, wurde er bis zum Erntezeitpunkt auf diesem Level gehalten.

Für den zweiten Containerversuch 2011/2012 wurde eine andere Stressapplikation gewählt. Statt einer reduzierten Wassergabe wurde die Bewässerung ganz ausgesetzt. Zudem wurden drei verschiedene Stressbehandlungen zu unterschiedlichen Zeitpunkten angesetzt: (I) eine vegetative Stressphase während Blattentwicklung und des Schossens (BBCH 15-17 bis BBCH 50-55, März bis 10.04.2012), (II) eine generative Stressphase während der Blüte (BBCH 60 bis BBCH 69, 20.04.2012 bis 16.05.2012) sowie (III) eine doppelte Stressbehandlung, bei der beide Stressphasen kombiniert wurden. Die Container der doppelten Stressphase wurden zweifach angelegt, wobei ein Set (IIIa) nach Ende der zweiten Stressphase und anschließender kurzzeitiger Wiederbewässerung geerntet wurde. Diese Zwischenernte fand Ende Mai statt. Das zweite Set (IIIb) der doppelten Stressbehandlung wurde wie die übrigen Trockenstressvarianten am Ende der Vegetationsperiode geerntet. Insgesamt wurden die Pflanzen der ersten Stressphase für 36

Tage und der zweiten 26 Tage nicht bewässert. Die Pflanzen der doppelten Stressapplikation wurden zwischen beiden Phasen (10.04.2011 bis 20.04.2011) 10 Tage lang wieder auf 60 % WHK eingestellt. Es wurden drei Wiederholungen jeder Kombination von Genotyp und Behandlung angesetzt. Im ersten Versuch belief sich die Anzahl der Container durch die Verwendung von 20 Winterrapsgenotyp und zwei Behandlungen auf 120 Container zuzüglich den Randcontainern. Der zweite Versuch umfasste durch den reduzierten Genotypenumfang von sechs und die erweiterte Behandlungsanzahl von insgesamt fünf 90 Container. Abbildung 7 verdeutlicht die Entwicklungsstadien, zu denen der Trockenstress in beiden Containerversuchen appliziert wurde.

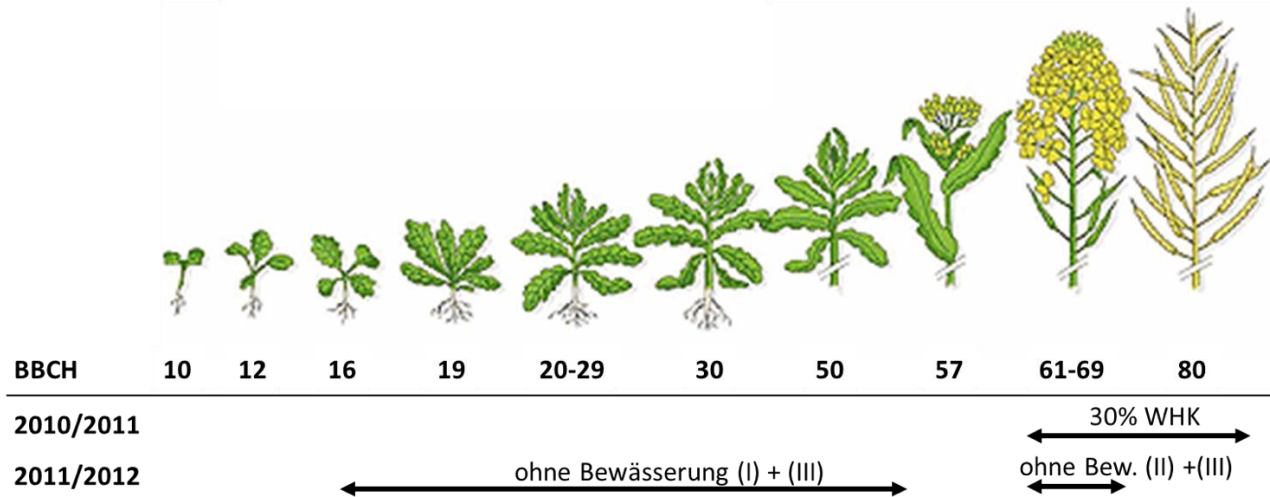


Abbildung 9: Zeitpunkte der Trockenstressphasen in den Containerversuchen 2010/2011 und 2011/2012. Abbildung der BBCH-Stadien von Raps abgeändert nach <http://www.rapsbleibtraps.de>.

3.4.3 Datenerhebung in den Containerversuchen

Ernte und Biomasseerträge

Etwa 9-10 Tage vor der Ernte (20.07.2011 bzw. 02.07.2012) wurde die Bewässerung jeweils in allen Varianten ausgesetzt, um die Abreife der Pflanzen zu fördern. Im beiden Containerversuchen wurde der Kornertrag zur Kornreife in allen Varianten ermittelt. Nach der Ernte wurden die Pflanzen zunächst für einige Tage luftgetrocknet und anschließend aufgeteilt in Haupt- und Nebentriebe gedroschen.

Im zweiten Containerversuch 2011/2012 wurde neben der Ernte zur Kornreife auch eine Zwischenernte Ende Mai (22.05.2012) durchgeführt. Diese Ernte erfolgte allein bei der Variante, bei der doppelt Trockenstress appliziert wurde. Es wurde die Frisch- und Trockenmasse der ausgebildeten Schoten des Haupttriebes, der Blattmasse sowie des Restsprosses ermittelt. Die Trockenmasse wurde bestimmt, indem das Pflanzenmaterial nach Trocknung bei 80°C für 36 h rückgewogen wurde. Der Wassergehalt der einzelnen Parameter wurde aus der Differenz von Frisch- und Trockenmasse ermittelt, die Wasserkonzentration durch die zusätzliche Division durch die Trockenmasse.

Wasseraufnahme

Die Wasseraufnahme der Container wurde ermittelt, indem die Gewichtsverluste der Container zwischen zwei Wiegezeitpunkten abzüglich der Bewässerungsmenge addiert wurden:

$$\sum_{k=1}^n C_{n+1} - C_n - W_n$$

Wobei n die Anzahl der Wiegezeitpunkte ist, C_n das Containergewicht vor der Wiegung zum Zeitpunkt n und C_{n+1} das Containergewicht ebenfalls vor der darauffolgenden Wiegung. W_n ist die Bewässerungsmenge zwischen Zeitpunkt n und $n+1$.

Die Zahl der Wiegezeitpunkte belief sich in den Monaten März bis Juni auf 20 im Jahr 2011 bzw. 22 im Jahr 2012. In dem Zeitraum der Aussaat im Herbst bis zum Frühjahr wurde aufgrund der geringen Wasseraufnahme pauschal bei jedem Container dieselbe Menge an Wasser gegossen und daher die individuelle Wasseraufnahme nicht ermittelt. Die Evaporation wurde bei der Berechnung der Wasseraufnahme nicht berücksichtigt. Die Wassernutzungseffizienz im Containerversuch 2011/2012 wurde berechnet, indem der Kornertrag in Relationen zur Wasseraufnahme bis einschließlich dem 06.06.2012 gesetzt wurde.

THz-Messungen

Im Containerversuch 2011/2012 wurde an zwei Terminen THz-Messungen durchgeführt. Die ersten Messungen wurden am 15.05.2012 und 16.05.2012 während der generativen Trockenstressphase durchgeführt, die zweiten Messungen nach Wiederbewässerung am 21.05.2012 und 22.05.2012. Aufgrund des Umfangs der Messungen mussten diese jeweils auf zwei Tage verteilt werden. Die Zwischenernte fand nach Abschluss der zweiten Messung statt. So war es möglich, die Daten der THz-Messungen mit den gravimetrischen Messungen zur Zwischenernte zu vergleichen. Bis zur Zwischenernte wurde jedem Container, bei welchem zuvor die Bewässerung ausgesetzt war, täglich 2 L zugegeben. Da ab 16.05.2012 die Container der doppelten Stressvariante wiederbewässert wurden, belief es sich am Ende auf 12 L.

Um die Variation des Blattwassergehaltes über die gesamte Pflanze besser erfassen zu können, wurde die THz-Transmission an einem jüngeren und einem älteren voll entwickelten Blatt ermittelt. Von jedem Container wurden jeweils die vordersten drei Pflanzen gemessen, so dass pro Container sechs Messwerte erhoben wurden. Der Stichprobenumfang umfasste demnach neun Messungen pro Genotyp, Variante und Blattebene. Im Anschluss an die THz-Messungen wurden die Pflanzen innerhalb der nächsten 24 Stunden geerntet.

An beiden Messterminen wurden THz-Messungen in allen Varianten und Genotypen durchgeführt. Im Folgenden wird vorrangig auf die Ergebnisse der generativen und der doppelten Trockenstressvarianten eingegangen, da diese für zur Validierung der THz-Messung und die Anwendbarkeit derer als Selektionstechnik herangezogen wurden.

CCI Messungen

Der indirekte Chlorophyllgehalt mittels CCI wurde ebenfalls in beiden Containerversuchen untersucht. Im ersten Containerversuch wurde der CCI an zwei Terminen (31.03.2011 und 04.04.2011) vor Beginn der Trockenstressperiode, sowie an zwei Zeitpunkten während der Trockenstressphase Ende April und Mitte

Material und Methoden

Mai gemessen. Es wurden Messungen an allen Genotypen durchgeführt. Die Messungen erfolgten an einem voll entwickelten Blatt auf mittlerer Blattebene an allen fünf Pflanzen eines Containers.

Im zweiten Containerversuch wurden in einem umfangreicheren Ausmaß Chlorophyllwerte erhoben. Die Messungen wurden mit dem Einsetzen des vegetativen Trockenstresses begonnen und im ein- bzw. zweiwöchigen Rhythmus durchgeführt. Es wurden Messungen an allen sechs Genotypen in der Kontrolle sowie in allen drei Trockenstressvarianten durchgeführt. Für die Messungen wurden drei Pflanzen (die mittlere Pflanze sowie beide Pflanzen an der rechten Seite) eines Containers herangezogen. Pro Pflanze wurde ein voll entwickeltes Blatt der mittleren Ebene gewählt und drei Messwerte erhoben: Am Spreitengrund, an der Spreitenspitze und in der Mitte des Blattes.

3.5 Gefäßversuch

Durchführung

Folgende vier Winterrapsgenotypen wurden für den Gefäßversuch verwendet: *Ferdie*, *Exocet*, *Charly* und *NPZ 208/03*. Diese Genotypen wurden bereits in den Feld- und Containerversuchen von 2011 und 2012 untersucht und umfangreich beschrieben. Der Versuch wurde mithilfe von Mitscherlich-Gefäßen mit einem Volumen von 6 L im Gewächshaus bzw. in der Klimakammer durchgeführt. Der hier verwendete Boden bestand zu einem Drittel aus tonigem Lehmboden und zu zwei Dritteln aus Quarzsand. Das Bodengemisch wurde zunächst getrocknet, aufgedüngt (Hakaphos Basis 3 3+15+36(+4), COMPO EXPERT GmbH, Münster) und anschließend in die Mitscherlich-Gefäße gefüllt. Die verwendeten Düngermengen sind in Tabelle 5 zusammengefasst. Pro Genotyp und Variante wurden insgesamt vier Gefäße angelegt, wobei jeweils vier Pflanzen pro Gefäß angezogen wurden.

Tabelle 5: Applizierte Düngermengen des Gefäßversuchs 2012.

Makronährstoffe	Menge pro Gefäß	Mikronährstoffe	Menge pro Gefäß
Stickstoff	0,20 g	Bor	1,33 mg
Phosphor	0,43 g	Kupfer	1,33 mg
Kalium	2,00 g	Eisen	13,33 mg
Magnesium	0,16 g	Mangan	3,33 mg
Schwefel	0,60 g	Molybdän	0,07 mg
		Zink	1,00 mg

Für die ersten zwei Wochen der Vegetation (Ende September 2012) wurden die Pflanzen im Gewächshaus angezogen. Auf diese Weise konnte der Einfluss des natürlichen Tagesrhythmus' für die Herbstausaat genutzt werden. Nach etwa zwei Wochen wurden die Pflanzen in die Klimakammer umgesetzt, um so während der Trockenstressphase die Umweltbedingungen besser kontrollieren zu können. In der Klimakammer herrschten konstante Bedingungen von 15°C Tages- und 10°C Nachttemperatur sowie eine Tageslänge von 13 Stunden. Die Kontrollvariante wurde durch die tägliche Bewässerung auf einer Wasserhaltekapazität von 60 % gehalten. Nach einem weiteren zweiwöchigen Wachstum wurde in der Trockenstressvariante die Bewässerung reduziert, so dass diese innerhalb von 7 Tagen auf eine WHK von 20 % abtrockneten. Bis zum Ende des Experiments wurde die Variante auf dieser WHK gehalten. Nach weiteren zwei Wochen nach Beginn des Trockenstresses wurden die Messungen durchgeführt. Zu diesem Zeitpunkt befanden sich die Pflanzen im Wachstumsstadium BBCH 17-19.

Datenerhebung

Sämtliche Messungen wurden am jeweils jüngsten, voll entwickelten Blatt einer Pflanze durchgeführt. Dazu wurde zunächst die THz-Messung durchgeführt und die Messstelle markiert. Anschließend wurde die Blattdicke mittels einer digitalen Messschraube an drei Stellen der vorherigen THz-Messung bestimmt. Dieser Wert wurde für den Vergleich zwischen THz-Daten und Blattdicke verwendet. Insgesamt wurden drei der vier Pflanzen eines Genotyps und Variante für eine Messung herangezogen.

3.6 Klimakammeranzucht

Vier der bereits näher untersuchten Winterrapsgenotypen wurden für die Anzucht in der Klimakammer verwendet: *Ferdie*, *Exocet*, *Charly* und *NPZ 208/03*. Das verwendete Anzuchtssystem wurde von Sarah Hatzig, Justus-Liebig-Universität Gießen, entwickelt und bereits umfangreich für die Anwendung von Trockenstressversuchen getestet (Hatzig et al. 2014). Es handelt sich um ein *in vitro*-Anzuchtssystem, bei dem die Pflanzen in wässrigem Substrat kultiviert werden. Der Trockenstress wird durch Etablierung eines osmotischen Stresses simuliert.

Zu Beginn wurde das Saatgut mit Hilfe einer dreiprozentigen NaOCl-Lösung für 10 min sterilisiert. Jeweils ein Same wurde anschließend 1 cm tief in ein Mikroreaktionsgefäß (0,2 mL) eingesetzt, welches mit Agar-Gel [1,5 % (w/v)] gefüllt war. Das untere Ende der Gefäße wurde abgeschnitten, um ein Herauswachsen der Wurzeln zu ermöglichen. Zur Keimung wurden die Gefäße für drei Tage bei Dunkelheit und Raumtemperatur inkubiert. Anschließend wurden Plastikröhrchen (Falcon® Röhrchen, 50 mL) als Anzuchtgefäße verwendet. Durch ein passendes Loch im Deckel war es möglich, die Mikroreaktionsgefäße über dem Plastikröhrchen zu positionieren. Die darin enthaltene Nährlösung wurde mit MS Medium angesetzt (Murashige und Skoog 1962) und enthielt folgende Nährstoffkonzentrationen: NH_4NO_3 (10,54 mmol/L), KNO_3 (9,61 mmol/L), CaCl_2 (1,53 mmol/L), MgSO_4 (0,77 mmol/L), KH_2PO_4 (0,64 mmol/L), H_3BO_3 (51,28 $\mu\text{mol/L}$), MnSO_4 (51,14 $\mu\text{mol/L}$), FeNaEDTA (51,14 $\mu\text{mol/L}$), ZnSO_4 (15,30 $\mu\text{mol/L}$), KI (2,56 $\mu\text{mol/L}$), Na_2MoO_4 (0,53 $\mu\text{mol/L}$), CoCl_2 (0,06 $\mu\text{mol/L}$), CuSO_4 (0,05 $\mu\text{mol/L}$).

Für die weitere Anzucht in der Klimakammer wurden folgende Wachstumsbedingungen eingestellt: 16°C und 65 % relative Luftfeuchtigkeit für die Tagesbedingungen (16 h) und 12°C und 75 % relative Luftfeuchtigkeit für Nachtbedingungen (8 h). In den ersten 14 Tagen nach der Keimung war die Nährstofflösung zunächst halb konzentriert. Nach den ersten sieben Tagen in Nährlösung wurden jeweils zwölf Pflanzen mit Hilfe eines Lochgitters in 10 L Kästen (Tiefe von 15 cm) positioniert. Durch Belüftung der Nährlösung in den Kästen konnte eine regelmäßige Durchmischung gewährleistet und Sauerstoffmangel in der Rhizosphäre vorgebeugt werden. Einmal pro Woche wurde die Nährlösung gewechselt.



Abbildung 10: Hydroponisches Anzuchtssystem nach Hatzig et al. 2014: Linke Abbildung zeigt die Plastikröhrchen als Anzuchtgefäß der ersten 7 Tage (aufgenommen von Sarah Hatzig, JLU Giessen), rechte Abbildung zeigt die 10 L Kästen mit Lochgitter als Anzuchtgefäß der restlichen 12 Tage (noch ohne Belüftung). Klimakammerversuch 2012.

An Tag 17 der Anzucht (14 Tage nach der Keimung) hatten alle Pflanzen BBCH-Stadium 12 erreicht und der osmotische Stress wurde eingeleitet. Dafür wurde zur Nährlösung der Stressvariante Polyethylenglycol (PEG 6000) in einer Konzentration von zunächst 2,5 % (w/w) hinzugefügt. Nach 48 h (Tag 2 der Behandlung) wurde nach den durchgeführten Messungen die PEG-Konzentration auf 5 % (w/w) erhöht. Parallel wurde in der Kontrollvariante die Nährlösung täglich gewechselt. Im Abstand von 24 Stunden wurden an fünf Tagen in Folge nach Beginn des Stresses Chlorophyllmessungen und Biomassebestimmungen durchgeführt.

Datenerhebung

Die Chlorophyllmessungen und Biomassebestimmungen wurden an fünf Tagen in Folge nach Beginn des Stresses im Abstand von 24 Stunden durchgeführt. Bei jeder der fünf Ernten wurden zunächst indirekte Chlorophylldaten mit Hilfe des CCMs am größten Blatt einer Pflanze erhoben. Es wurden drei Messungen an jeweils drei Pflanzen pro Genotyp und Behandlung durchgeführt. Nach der Chlorophyllmessung wurde die gemessene Stelle (\varnothing 1 cm) ausgestochen. Diese Blattscheibe wurde für die Pigmentextraktion genutzt und nach der Ermittlung des Gewichtes unmittelbar in 7 mL Dimethylsulfoxid (CHROMASOLV® Plus, Sigma-Aldrich Chemie GmbH) überführt. Anschließend wurden die Pigmentproben unter ständigem Schütteln bei Raumtemperatur und Dunkelheit für 24 h inkubiert. Anhand photometrischer Messungen (SmartSpec™ Plus Spectrometer, BioRad, München) wurde die Konzentrationen von Chlorophyll *a* und *b* nach (Tait und Hik 2003) bestimmt. Das für die Extraktion verwendete Blatt wurde gewogen, um die Frischmasse zu bestimmen. Die Trockenmasse wurde nach einer Trocknung für 24 h bei 85°C ermittelt.

3.7 Datenauswertung

Alle weiterführenden statistischen Berechnungen wurden mit der Statistik-Software R (Version 2.15.3) durchgeführt. Die Berechnung der Korrelationen erfolgte jeweils nach der Formel nach *Pearson* (Paket „Hmisc“). Signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Varianten und Genotypen wurden mittels ANOVA (*ANalysis Of VAriance*) und einem anschließenden LSD Test (*Least Significant Difference*) bestimmt. Die angesetzte Überschreitungswahrscheinlichkeit war, wenn nicht anders angegeben, $p \leq 0,05$.

Für die Datenauswertung der CCI-Messungen wurde ein t-Test (*pairwise t test*) mit einem vorangestellten Bartlett-Test zum Test auf Varianzhomogenität durchgeführt, um die Signifikanzen der Unterschiede zwischen Kontrolle und Stress eines Genotyps zu prüfen. Es wurde aufgrund des alleinigen Vergleiches zwischen Kontrolle und Stress zu jedem einzelnen Zeitpunkt keine Adjustierung der p-Werte vorgenommen.

4 Ergebnisse

Das folgende Kapitel ist zunächst in die Ergebnisse der Containerversuche und in die Untersuchungen der Selektionstechniken gegliedert. Ein strenger Aufbau des Kapitels allein nach Anzuchtssystemen bzw. Selektionstechniken war nicht möglich, da sich die Bereiche stark überschneiden haben.

Im ersten Abschnitt wird daher zunächst der Fokus auf die Etablierung des Containersystems gelegt. Anschließend wird im zweiten Abschnitt das Containersystem auf die Möglichkeit untersucht genotypische Trockenstressreaktionen zu charakterisieren. Selektionstechniken werden hier noch nicht behandelt. Der Fokus liegt allein auf Parameter des Ertrags und des Wasserstatus der Pflanze. Im dritten und vierten Abschnitt werden die THz-Methode und das *Chlorophyll Content Meter* (CCM) auf ihre Anwendbarkeit zur Charakterisierung der Trockenstressreaktionen verschiedener Genotypen untersucht. In diesen Abschnitten werden die Ergebnisse alle Anzuchtssysteme erläutert, in denen die Selektionstechniken verwendet wurden.

4.1 Einfluss der Wasserversorgung auf den Kornertrag im Feldversuch

Für den Parameter Kornertrag wurden deutliche Unterschiede zwischen der berechneten und der unberechneten Variante im Vegetationsjahr 2010/2011 ermittelt. Die höchsten Kornerträge der berechneten Variante waren auf dem Standort Hadmersleben (3,8 t/ha) zu verzeichnen, darauf folgten Groß Gerau (3,6 t/ha) und Seligenstadt (3,1 t/ha) (siehe Abbildung 11). Die Standorte unterscheiden sich unter Kontrollbedingungen (bewässert) jeweils signifikant voneinander. Unter unbewässerten Bedingungen unterscheiden sich die mittleren Erträge der einzelnen Standorte hingegen nicht signifikant voneinander. Sie bewegen sich in einem Bereich von 2,2 t/ha bis 2,3 t/ha. Die trockenen Bedingungen im Frühjahr 2011 erzeugten eine deutliche Ertragsreduktion der unbewässerten Varianten auf allen drei Standorten. Der Mittelwert über alle Standorte hinweg zeigt auch hier einen signifikanten Ertragseinbruch (-36 %). Der Ertrag wurde von 3,5 t/ha auf 2,3 t/ha reduziert.

Ergebnisse

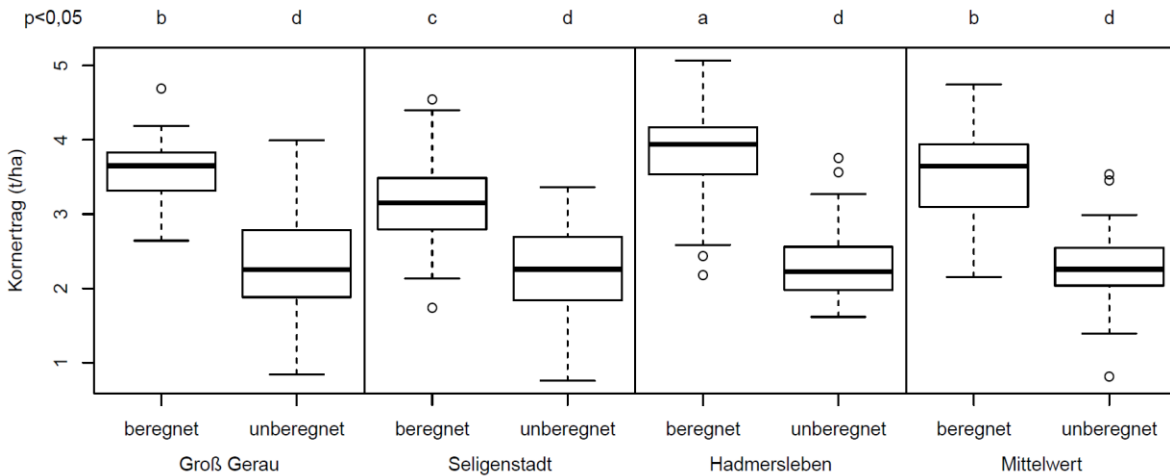


Abbildung 11: Kornerträge (t/ha) der berechneten und unberechneten Varianten alle drei Feldstandorte. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer über die Daten aller 20 Genotypen. A bis d geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Standorte an.

Abbildung 12 zeigt das Verhalten der einzelnen Genotypen abhängig vom Bewässerungsregime. Dargestellt sind die Mittel der Erträge aller drei Standorte von der berechneten zur unberechneten Variante. Mit $r = 0,861$ korrelieren die Erträge in den beiden Varianten stark miteinander. Die unter bewässerten Bedingungen ertragsstarken Genotypen waren somit auch in der unbewässerten Variante die Ertragsstärkeren.

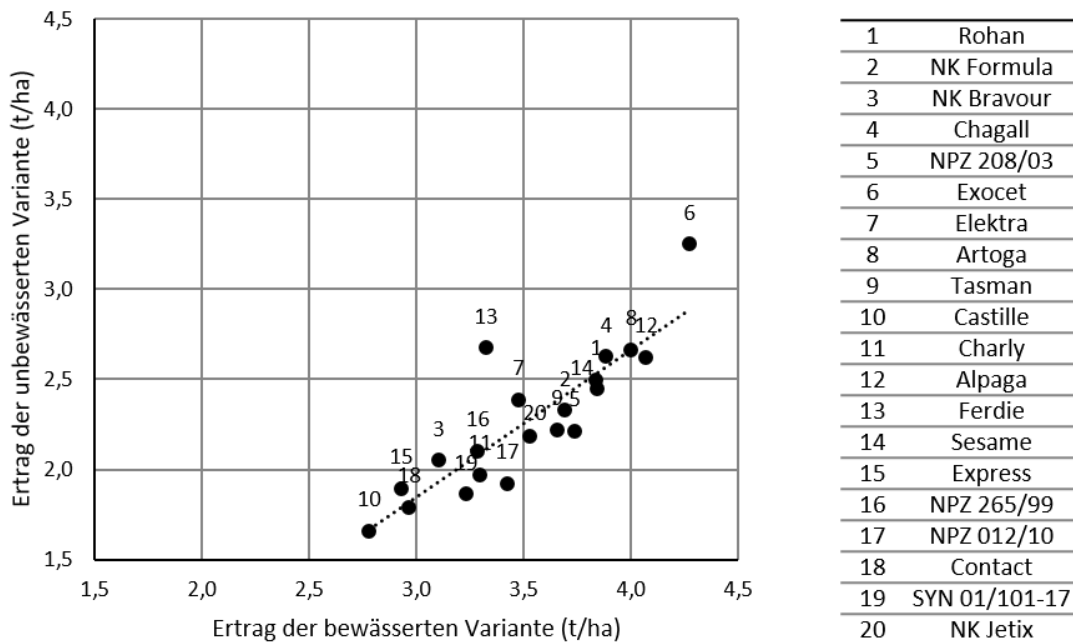


Abbildung 12: Verhältnis der Kornerträge der berechneten zur unberechneten Variante. Abgebildet sind jeweils die Mittelwerte der einzelnen Genotypen aller drei Feldstandorte (t/ha).

4.2 Containerversuch 2010/2011: Etablierung des Anzuchtssystems und Vergleich zu Feldversuchen

4.2.1 Verlauf der Wasserhaltekapazität über die Vegetationsperiode

In den Containerversuchen wurde der angelegte Trockenstress durch die Erfassung der Wasserhaltekapazität (WHK) überwacht. In 2010/2011 war die Kontrolle der WHK besonders wichtig, da in der Trockenstressvariante der WHK auf 30 % gehalten werden musste.

Mit dem Beginn der Blüte wurde somit bei den einzelnen Containern der Trockenstressvariante die Bewässerung ausgesetzt. Innerhalb von etwa drei Wochen sank dadurch die WHK auf angestrebte 30 %. Dieser Wert wurde bis zu kurz vor der Ernte durch entsprechende Bewässerung auf diesem Niveau gehalten. Abbildung 13 zeigt den Verlauf der Wasserhaltekapazität als Mittelwert über alle Container ab Mitte April 2011.

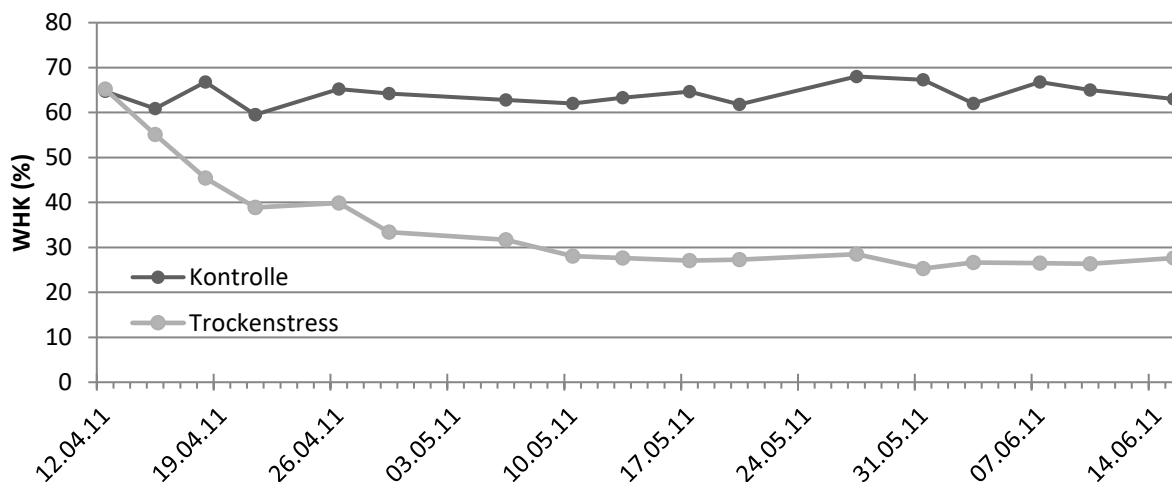


Abbildung 13: Verlauf der Wasserhaltekapazität des Containerversuch 2010/2011 im Zeitraum der Trockenstressapplikation.

4.2.2 Einfluss von Trockenstress auf einzelne Ertragskomponenten

Durch den Einfluss der reduzierten Wassergabe während der Blüte wurden die Kornerträge über alle Genotypen hinweg von durchschnittlich 38,6 g auf 27,6 g (-29 %) signifikant reduziert. Eine ähnliche Reduktion zeigte sich bei den Seitentrieben von 29,5 g auf 19,6 g (-34 %), wohingegen der Kornertrag der Haupttriebe nicht signifikant beeinflusst war. Dieser sank von durchschnittlich 9,1 g auf 8,0 g (-12 %). Der Anteil des Haupttriebes am Gesamtertrag wuchs somit von 24 % auf 29 % an (Abbildung 13).

Ergebnisse

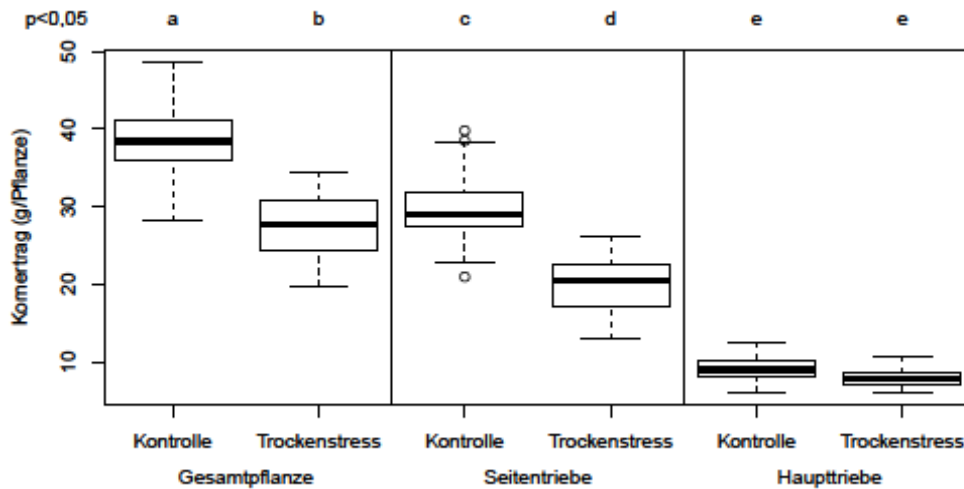


Abbildung 14: Einfluss des Trockenstress auf den Korntrag der Haupt- und Nebentriebe. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer über die Daten aller 20 Genotypen. A bis e geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Pflanzenteile an. Containerversuches 2010/2011.

4.2.3 Zusammenhang zwischen Wasseraufnahme und Ertrag

Die Bewässerungsmenge, die während der Vegetationsperiode individuell für jeden Container aufgewendet wurde, wurde für beide Behandlungen einzeln aufsummiert und mit den jeweiligen Erträgen korreliert ($n = 120$). Aus Tabelle 6 ist zu entnehmen, dass die Beziehung zwischen Wasseraufnahme und Ertrag unter optimaler Bewässerung sehr viel ausgeprägter ist als unter Trockenstressbedingungen. Um zu ermitteln, wie stark die Beziehung zwischen Korntrag und Wasseraufnahme ist, wenn nur der Effekt des Trockenstress betrachtet wird, wurden die Relativwerte ermittelt. Es zeigt sich, dass auch hier ähnlich wie unter Kontrollbedingungen die Korrelation stark ausgeprägt ist.

Tabelle 6: Zusammenhang (Korrelationskoeffizient, nach *Pearson*) zwischen Ertrag und Wasseraufnahme im Containerversuch 2010/2011. Signifikanzen sind wie folgt dargestellt: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$.

		Korntrag je Genotyp		
		Kontrolle	Trockenstress	Relativwerte
Wasseraufnahme je Genotyp	Kontrolle	0,736***		
	Trockenstress		0,538*	
	Relativwerte			0,772***

4.2.4 Vergleich des Containersystems mit den Feldversuchen

Abbildung 15 zeigt, inwieweit die Ertragsparameter der Feld- und Containerversuche korrelieren. Im Containerversuch wurde zwischen dem Korntrag der Gesamtpflanze und dem Haupttrieb unterschieden, bei den Feldversuchen hingegen wurde ausschließlich der Gesamtpflanzenertrag für den Vergleich verwendet. Unter Kontrollbedingungen bzw. beregneten Bedingungen korrelieren die Daten des Container- und der Feldversuche stark miteinander ($r = 0,793$). Unter Trockenstress ist die

Ergebnisse

Vergleichbarkeit von Feld und Container nicht in dem Maße gegeben. Jedoch liegt hier eine hohe Korrelation zwischen dem Ertrag des Haupttriebes im Container mit dem Gesamtpflanzenenertrag im Feld vor ($r = 0,742$).

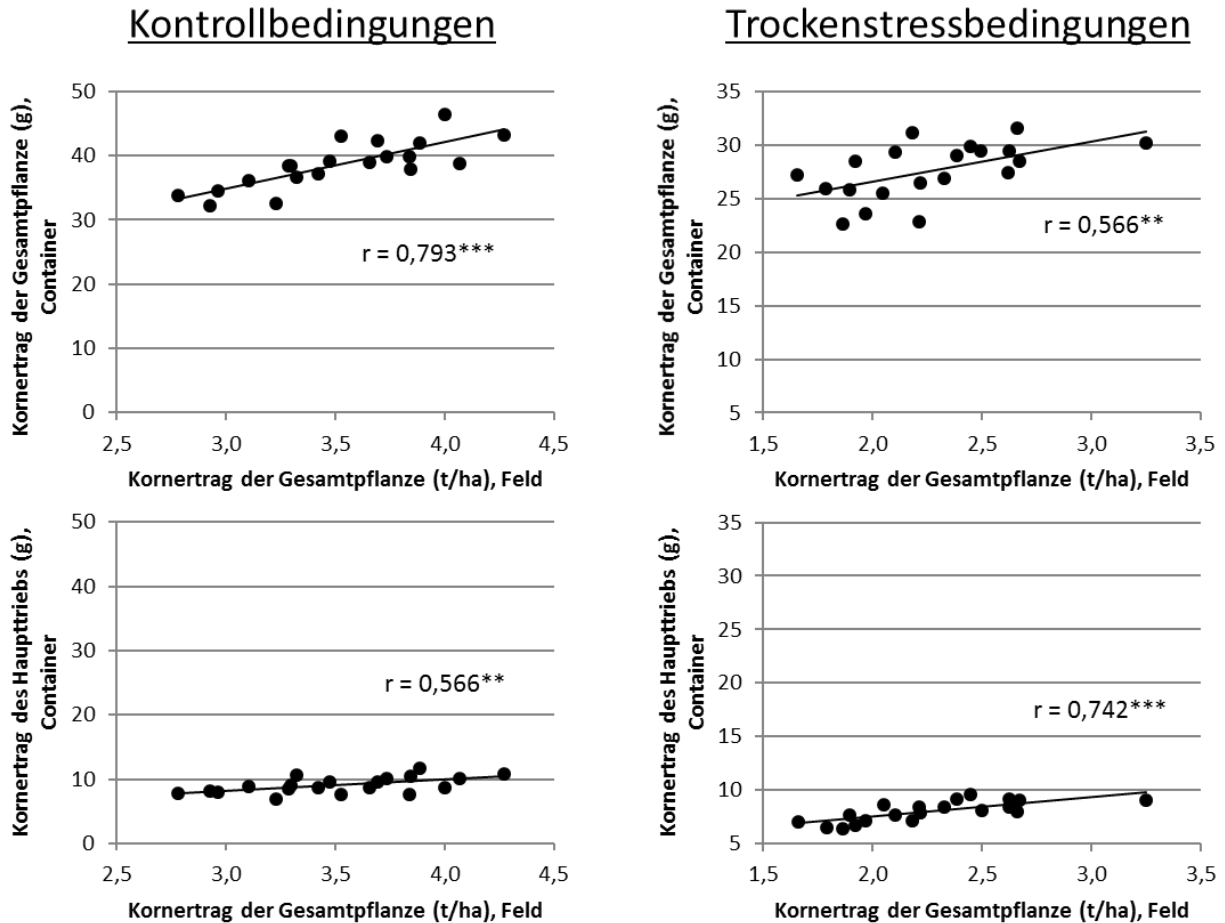


Abbildung 15: Zusammenhang (Korrelationskoeffizient, nach *Pearson*) zwischen den Kornerträgen (g/Container) des Containerexperiments 2010/2011 und der Feldversuche (t/ha), aufgeteilt in Erträge der Gesamtpflanze und des Haupttriebes. Signifikanzen sind wie folgt angegeben: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Abbildung 16 verdeutlicht die Korrelation des Kornertrags des Containerexperiments mit dem der Feldversuche an den drei einzelnen Standorte Groß Gerau (GG), Seligenstadt (SE) und Hadmersleben (HD). Die Korrelationen zwischen den Einzelstandorten und dem Containerversuch waren durchgängig hochsignifikant, sowohl unter Kontrollbedingungen, wie auch unter Trockenstressbedingungen.

Zwischen den Feldstandorten wurden sehr unterschiedliche Korrelationen beobachtet: Die höchste Korrelation unter Kontrollbedingungen konnte zwischen den beiden Feldstandorten SE und HD beobachtet werden ($r = 0,795$), die schwächste Korrelation zwischen den zwei Feldstandorten GG und HD ($r = 0,376$). Für die Untersuchung unter Trockenstressbedingungen wurde für den Containerversuch allein

Ergebnisse

der Ertrag der Haupttriebe verwendet. Hier fiel die höchste Korrelation zwischen zwei Feldstandorten deutlich geringer aus ($r = 0,594$).

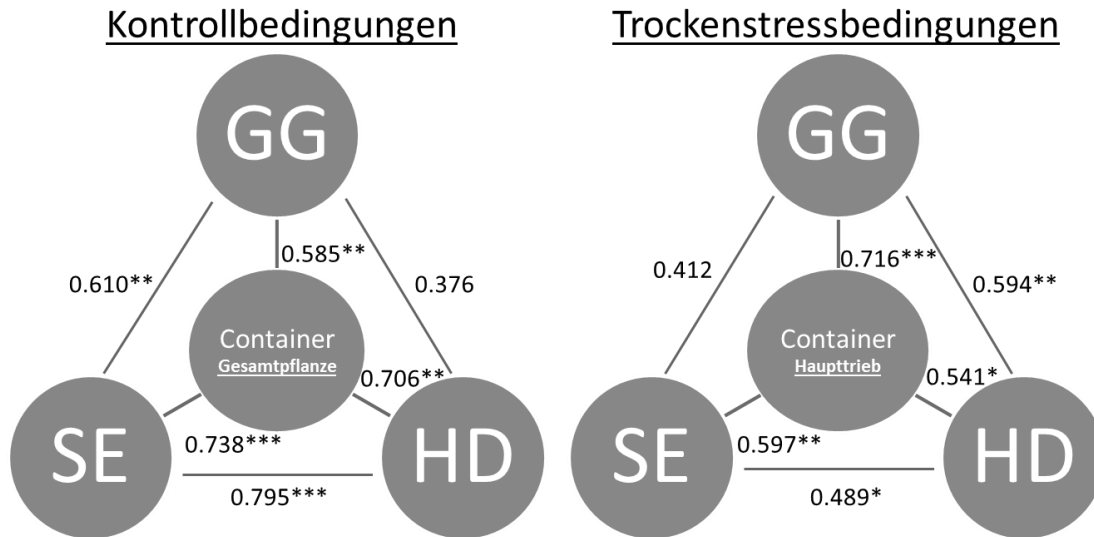


Abbildung 16: Zusammenhang (Korrelationskoeffizient, nach *Pearson*) zwischen den Kornerträgen des Containerexperiments 2010/2011 und der Einzelstandorte der Feldversuche (Groß Gerau GG, Hadmersleben HD und Seligenstadt SE), aufgeteilt in Erträge der Gesamtpflanze (links) und des Haupttriebes (rechts). Signifikanzen sind wie folgt dargestellt: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$.

4.3 Containerversuch 2011/2012: Auswirkung von Trockenstress auf Ertrag, Wasseraufnahme und Wassernutzungseffizienz

4.3.1 Verlauf der Wasserhaltekapazität über die Vegetationsperiode

Zur Kontrolle der applizierten Trockenstressvarianten wurde die Wasserhaltekapazität (WHK) des Bodens von Ende März bis Ende Mai 2012 bestimmt (Abbildung 17). In diesem Zeitraum wurde der vegetative und der generative Trockenstress appliziert. Es zeigte sich, dass die WHK während des vegetativen Stresses auf knapp 20 % innerhalb von fünf Wochen absank. Während des generativen Trockenstresses sank die WHK ebenso auf 20 % ab. Der Zeitraum der Stressapplikation war insgesamt kürzer gefasst und belief sich hier auf 3,5 Wochen. Die Wasserknappheit erstreckte sich somit in etwa auf den Zeitraum zwischen Blühbeginn und Blühende der Pflanzen. Die Monatsdurchschnittstemperaturen im Folienhaus betragen im März und April noch jeweils 8,6°C bzw. 9,3°C. Im Mai stiegen sie auf 16,2°C.

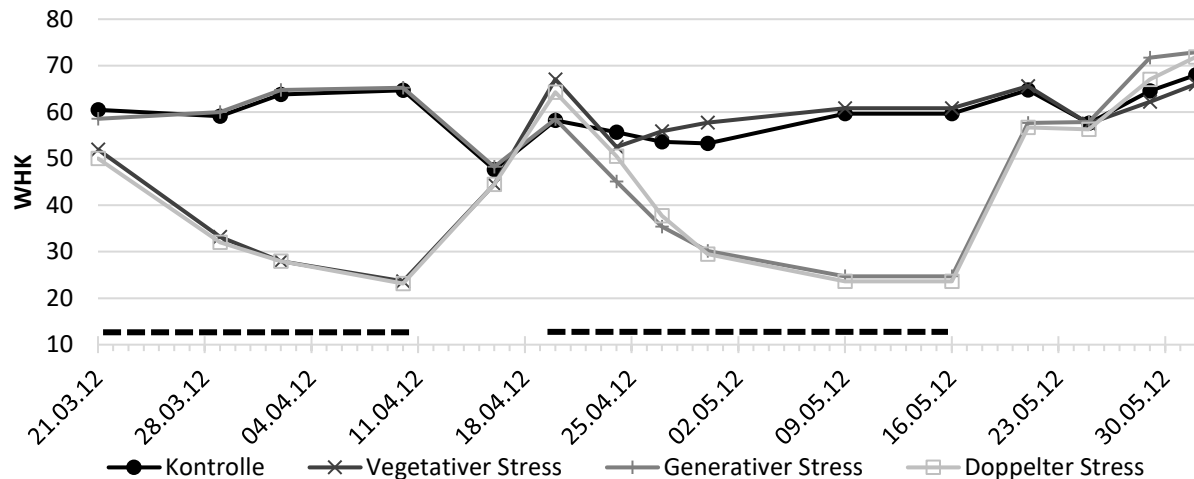


Abbildung 17: Verlauf der Wasserhaltekapazität (WHK) im Containerversuch 2012. Dargestellt sind die Kontrolle sowie alle drei Trockenstressvarianten. Die Balken im unteren Teil der Grafik zeigen das Aussetzen der Bewässerung und damit die Zeiträume des vegetativen und generativen Trockenstresses an.

4.3.2 Wasseraufnahme im Verlauf der Vegetationsperiode

Die durchschnittliche Wasseraufnahme unter voller Bewässerung betrug 130 L pro Container. In allen drei Trockenstressvarianten zeigten alle untersuchten Genotypen eine signifikant reduzierte Wasseraufnahme im Vergleich zur Kontrolle (Abbildung 18). Die beiden Hybriden *Ferdie* und *Exocet* nahmen tendenziell mehr Wasser auf als die untersuchten Linien *Sesame*, *SYN 01/101-17*, *Charly* und *NPZ 208/03*. Dies war besonders deutlich bei *Exocet* unter Kontrollbedingungen, sowie nach vegetativem und generativem Stress zu beobachten.

Sesame und *SYN 01/101-17* hingegen nahmen tendenziell weniger Wasser auf. Unter Kontrollbedingungen zeigte *Sesame* eine signifikant geringere Wasseraufnahme am Ende der Vegetation als die beiden Hybriden *Ferdie* und *Exocet* und die Linie *Charly*. *SYN 01/101-17* zeigte diesen signifikanten Unterschied nur im Vergleich zu *Exocet*. Nach vegetativem Stress war die Wasseraufnahme von *Sesame* und *SYN 01/101-17* signifikant niedriger als die der Hybriden. Auch nach generativem und doppeltem Stress war die Wasseraufnahme der beiden Linien im Vergleich zu den übrigen Genotypen am geringsten. Dies zeigt

Ergebnisse

sich jedoch nur noch bei *Sesame* nach generativer Trockenstressapplikation im Vergleich zu den Hybriden *Exocet* und *Ferdie* als signifikanter Unterschied. In

Tabelle 11 (siehe Anhang) sind die einzelne Mittelwerte zur Übersicht nochmals zusammengefasst.

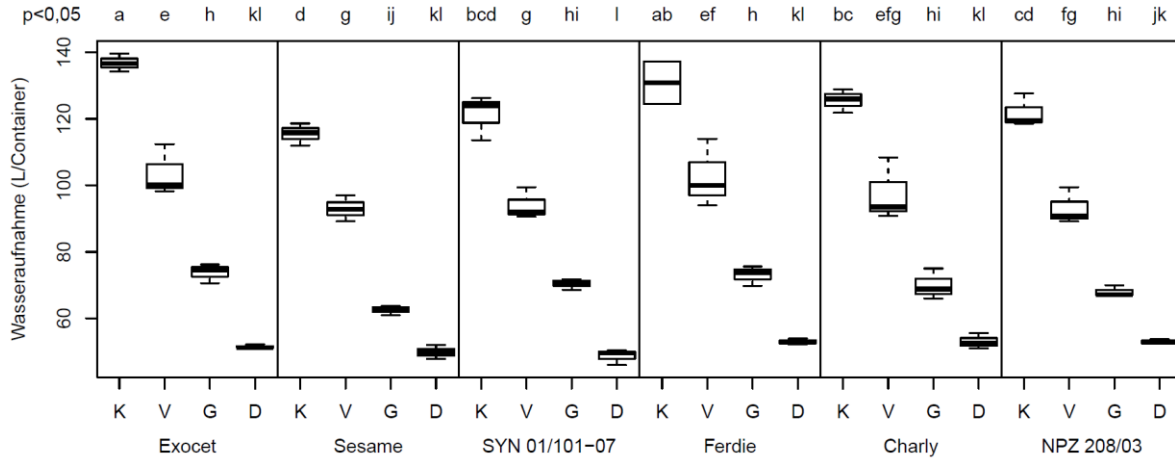


Abbildung 18: Wasseraufnahme der sechs Genotypen unter Kontrollbedingungen (K) und der drei unterschiedlichen Stressapplikationen: Vegetativem (V), generativem (G) und doppeltem (D) Trockenstress. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis l geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen und Varianten an. Containerversuch 2011/2012.

Deutlicher war die erhöhte Wasseraufnahme der Hybriden unter Kontrollbedingungen zu erkennen, wenn der Parameter Wasseraufnahme über die Zeit aufgezeichnet wurde. Vom 29.04.2012 bis zum 20.05.2012 (siehe eingezeichneter Bereich in Abbildung 19) unterschieden sich *Ferdie* und *Exocet* in der Wasseraufnahme signifikant von den Linien ($p \leq 0,05$). Dieser Bereich deckt sich in etwa mit dem Zeitraum der Blüte, die vom 20.04.2012 bis zum 16.05.2012 andauerte. Diese Beobachtung konnte nur unter optimaler Bewässerung gemacht werden. Unter Trockenstressbedingungen ist dies nicht der Fall.

Ergebnisse

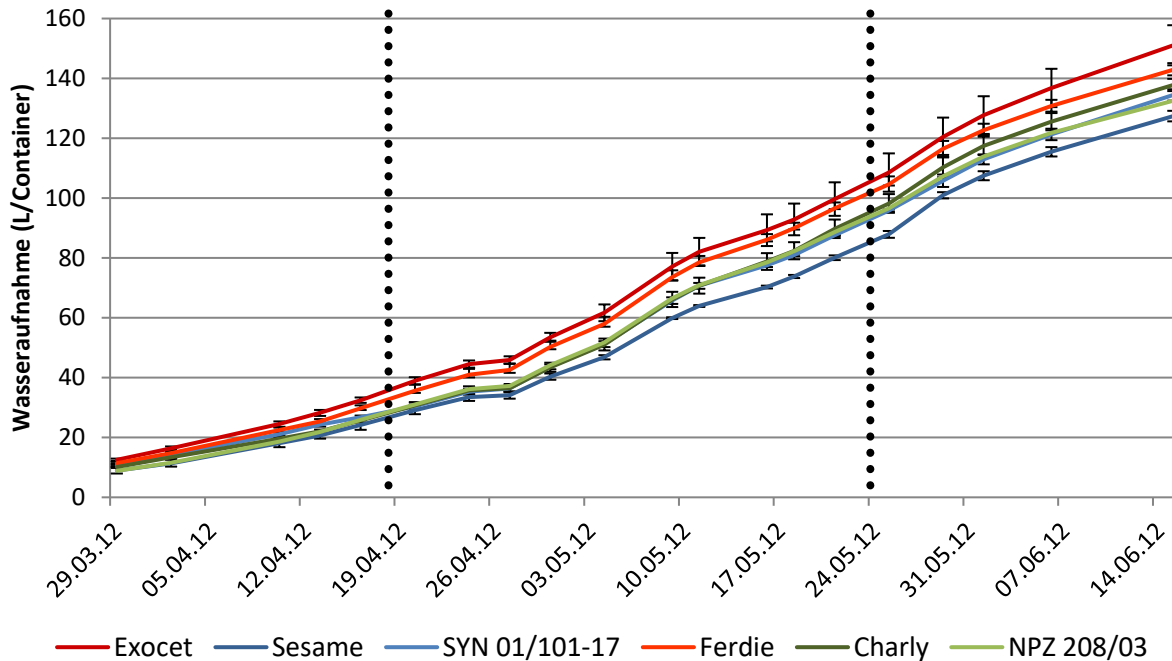


Abbildung 19: Kumulierte Wasseraufnahme der einzelnen Genotypen unter Kontrollbedingungen, dargestellt sind die Werte über die Zeit inklusive Standardfehler. Markierter Bereich zwischen gestrichelten Linien zeigt die Blütezeit an. Containerversuch 2011/2012.

4.3.3 Biomasseentwicklung und Wasserstatus zu Blühende

Neben der Ernte nach dem vollständigen Abreifen der Schoten wurde auch eine Zwischenernte durchgeführt, bei der die Pflanzen nach Einwirkung des doppelten (vegetativen und generativen) Trockenstresses zum Blühende geerntet wurden. Die Ergebnisse dieser Zwischenernte sind in Abbildung 20 zusammengefasst.

In der Blattfrischmasse und dem *Harvest Index* (=Verhältnis Schotenmasse am Haupttrieb zu Blattmasse, beides zum Zeitpunkt des Blühendes) hoben sich *Sesame* und *SYN 01/101-17* von den anderen Genotypen ab, wobei sie signifikant geringere Werte in der Blattfrischmasse zeigten und signifikant höhere im *Harvest Index*. Bezüglich der Blattwasserkonzentration sind es hingegen *Sesame* und *Exocet*, welche signifikant geringere Werte als *Charly* und *NPZ 2018/03* aufwiesen. Bei dem Merkmal Schotenfrischmasse pro Haupttrieb zeigt *Exocet* signifikant geringere Werte als *SYN 01/101-17*. Die Werte der übrigen Genotypen liegen zwischen diesen beiden Genotypen. Eine tabellarische Zusammenstellung, der in Abbildung 20 dargestellten Ergebnisse, sind in Tabelle 12 (siehe Anhang) zu finden.

Ergebnisse

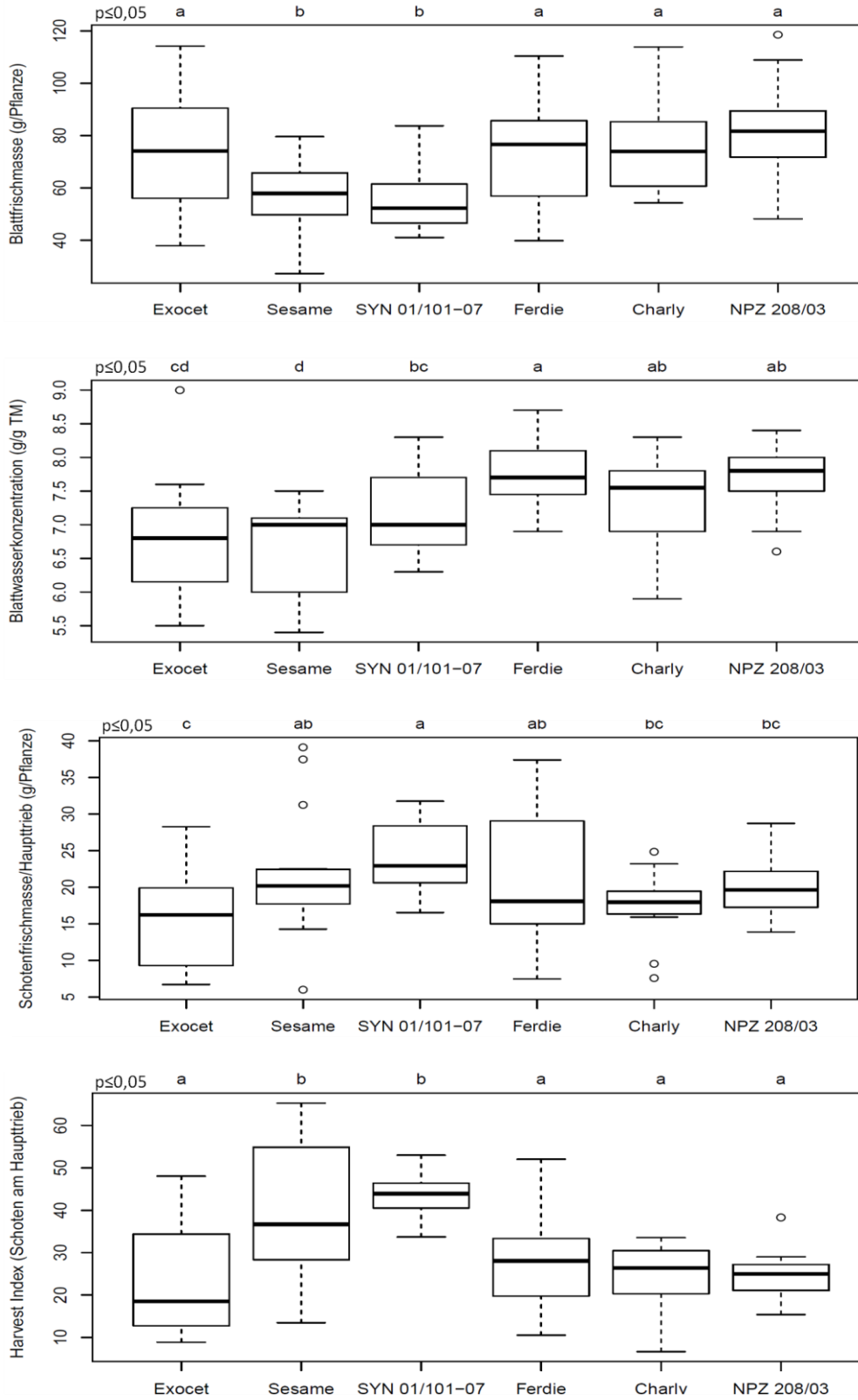


Abbildung 20: Ergebnisse einzelner Parameter zur Biomasseentwicklung und Wasserstatus aus der Zwischenernte zu Blühende nach doppelter Stresseinwirkung. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis d geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen an. Containerversuch 2011/2012.

4.3.4 Auswirkungen unterschiedlicher Trockenstressszenarien auf den Ertrag

Abbildung 21 zeigt den Einfluss der unterschiedlichen Trockenstressapplikationen auf den Kornertrag. Der vegetative Trockenstress hatte vergleichsweise geringe Auswirkungen. Allein bei den Genotypen *Ferdie* und *Charly* war der Abfall im Vergleich zur optimal bewässerten Variante signifikant. Nach generativem und doppeltem Trockenstress der Ertrag hingegen bei allen Genotypen signifikant reduziert.

Im Vergleich der Genotypen innerhalb einer Variante fällt auf, dass *Sesame* und *SYN 01/101-17* einen signifikant höheren Ertrag in der Kontrolle aufwiesen als *Charly* und *NPZ 208/03*. Dies war auch nach vegetativem Trockenstress der Fall. *Ferdie* und *Exocet* lagen wiederum in der Mitte der beiden Gruppen. Der Unterschied zwischen den Linien wird noch deutlicher, wenn die relative Ertragsreduktion herangezogen wird. Durch den generativen Trockenstress wurde der Kornertrag bei *Charly* und *NPZ 208/03* um rund 30 % vermindert, bei *Sesame* und *SYN 01/101-17* um etwa 50 %. Ähnliche Ergebnisse ergaben sich im Vergleich der Kontrolle mit der doppelten Trockenstressvariante.

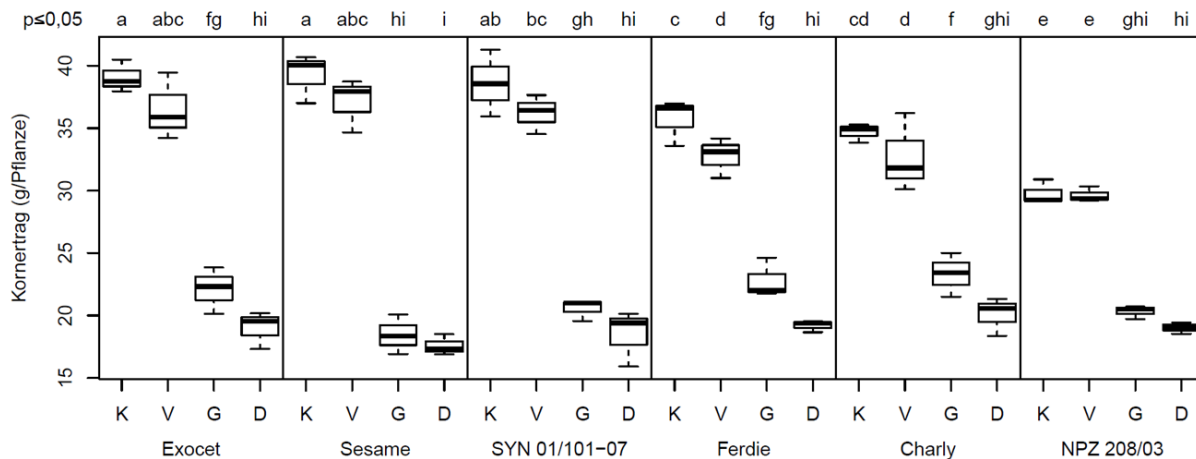


Abbildung 21: Erträge (g/Pflanze) der einzelnen Genotypen unter Kontrollbedingungen (K) und den drei unterschiedlichen Stressapplikationen: Vegetativer (V), generativer (G) und doppelter (D) Trockenstress. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis d geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Standorte an. Containerversuch 2011/2012.

Abbildung 22 zeigt den Kornertrag der einzelnen Genotypen (siehe auch Abbildung 21) in Anhängigkeit vom durchschnittlichen Ertrag der einzelnen Varianten. Aus dieser Darstellung wird deutlich, dass bei geringem Trockenstress bzw. ausreichender und durchgängiger Wasserzufuhr *Exocet*, *Sesame* und *SYN 01/101-17* ein höheres Ertragspotential auswiesen als *Ferdie*, *Charly* und *NPZ 208/03*. Bei der höheren Stressintensität der generativen und doppelten Trockenstressvarianten zeigten hingegen *Ferdie*, *Charly* und *NPZ 208/03* ein höheres Ertragspotential als *Exocet*, *Sesame* und *SYN 01/101-17*. Verdeutlicht wird dieses unterschiedliche Verhalten der zwei Genotypgruppen durch das in Abbildung 22 gezeigte Überkreuzen der Regressionsgeraden (engl.: *Crossover-Interaktion*, siehe auch Blum 2010).

Ergebnisse

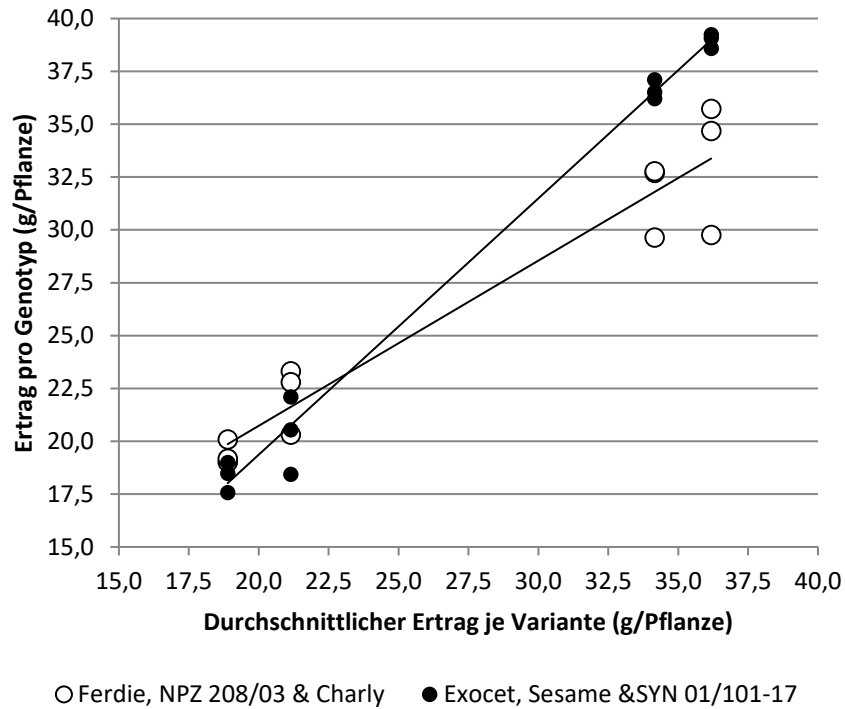


Abbildung 22: Crossover-Interaktion der Kornerträge nach unterschiedlichen starker Trockenstresseinwirkung. Dargestellt sind die Erträge der einzelnen Genotypen in Abhängigkeit vom durchschnittlichen Ertrag je Variante. Containerversuch 2011/2012

4.3.5 Auswirkungen unterschiedlicher Trockenstressszenarien auf die Wassernutzungseffizienz

Die errechnete Wassernutzungseffizienz (WNE) ist der Quotient aus dem Kornertrag der fünf Pflanzen eines Containers und der von ihnen aufgenommenen Wassermenge. In Abbildung 23 ist die WNE der einzelnen Genotypen unter Kontrollbedingungen und den unterschiedlichen Trockenstressszenarien dargestellt.

Werden die Genotypen innerhalb einer Variante betrachtet, heben sich die Linien *Sesame* und *SYN 01/101-17* von den übrigen Genotypen in der Kontrolle und nach vegetativem Trockenstress ab. Sie zeigen eine signifikant höhere WNE. In den anderen zwei Varianten ist dieser signifikante Unterschied nicht zu erkennen. Bei allen sechs Genotypen hingegen stieg die WNE nach vegetativer Trockenstressapplikation im Vergleich zur Kontrolle an. Nach generativem Trockenstress blieb die WNE bei den Hybriden sowie *Charly* und *NPZ 208/03* unverändert. Bei diesen Genotypen war auch ein Anstieg nach doppeltem Stresseinfluss zu beobachten. Ein gegenteiliges Verhalten zeigten die Genotypen *Sesame* und *SYN 01/101-17*. Hier sank die WNE nach generativem Stresseinfluss signifikant ab und blieb gleich (*SYN 01/101-17*) bzw. sank ebenfalls nach doppelter Stressapplikation ab (*Sesame*).

4.4 Anwendbarkeit der THz-Methode zur Charakterisierung des Wasserstatus

Im folgenden Kapitel wird zunächst die Evaluation der THz-Blattdicke durch den Vergleich zur tatsächlichen Blattfläche vorgenommen. Die THz-Blattdicke wird mit Hilfe der THz-Transmission und der dielektrischen Leitfähigkeit einzelner Blattbestandteile durch das EMT-Modell geschätzt. Anschließend werden die Ergebnisse des Containerversuchs gezeigt, welche die Anwendbarkeit der THz-Transmission sowie der THz-Wasserkonzentration zur Charakterisierung des Wasserstatus einer Pflanze überprüfen. Die THz-Wasserkonzentration ist ebenfalls ein Parameter, welcher mit Hilfe des EMT-Modells und der THz-Blattdicke berechnet wird. Die THz-Transmission hingegen bezeichnet direkt den Anteil an THz-Strahlung, welcher das Blatt während der Messung durchdringen konnte. Abschließend wird getestet, ob sich die THz-Methode zur Unterscheidung genotypischer Trockenstressreaktionen eignet.

4.4.1 Anwendbarkeit der THz-Methode zur Messung der Blattdicke im Gefäßversuch

Um zu überprüfen, ob die durch die THz-Messungen ermittelte THz-Blattdicke eine Aussage über die tatsächliche Blattdicke der Pflanzen getroffen werden kann, wurde im Gefäßversuch die gemessene Blattdicke der vier Wochen alten Pflanzen mit der geschätzten THz-Blattdicke verglichen. Eine erfolgreiche Evaluation der Blattdicke impliziert ebenso eine erfolgreiche Evaluation der THz-Wasserkonzentration, da diese anhand der THz-Blattdicke berechnet wird.

Tabelle 7 zeigt, dass der Zusammenhang zwischen der gemessenen Blattdicke und der THz-Transmission erwartungsgemäß negativ und der Zusammenhang zur THz-Blattdicke positiv war. Bei einer Gegenüberstellung der THz-Transmission und der Blattdicke ist eine mittlere Korrelation zu erkennen, welche jedoch nicht statistisch belegbar war. Der Vergleich zwischen der Korrelation unter Kontrolle- und Trockenstressbedingungen zeigte keinen deutlichen Unterschied. Dagegen liegen signifikante Korrelationen zwischen der THz-Blattdicke und der tatsächlich gemessenen Blattdicke vor, wobei der Zusammenhang nach Trockenstresseinwirkung höher war als unter optimaler Bewässerung.

Tabelle 7: Zusammenhang (Korrelationskoeffizient, nach *Pearson*) zwischen der direkt gemessenen Blattdicke und der THz-Transmission sowie der indirekt ermittelten THz-Blattdicke (n = 12). Signifikanzen sind wie folgt dargestellt: *p≤0,05; **p≤0,01; *p≤0,001. Gefäßversuch 2012.**

		THz- Transmission	THz- Blattdicke
Blattdicke gemessen	Kontrolle	-0,512	0,666*
	Trockenstress	-0,528	0,794**

4.4.2 Anwendbarkeit der THz-Methode zur Messung der Wasserkonzentration im Containerversuch 2011/2012

Um die Ergebnisse der THz-Messungen im Containerversuch zu evaluieren, wurden diese mit den gravimetrisch gemessenen Daten der Zwischenernte korreliert. Die Korrelationen zwischen den THz-Daten der älteren bzw. jüngeren Blätter mit den Ernteparametern sind in Tabelle 8 aufgezeigt. Im Vergleich der THz-Daten der älteren Blätter zu den einzelnen Ertragsparametern waren keine signifikanten Korrelationen zu erkennen. Bezüglich der jüngeren Blätter zeigten sich hingegen signifikante

Ergebnisse

Zusammenhänge für die Parameter Frischmasse, Trockenmasse und Wassergehalt. Für den Parameter Wasserkonzentration liegen keine signifikanten Korrelationen mit den THz-Messungen vor.

Insgesamt ergaben sich die höchsten Korrelationen zwischen den THz-Daten der jüngeren Blätter und Frischmasse bzw. Wassergehalt des Restsprosses ($r = |0,6|$). Es waren hierbei kaum Unterschiede zwischen den Werten der THz-Transmission und THz-Wasserkonzentration zu erkennen. Die Frischmasse und der Wassergehalt sowohl der Gesamtpflanze als auch der Blätter korrelierten ebenso, teils hochsignifikant, mit den THz-Daten der jüngeren Blätter. Jedoch waren diese Korrelationen schwächer ausgeprägt im Vergleich zum Restspross. Zu den Schoten am Haupttrieb waren insgesamt kaum signifikante Korrelationen zu erkennen.

Die Trockenmasse der Gesamtpflanze und der Blätter zeigten etwas stärkere Korrelationen mit den THz-Daten im Vergleich zu Frischmasse und Wassergehalt. Sie bewegten sich im Bereich $r = |0,5|$ und waren ebenfalls hochsignifikant.

Tabelle 8: Zusammenhang zwischen der THz-Transmission und der THz-Wasserkonzentration und den Ernteparametern der Zwischenernte, Frischmasse (FM), Trockenmasse (TM), Wassergehalt (WG) und Wasserkonzentration (WK). Signifikanzen sind wie folgt dargestellt: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; * $p \leq 0,001$. Containerversuch 2011/2012.**

		THz-Transmission		THz-Wasserkonzentration	
		ältere Blätter	jüngere Blätter	ältere Blätter	jüngere Blätter
FM	Blätter	0,029	-0,375**	0,000	0,344*
	Schoten/HT	-0,043	-0,291*	0,116	0,236
	Restspross	-0,295	-0,619***	0,253	0,609***
	Gesamtpflanze	-0,052	-0,489***	0,070	0,447***
TM	Blätter	-0,258	-0,391**	0,234	0,444***
	Schoten/HT	0,303*	-0,238	-0,127	0,132
	Restspross	-0,184	-0,532***	0,210	0,502***
	Gesamtpflanze	-0,146	-0,540***	0,192	0,514***
WK	Blätter	0,263	-0,045	0,106	-0,106
	Schoten/HT	0,243	0,064	0,237	0,040
	Restspross	0,217	-0,029	-0,137	0,091
	Gesamtpflanze	0,241	0,086	-0,223	-0,143
WG	Blätter	0,066	-0,364**	-0,031	0,323*
	Schoten/HT	-0,141	-0,271*	0,174	0,237
	Restspross	-0,287	-0,621***	0,248	0,613***
	Gesamtpflanze	-0,035	-0,473***	0,047	0,428**

4.4.3 Anwendbarkeit der THz-Methode zur Unterscheidung genotypspezifischer Trockenstressreaktionen

Abbildung 24 und Abbildung 25 zeigen die THz-Transmission und die THz-Wasserkonzentration der einzelnen Genotypen der Kontrolle sowie der generativen und doppelten Stressvariante zum Zeitpunkt der Zwischenernte 2012. Etwa 10 Tage zuvor wurde Wiederbewässerung die generative und doppelten Trockenstressvariante eingeleitet. Zum Zeitpunkt der Messung herrschte also kein Trockenstress mehr vor. Werden die Genotypen innerhalb einer Varianten miteinander verglichen sind *Sesame* und *SYN 01/101-17* die Genotypen, welche sich am stärksten von den anderen vier Genotypen unterschieden. Dies ließ sich sowohl unter Kontrollbedingungen als auch nach Trockenstressapplikation beobachten. Sie wiesen eine

Ergebnisse

niedrigere THz-Transmission bzw. eine höhere THz-Wasserkonzentration im Vergleich zu den übrigen Genotypen auf. Statistisch belegbar ist dieser Unterschied bezüglich der THz-Transmission u.a. zwischen *SYN 01/101-17* und *Exocet* in allen drei Varianten und zusätzlich zu *NPZ 208/03* in der Kontrolle und nach generativem Stress. Unter optimaler Bewässerung zeigten sich bei den Werten der THz-Wasserkonzentration ebenso signifikante Unterschiede zwischen *SYN 01/101-17* im Vergleich zu den vier anderen Genotypen. Nach generativem Stress war es *Sesame*, welcher sich signifikant zu anderen vier Genotypen unterschied.

Bei dem Vergleich der drei Varianten innerhalb eines Genotyps ist erkennbar, dass sich diese kaum voneinander unterscheiden. Allein bei den Daten der THz-Wasserkonzentration von *Sesame* setzte sich die Kontrolle noch signifikant von beiden Trockenstressvarianten ab (Signifikanzgruppen nicht in Abbildung gezeigt). Bezüglich der THz-Transmission ist dieser Unterschied nicht zu erkennen.

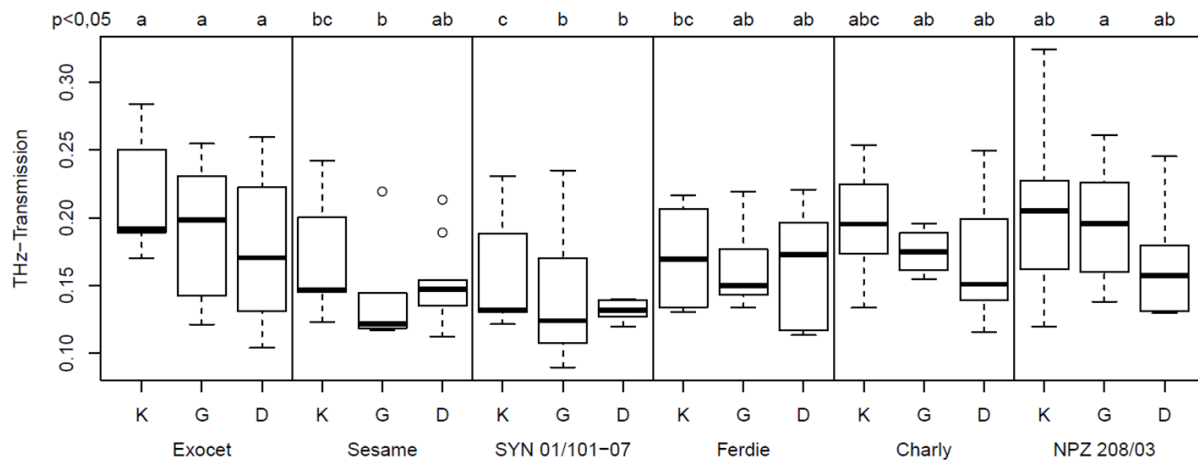


Abbildung 24: THz-Transmission der Kontrollvariante (K) bzw. nach generativem (G) und doppeltem (D) Trockenstress gemessen an den jüngeren Blättern. Gemessen wurde nach Wiederbewässerung und kurz vor der Zwischenernte. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis c geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen einer Variante an. Containerversuch 2011/2012.

Ergebnisse

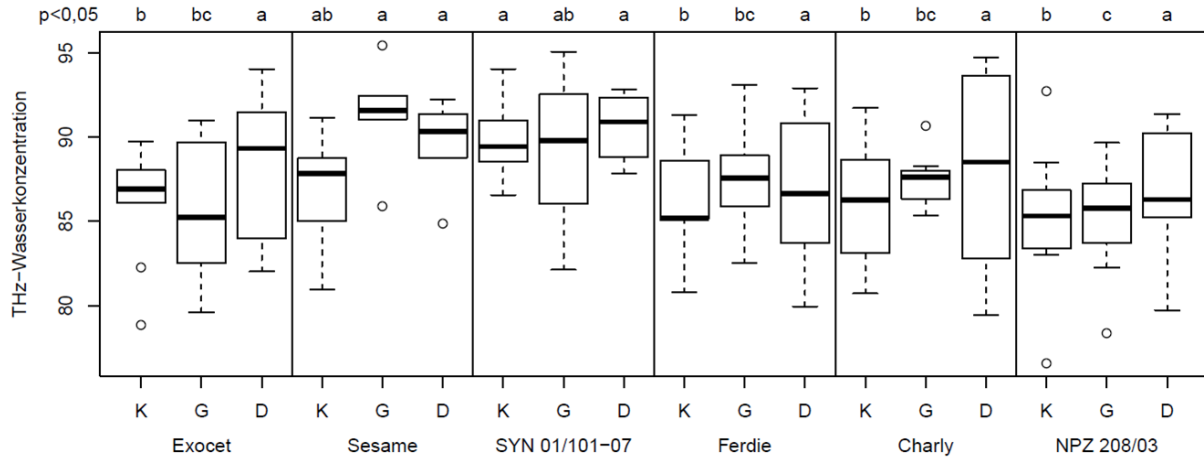


Abbildung 25: THz-Wasserkonzentration der Kontrollvariante (K) bzw. nach generativem (G) und doppeltem (D) Trockenstress gemessen an den jüngeren Blättern. Gemessen wurde nach Wiederbewässerung und kurz vor der Zwischenernte. Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer. A bis c geben die jeweilige Signifikanzgruppe über alle Genotypen einer Variante an. Containerversuch 2011/2012.

Die in Abbildung 24 und Abbildung 25 gezeigte niedrige THz-Transmission bzw. hohe THz-Wasserkonzentration der Genotypen *Sesame* und *SYN 01/101-17* widerspricht scheinbar den in Abbildung 20 gezeigten niedrigen Blattwasserkonzentration und Blattfrischmasse der Genotypen. Um diesen Zusammenhang zwischen THz-Transmission und Blattfrischmasse näher zu untersuchen, wurden die Einzelmesswerte der Blattfrischmasse und der THz-Transmission der jeweiligen Genotypen sowie deren Mittelwerte derer in Abbildung 26 miteinander korreliert.

Es ist zu erkennen, dass die Messwerte der THz-Transmission von *Sesame* und *SYN 01/101-17* zum größten Teil im Bereich von 0,12 bis 0,16 zu finden waren. Im Vergleich dazu erstreckten sich die Messwerte der restlichen vier Genotypen von 0,10 bis 0,26. Die negative Korrelation der dargestellten Parameter bei Verwendung der Einzelmesswerte kehrt sich bei Verwendung der Mittelwerte um. Folglich zeigten *Sesame* und *SYN 01/101-17* eine besonders geringe THz-Transmission im Vergleich zu den übrigen Genotypen (Abbildung 25).

Ergebnisse

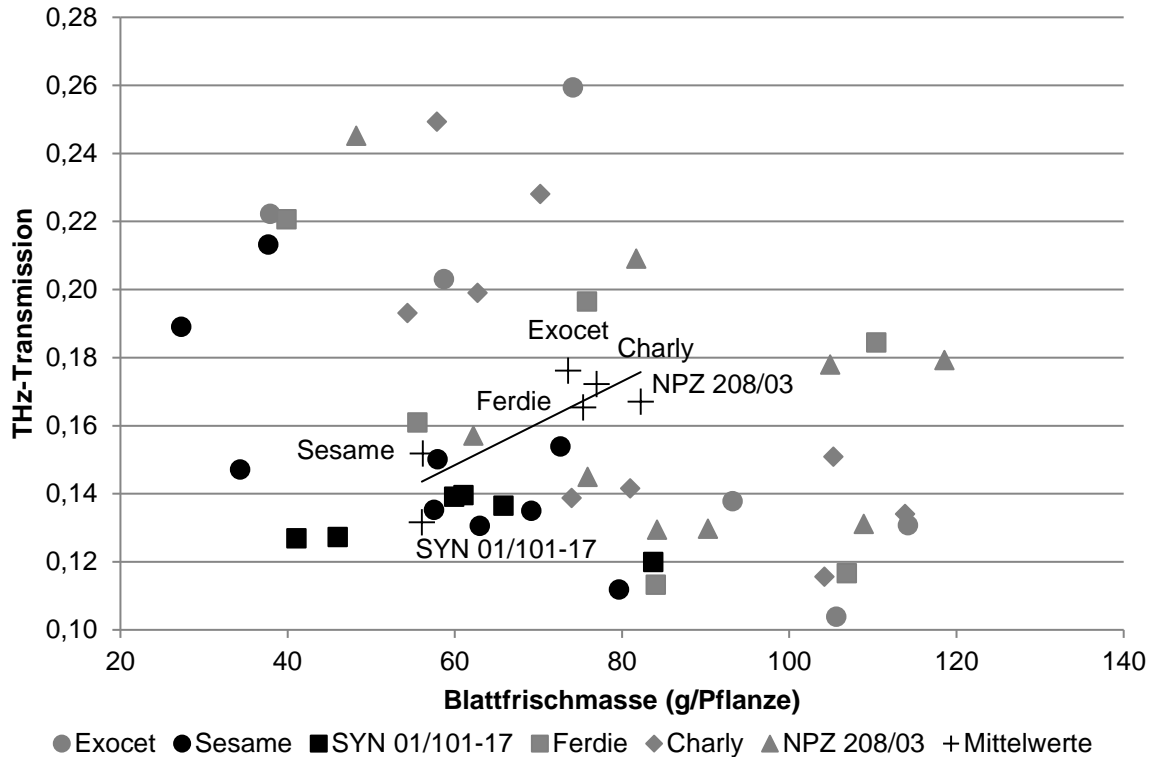


Abbildung 26: Zusammenhang zwischen THz-Transmission der jüngeren Blätter und der Blattfrischmasse, angegeben sind die Einzelmesswerte der Genotypen sowie die jeweiligen Mittelwerte, Containerversuch 2011/2012.

Die THz-Messungen während der Trockenstressapplikation ergaben keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Genotypen in der doppelten Trockenstressvariante (Daten nicht gezeigt). In der generativen Trockenstressvariante zeigte sich jedoch ein ähnliches Bild wie nach der Wiederbewässerung der Container. In Abbildung 27 ist die THz-Transmission sowohl der jüngeren als auch der älteren Blätter dargestellt. Es zeigten sich hierbei die deutlichsten Unterschiede bei *Sesame* und *SYN 01/101-17* im Vergleich zu den übrigen Genotypen. Beide Genotypen wiesen eine signifikant geringere THz-Transmission als alle anderen getesteten Genotypen auf, wenn der Mittelwert über die jüngeren und älteren Blätter gemittelt wurde.

Die Hybride wiesen hingegen eine besonders hohe THz-Transmission auf. Sie unterschieden sich beide bei den Messungen an den älteren Blättern signifikant zu *Sesame*, *SYN 01/101-17* und *NPZ 208/03*. Weniger deutlich waren die Unterschiede an den jüngeren Blättern und dem errechneten Mittelwert beider Blattebenen.

Ergebnisse

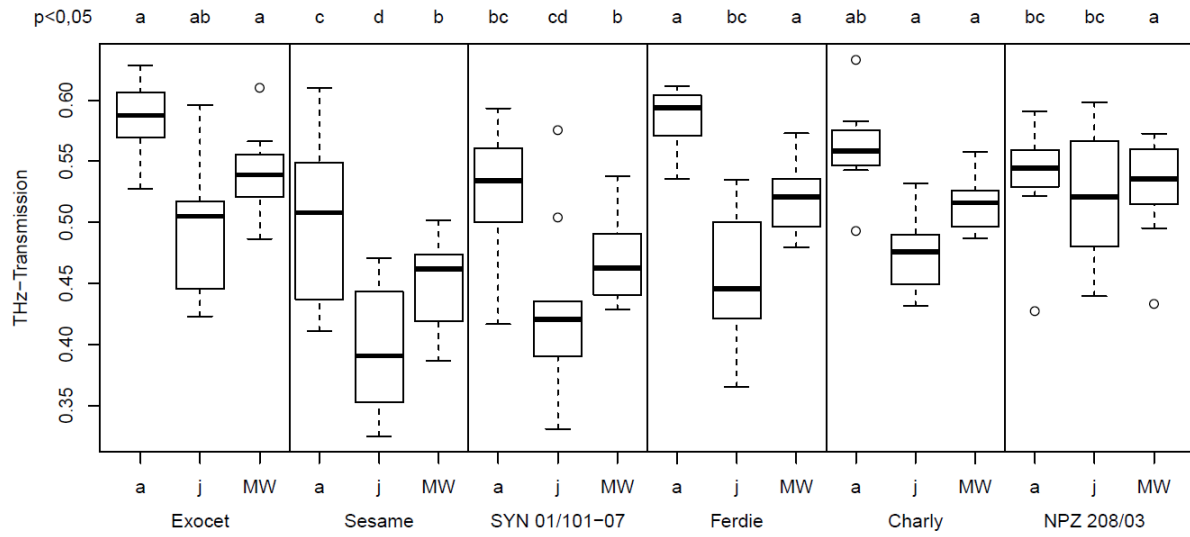


Abbildung 27: THz-Transmission zum Ende der generativem Trockenstressphase. Gezeigt ist die generative Trockenstressvariante (a= ältere Blätter, j=jüngere Blätter, MW=Mittelwert). Angegeben ist der Median, die Quantile sowie die Whisker und Ausreißer über die Daten aller 20 Genotypen. A bis d geben die jeweilige Signifikanzgruppe innerhalb einer Blattebene an.

4.5 Anwendbarkeit indirekter Chlorophyllmessungen zur Charakterisierung der Trockenstressreaktion

Im ersten bis dritten Abschnitt dieses Kapitels wird das *Chlorophyll Content Meter* (CCM) zunächst einer umfangreichen Evaluation unterzogen. Es wird gezeigt, in wie fern verschiedener Blatteigenschaften die Ausprägung des *Chlorophyll Content Index* (CCI) beeinflussen. Dies wurde unter Kontrollbedingungen, aber auch unter Einfluss von osmotischem Stress im Klimakammerversuch untersucht. Weiter werden die Verläufe dieser unterschiedlichen Blattparameter nach osmotischem Stress gezeigt. Abschließend wird dargestellt, inwiefern sich die Verläufe von CCI und der Chlorophyll *a*-Konzentration mit Einbezug der Blattwasserkonzentration verändern. Im vierten Abschnitt wird untersucht, ob sich der CCM zur Unterscheidung genotypischer Trockenstressreaktionen eignet.

4.5.1 Einfluss einzelner physiologischer und morphologischer Blatteigenschaft auf den CCI im Klimakammerversuch

Tabelle 9 und Tabelle 10 zeigen die Zusammenhänge zwischen dem CCI und verschiedenen physiologischen und morphologischer Parametern des Blattes unter optimalen Bedingungen bzw. nach Applikation von osmotischem Stress. Die Ernte begann (Erntetag 1) 24 h nach Applikation des osmotischen Stresses in der Stressvariante.

Über alle physiologischen Parameter hinweg ergaben sich die höchsten Korrelationen zwischen dem CCI und dem Gehalt von Chlorophyll *a*. Diese waren unter Kontrollbedingungen an allen sechs Tagen hochsignifikant. Die Korrelationen bewegen sich in einem Bereich von $r = 0,765$ an Tag 5 bis zu $r = 0,930$ an Tag 6. Ähnlich hohe Korrelationen konnten zwischen dem Pigmentgehalt von Chlorophyll *a* und *b* und dem CCI berechnet werden. Sie bewegen sich im Bereich zwischen $r = 0,705$ und $r = 0,884$ und sind ebenfalls zu allen Zeitpunkten hochsignifikant. Bei der Betrachtung über alle sechs Zeitpunkte zeigt sich, dass die Korrelationen zwischen dem CCI und dem Gehalt von Chlorophyll *a* und *b* geringfügig höher waren als die Korrelationen zwischen dem CCI und den Chlorophyll *a*-Gehalt. Die Korrelationen zwischen dem CCI und dem Gehalt an Chlorophyll *b* waren hingegen nur am ersten Erntetag signifikant.

Die Blattwasserkonzentration korrelierte mit Ausnahme von Tag 1 negativ mit dem CCI. Tendenziell wurden die Korrelationen im Zeitverlauf stärker, so dass sie am letzten Erntetag hochsignifikant waren ($r = -0,851$). Auch bei der Blattfläche war am letzten Tag die Korrelation zum CCI am stärksten. Jedoch variierten die Werte an den vorherigen Tagen stark zwischen $0,067$ an Tag 4 und $-0,793$ an Tag 3. Ein ähnliches Bild zeigte sich bei den Korrelationen zwischen der Blattfrischmasse und dem CCI. Auch hier reichten die Werte von $r = 0,14$ bis $r = -0,7$ an Tag 3 und 6.

Ergebnisse

Tabelle 9: Korrelationskoeffizient (r , nach *Pearson*) zwischen dem CCI und verschiedenen physiologischen Blattparametern unter Kontrollbedingungen im Klimakammerversuch. Signifikanzen sind wie folgt angegeben: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, * $p \leq 0,001$.**

Erntetage	CCI	Chlorophyllpigmentgehalt pro Blattscheibe			Blattwasser-konzentration	Blatt-fläche	Blatt-frischmasse
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a und b</i>			
1		0,892***	0,722**	0,865***	0,036	-	0,660*
2		0,797**	0,537	0,771**	-0,250	0,253	0,385
3		0,768**	0,497	0,770**	-0,607*	-0,793**	-0,730**
4		0,864***	0,081	0,734**	-0,586*	0,067	0,140
5		0,765**	0,184	0,705**	-0,426	0,229	0,209
6		0,930***	0,507	0,884***	-0,851***	-0,846***	-0,779**
Bis Tag 5		0,664***	0,328*	0,680***	-0,354**	0,033	0,106
Bis Tag 6		0,737***	0,414***	0,746***	-0,527***	-0,311*	-0,230

Unter Einfluss von osmotischem Stress zeigten sich, wie auch unter Kontrollbedingungen, die höchsten Korrelationen zwischen dem Chlorophyll *a*-Gehalt und dem CCI. Die Korrelationen lagen an Tag 2 bis 4 jeweils über $r = 0,8$ und waren hoch signifikant. Die Korrelationen zu Chlorophyll *a* und *b* waren hingegen nur an einem Tag vergleichsweise stark ausgeprägt. Auch unter Stressbedingungen ließen sich über alle Erntetage hinweg kaum Zusammenhänge zwischen dem CCI und dem Gehalt an Chlorophyll *b* finden. Allein an Tag 3 zeigte sich eine signifikante Korrelation von $r = 0,683$.

Die Korrelationen zwischen dem CCI und den weiteren drei physiologischen bzw. morphologischen Blattparameter waren insgesamt höher unter osmotischem Stress als unter Kontrollbedingungen. Die Korrelation zur Blattwasserkonzentration war zwischen Tag 2 und 5 hochsignifikant und wies mindestens einen Wert von $r = (-0,75)$ auf. Die Blattfläche hingegen korrelierte allein am vierten Erntetag hochsignifikant mit $r = (-0,731)$ mit dem CCI. Ein ähnliches Bild zeigte sich bei der Blattfrischmasse. Diese korrelierte ebenfalls nur an Tag 4 hochsignifikant mit dem CCI.

Tabelle 10: Korrelationskoeffizienten (r , nach *Pearson*) zwischen dem CCI und verschiedenen physiologischen Blattparametern unter osmotischen Stressbedingungen im Klimakammerversuch. Signifikanzen sind wie folgt angegeben: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, * $p \leq 0,001$.**

Erntetage	CCI	Chlorophyllpigmentgehalt pro Blattscheibe			Blattwasser-konzentration	Blatt-fläche	Blatt-frischmasse
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a und b</i>			
1		0,137	-0,095	0,105	-0,356	-	0,091
2		0,884***	0,205	0,787**	-0,836***	-0,344	-0,445
3		0,881***	0,683*	0,855***	-0,780**	-0,576*	-0,590*
4		0,804**	0,152	0,728**	-0,757**	-0,731**	-0,800**
5		0,602*	-0,226	0,438	-0,887***	-0,510	-0,452
6		0,649*	0,286	0,626*	-0,113	0,538	0,380
Bis Tag 5		0,613***	0,307*	0,618***	-0,593***	-0,465***	-0,333
Bis Tag 6		0,593***	0,245*	0,599***	-0,452***	-0,310*	-0,242*

4.5.2 Veränderung der verschiedener Chlorophyllwerte mit Einbezug der Blattwasserkonzentration

Um den Einfluss der zuvor gezeigten Blatteigenschaften genauer zu untersuchen, werden im Folgenden die Verläufe von zunächst der Blattwasserkonzentration und Blattfläche gezeigt. Es werden die Mittelwerte der einzelnen Genotypen der Stressvariante in Relation zur Kontrolle dargestellt. Anschließend der Verläufe des CCI und der Chlorophyll a-Konzentration gezeigt und inwiefern sich diese mit Einbezug der Blattwasserkonzentration verändern.

Mit Ausnahme von *Ferdie* lag die Blattwasserkonzentration am ersten Erntetag bei allen Genotypen unterhalb der 100 % (Abbildung 28). Sowohl der Anstieg der Blattwasserkonzentration von *Ferdie* auf 117 % als auch die Reduktion der Blattwasserkonzentration von *Charly* auf 78 % sind statistisch belegbar. Ab dem zweiten Tag konnten bei allen Genotypen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Varianten festgestellt werden. Bei *NPZ 208/03* sank die Blattwasserkonzentration bis zum Tag 3 auf 50 %, um kurzzeitig an Tag 4 und 5 wieder auf 68 % bzw. 65 % anzusteigen und dann wieder auf 30 % abzusinken. An allen sechs Erntetagen lagen die Werte signifikant unterhalb der Kontrollvariante. Die Blattwasserkonzentration von *Charly* sank bis Tag 3 auf 60 % ab und blieb bis zum letzten Erntetag auf diesem Niveau. An den letzten vier Tagen war das Absinken der Blattwasserkonzentration statistisch belegbar. Auch bei *Ferdie* sanken die Werte bis zum dritten Erntetag auf 90 % ab, stiegen dann wieder auf 101 % an, um erneut bis zum Tag 6 auf 41 % abzusinken. An den letzten zwei Erntetagen lag die BWK der Stressvariante signifikant unterhalb der Blattwasserkonzentration der Kontrolle. Bis zum Erntetag 3 sank auch die Blattwasserkonzentration bei *Exocet* nicht signifikant ab. An Tag 4 war der Wert signifikant auf 67 % gesunken, stieg am fünften Erntetag wieder auf 102 % an, um dann wieder auf 48 % signifikant abzusinken.

Die Blattfläche war ebenfalls ähnlich wie die Blattwasserkonzentration an den letzten vier Erntetagen bei allen Genotypen in der Stressvariante geringer als in der Kontrolle (Abbildung 28). Von Erntetag 2 auf 3 sanken die Werte bei allen vier Genotypen deutlich ab. Bei *Exocet* und *Ferdie* reduzierte sich die Blattfläche von jeweils 159 % und 115 % auf etwa 90 % der Kontrolle. Bei *Charly* sank die Blattfläche von 108 % auf 45 % ab, während für *NPZ 208/03* ein Abfall von 86 % auf 62 % festgestellt werden konnte. Beide Genotypen blieben an Tag 4 auf diesem Niveau. An den Erntetagen 4 und 5 war die Blattfläche bei *Charly* und *NPZ 208/03* somit im Vergleich zur Kontrolle signifikant geringer. Bei *NPZ 208/03* sanken die Werte in der Stressvariante weiter zwischen Tag 3 und 6 bis auf 37 % der Kontrolle weiter ab. Die Reduktion der Blattfläche ist an allen vier Tagen signifikant. Bei *Charly* stieg die Blattfläche auf über 90 % an Erntetag 5 an, um dann am letzten Tag wieder signifikant abzusinken. Die Blattfläche von *Ferdie* lag an Tag 3 und 4 bei etwa 95 % im Vergleich zu Kontrolle und sank am letzten Tag signifikant auf 70 % und 38 % ab. Nach einem signifikanten Abfall auf 66 % an Tag 4 stiegen die Werte bei *Exocet*, ähnlich wie bei *Charly*, auf 92 % an Tag 5 an und sanken darauf wieder signifikant auf 54 % an Tag 6 ab.

Über alle Tage und Genotypen hinweg konnte ein relativer CCI von 123 % und eine relative Chlorophyllkonzentration von 116 % berechnet werden. Im Gegensatz dazu lagen die durchschnittlichen Werte von Blattwasserkonzentration und Blattfläche bei 73 % und 75 %.

Ergebnisse

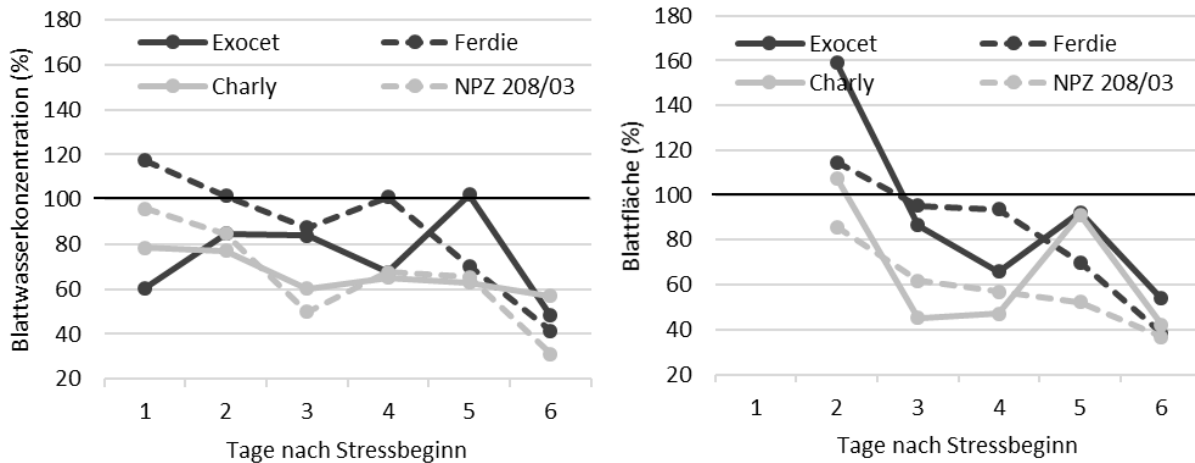


Abbildung 28: Relativer Verlauf der Blattwasserkonzentration und der Blattfläche nach osmotischem Stress im Vergleich zur Kontrollvariante im Klimakammerversuch. Angegeben sind die Werte der sechs Erntetage nach Beginn der Simulation von mildem osmotischen Stress (2,5% PEG an Tag 0) und moderatem Stress (5 % PEG an Tag 2 nach durchgeführten Messungen).

Der CCI wies 24 h nach Applikation von mildem osmotischen Stress bei allen vier Genotypen keine Unterschiede zwischen Kontrolle und Behandlung auf. Nach zwei Tagen stieg der CCI signifikant im Vergleich zur Kontrolle bei *Charly* auf 152 % an. Am dritten Erntetag (24 h nach 5 % PEG) wiesen die beiden Linien, *Charly* und *NPZ 208/03*, einen signifikanten Anstieg von jeweils 128 % und 159 % auf. An Tag 4 und 5 war der CCI bei *Charly* weiterhin auf einem signifikant hohen Level von 129 % und 153 %. Die Werte von *NPZ 208/03* sanken am 4. Tag deutlich ab, um am 5. Erntetag wieder leicht und am 6. Tag signifikant im Vergleich zur Kontrolle anzusteigen. Betrachtet man die Hybride, so stellt sich dar, dass *Exocet* einen signifikanten Anstieg im CCI auf 134 % am vierten Erntetag verzeichnet, um ebenfalls am Tag darauf wieder auf 112 % abzusinken. *Ferdie* wies allein an Tag 6 einen signifikanten Anstieg in den CCI-Werten auf 164 % auf.

Die Chlorophyll *a*-Konzentration wies ebenfalls am ersten Erntetag keine Unterschiede zwischen den Behandlungen der einzelnen Genotypen auf. An Tag 2 und 3 stieg die Chlorophyllkonzentration der beiden Linien auf etwa 150 % an. Dieser Anstieg war am zweiten Tag bei *Charly* und am dritten Tag bei beiden Genotypen signifikant. Anschließend sank die Pigmentkonzentration beider Linien bis zum fünften Tag wieder auf das Niveau der Kontrollpflanzen ab, wobei bei *NPZ 208/03* an Tag 4 noch ein signifikanter Unterschied zwischen Kontrolle und Behandlung bestand. Bei den Hybriden *Ferdie* und *Exocet* waren hingegen keine signifikanten Unterschiede bis zum dritten Tag zu erkennen. Am vierten Tag stieg die Chlorophyllkonzentration bei *Exocet* kurzzeitig signifikant auf 133 % an, um daraufhin wieder auf 98 % abzusinken. Am sechsten Erntetag stieg die Chlorophyllkonzentration bei allen vier Genotypen deutlich an. Dieser Anstieg war bei allen Genotypen mit Ausnahme von *Charly* signifikant.

Ergebnisse

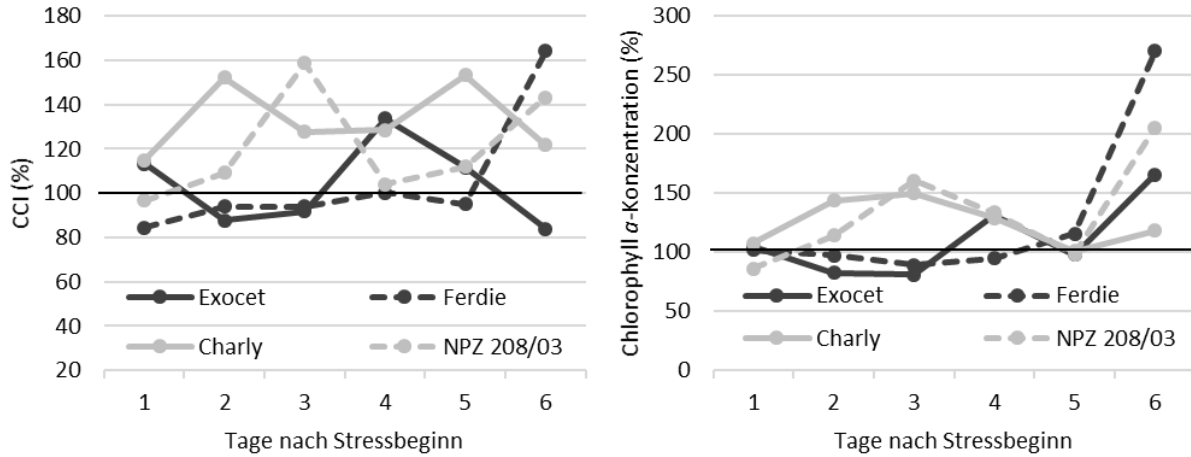


Abbildung 29: Relativer Verlauf des CCI und der Chlorophyll α -Konzentration nach osmotischem Stress im Vergleich zur Kontrollvariante im Klimakammerversuch. Angegeben sind die Werte der sechs Erntetage nach Beginn der Simulation von mildem osmotischen Stress (2,5% PEG an Tag 0) und moderatem Stress (5 % PEG an Tag 2 nach durchgeführten Messungen).

Abbildung 30 stellt die korrigierten CCI-Werte und Chlorophyll α -Konzentration dar. Die Korrektur der Werte erfolgte nach der von (Amede und Schubert 2003) beschriebenen Methodik wie folgt:

$$\text{Korrekturfaktor (KF)} = \frac{\text{Blattwasserkonzentration Stress}}{\text{Blattwasserkonzentration Kontrolle}}$$

Korrigierter CCI:

$$\text{CCI (\%)} = \frac{\text{CCI Stress} * \text{KF} * 100}{\text{CCI Kontrolle}}$$

Korrigierte Chlorophyll α -Konzentration:

$$\text{CCI (\%)} = \frac{\text{CCI Stress} * \text{KF} * 100}{\text{CCI Kontrolle}}$$

Ergebnisse

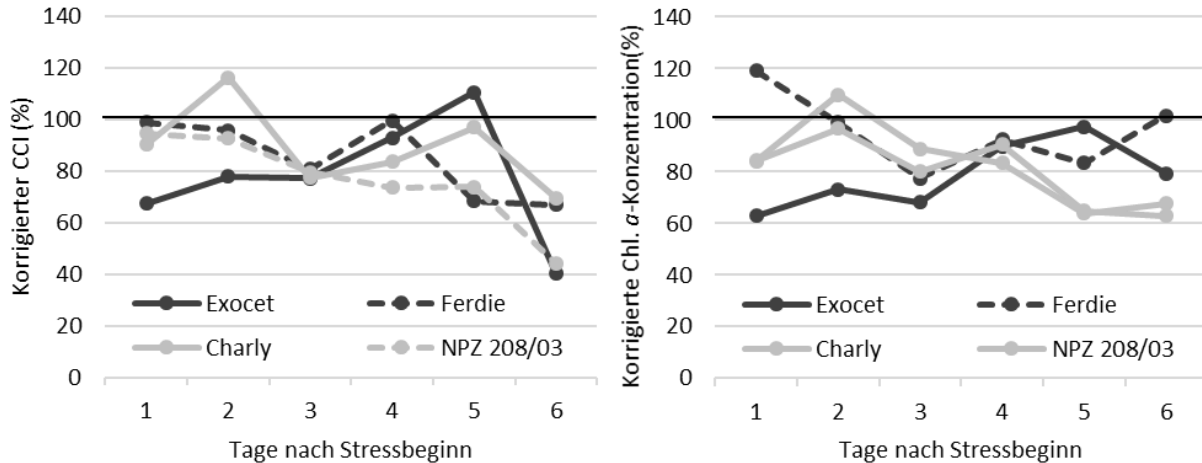


Abbildung 30: Verlauf des korrigierten CCI und der Chlorophyll α -Konzentration im Klimakammerversuch. Die Werte wurden um die Blattwasserkonzentration des jeweiligen Blattes korrigiert. Dargestellt sind die relativen Werte der Stressvariante im Verhältnis zur Kontrollvariante.

Die CCI Werte aller Genotypen waren an Tag 6 deutlich geringer als an Tag 1. Bei *NPZ 208/03* zeigte sich ein stetiges Absinken der Werte von 95 % auf 44 %. Im Gegensatz dazu stieg der CCI bei *Exocet* von 67 % an Tag 1 auf 110 % an Tag 5 an, um dann an Tag 6 auf 40 % abzusinken. Bei *Ferdie* und *Charly* ergab sich jeweils ein Anstieg an Tag 4 bzw. 2 und 5. Aber auch diese Genotypen zeigten an Tag 1 einen recht hohen relativen CCI von jeweils 99 % und 90 % und sanken bis Tag 6 auf 67 % und 69 % ab.

Die Linien *Charly* und *NPZ 208/03* wiesen nach Korrektur um die Blattwasserkonzentration in den Chlorophyll α -Konzentration einen vergleichbaren Verlauf über die sechs Erntetage auf. An Tag 1 lagen die relativen Werte beider Genotypen bei 84 %. Einen Tag später stiegen die Werte auf je 110 % und 97 % an, um sich an Tag 3 und 4 bei den Werten von jeweils 89 % und 83 % bzw. 80 % und 91 % zu stabilisieren. An Tag 5 und 6 sanken die Werte weiter auf 64 % und 68 % bei *Charly* und 65 % und 63 % bei *NPZ 208/03* ab. Die Werte des Genotyps *Exocet* stiegen hingegen bis Tag 5 an. An den ersten drei Erntetagen hielten sich die Werte zwischen 63 % und 73 %, um dann auf 90 % und 97 % bis Tag 5 anzusteigen. Am letzten Erntetag sank die relative Chlorophyll α -Konzentration auf 79 % ab. Die Chlorophyll α -Konzentration von Genotyp *Ferdie* lag an Tag 1 und 6 mit jeweils 119 % und 102 % über 100 %. An den übrigen Tagen pendelten die Werte zwischen 99 % und 78 %.

Die korrigierten Werte des CCI lagen im Durchschnitt über alle Genotypen und Erntetage hinweg bei 82 % und 84 %. Auch der Gesamtmittelwert der Chlorophyll α -Konzentration war geringer im Vergleich zum nicht korrigierten Wert und lag bei 84 %.

4.5.3 Einfluss der Messstelle auf den Chlorophyll Content Index im Containerversuch 2011/2012

Um zu ermitteln, inwieweit die Wahl der Messstelle am Blatt einen Einfluss auf die Messwerte hat, wurden pro CCI-Messung drei Regionen des jeweiligen Blattes beprobt. Die an drei unterschiedlichen Stellen des Blattes erhobenen CCI-Daten wurden in Werte am Spreitengrund und Werte an Blattmitte und

Ergebnisse

Spreitenspitze (= Restblatt) zusammengefasst. Auf diese Weise konnten Unterschiede zwischen dem CCI-Verlauf der Hybriden (*Exocet* und *Ferdie*) und den Linien (*Sesame*, *SYN 01/101-17*, *Charly* und *NPZ 208/03*) in Abhängigkeit von der Blattmessstelle festgestellt werden.

Während der vegetativen Stressphase ergaben sich bis einschließlich dem 21.03.2012 kaum Unterschiede zwischen Hybriden und Linien bzw. unterschiedlichen Messstellen am Blatt (Abbildung 31). Die relativen CCI Werte lagen zwischen 99 % und 111 % der Kontrolle. Am 28.03.2012 stieg der CCI der Hybriden am Spreitengrund (139 %) deutlicher an als am Restblatt (121 %). Der CCI der Linien zeigte nur etwa einen zehnpromzentigen Anstieg im Vergleich zum vorherigen Messzeitpunkt, auf 113 % am Spreitengrund bzw. 109 % am Restblatt. Am letzten Messzeitpunkt der vegetativen Trockenstressapplikation, am 04.04.2012, lagen die Werte der einzelnen Genotypen wieder nah bei einander (126 %-129 %). Einen Tag nach Wiederbewässerung, am 11.04.2012, fiel der CCI sowohl bei den Hybriden als auch bei den Linien am gesamten Blatt auf unter 100 %, um sieben Tage später bei den Hybriden wieder auf etwa 150 % und bei den Linien auf etwa 130 % anzusteigen.

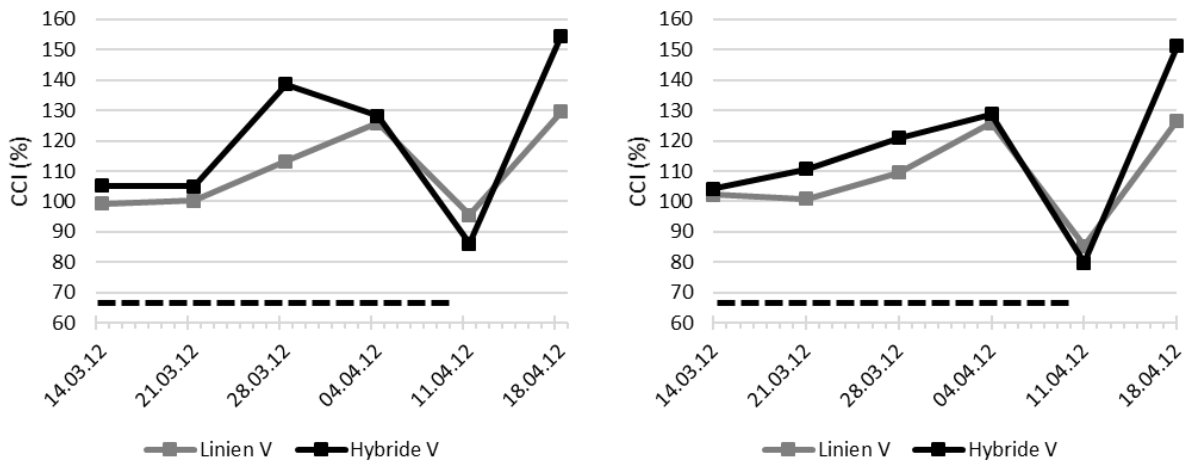


Abbildung 31: Relativer CCI der vegetativen (V) Trockenstressvarianten im Vergleich zur Kontrolle im Containerversuch 2011/2012. Die Genotypen wurden in Hybriden (*Exocet* und *Ferdie*) und Linien (*Sesame*, *SYN 01/101-17*, *Charly* und *NPZ 208/03*) gruppiert. CCI-Werte wurden unterteilt in Messungen am Spreitengrund (linke Grafik) und Restblatt (rechte Grafik). Die gestrichelte Linie im unteren Teil der Grafik zeigt die Trockenstressphase an.

Während der generativen Trockenstressphase zeigte sich wie in der vegetativen Phase bei den Hybriden ebenfalls eine stärkere Reaktion des CCI verglichen mit der Kontrolle (Abbildung 32). Der CCI stieg am Anfang der generativen Trockenstressapplikation (02.05.2012) am Spreitengrund und Restblatt, sowohl bei den Hybriden als auch bei den Linien, um 60 % bis 77 % an. Hingegen stieg der CCI bei den Pflanzen der doppelten Stressapplikation um 70 % bis 100 % an. Sieben Tage später stiegen die Werte unter generativem Stress bei den Hybriden am gesamten Blatt um etwa 40 % an. Bei den Linien wurde ein Anstieg um etwa 10 % beobachtet. Durch die Einwirkung der doppelten Stressapplikation stieg der CCI am 14.05.2012 bei den Linien um 6 % am Spreitengrund an und sank am Restblatt um 7 % ab. Bei den Hybriden veränderte sich der CCI am Restblatt ebenfalls nur gering um +7 %. Am Spreitengrund stieg er jedoch abermals um 40 % an. Sieben Tage nach Wiederbewässerung waren der CCI nach generativem

Ergebnisse

Trockenstress von Hybriden und Linien auf 146 % bis 176 % am Spreitengrund und Restblatt herabgesunken. Nach der doppelten Stressapplikation waren die Werte auf 219 % bis 241 % gesunken. In beiden Fällen lag der CCI der Hybriden etwas höher als der der Linien. Zwei Wochen nach Wiederbewässerung stieg der CCI wieder an. Dieser Anstieg zeigte sich ebenfalls deutlicher bei den Hybriden. Nach einfacher Stresseinwirkung erhöhten sich die Werte bei den Hybriden am gesamten Blatt um 100 %, nach doppelter Stresseinwirkung um etwa 50 %. Bei den Linien zeigte sich nach beiden Trockenstressvarianten ein Anstieg von 5 % bis 20 %.

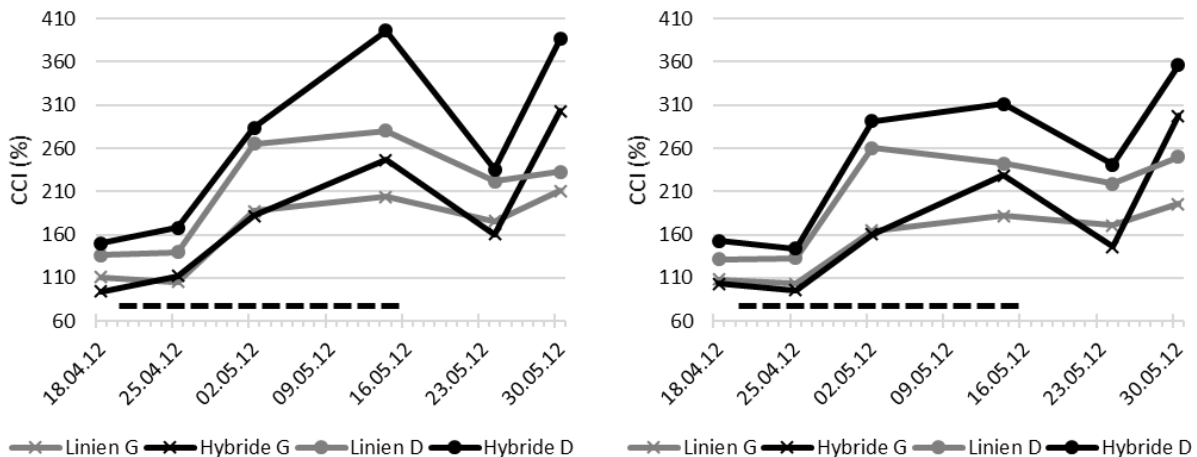


Abbildung 32: Relativer CCI der generativen (G) und doppelten (D) Trockenstressvarianten im Vergleich zur Kontrolle im Containerversuch 2011/2012. Die Genotypen wurden in Hybriden (Exocet und Ferdie) und Linien (Sesame, SYN 01/101-17, Charly und NPZ 208/03) gruppiert. CCI-Werte wurden unterteilt in Messungen am Spreitengrund (linke Grafik) und am Restblatt (rechte Grafik). Die gestrichelte Linie im unteren Teil der Grafik zeigt die Trockenstressphase an.

4.5.4 Anwendbarkeit indirekter Chlorophyllmessungen zur Unterscheidung genotypischer Trockenstressreaktionen

Verlauf des Chlorophyll Content Index im Containerversuch 2010/2011

Abbildung 33 zeigt die *Chlorophyll Content Indices* (CCI) von den bereits näher untersuchten Winterrapslinien Charly, NPZ 208/03, Sesame und SYN 01/101-17 sowie den Hybriden Exocet und Ferdie im Containerversuch 2010/2011. Zusätzlich wurden die Messwerte der übrigen, im Containerversuch 2010/2011 untersuchten, Hybriden abgebildet. Nach Reduktion der Bewässerungszufuhr stieg bei allen Genotypen der relative CCI der Stressvariante in Relation zu Kontrolle an. Besonders ausgeprägt war dieser Anstieg bei den Linien Charly (143 %) und NPZ 208/03 (168 %). Im Vergleich dazu stieg der CCI bei den Linien Sesame und SYN 01/101-17 auf 102 % und 110 % an. Beim zweiten Messtermin 14 Tage später verdoppelten sich diese Werte nahezu auf 178 % und 190 % und lagen nun höher als bei Charly (139 %) und NPZ 208/03 (154 %).

Bei allen sechs Hybriden zeigten sich beim ersten Messtermin ein mäßiger Anstieg des CCI auf etwa 130 %.

Ergebnisse

Anschließend war wiederum bei allen Hybriden ein Abfall des CCI zu beobachten. Eine Ausnahme hier bildete der Genotyp *Elektra*, welcher weiter auf ein Niveau von 156 % anstieg.

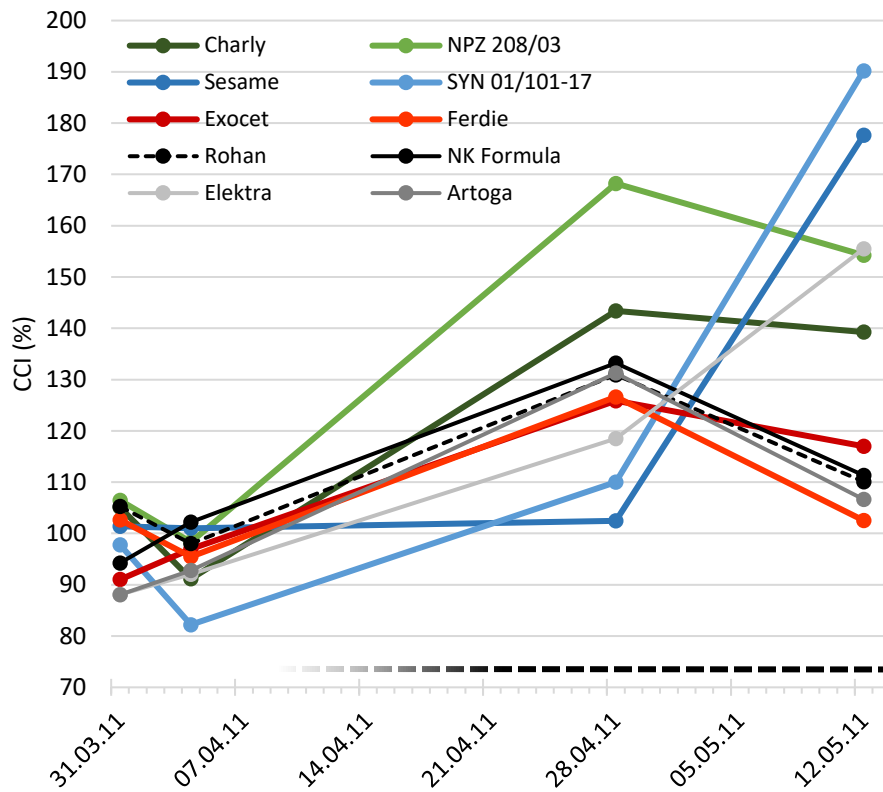


Abbildung 33: Verlauf des relativen CCI der Trockenstressvariante im Vergleich zur Kontrolle im Containerversuch 2010/2011. Die gestrichelte Linie im unteren Teil der Grafik zeigt die Trockenstressperiode an. Der Trockenstress wurde in 2011 mit Beginn der Blüte für jeden Genotypen einzeln appliziert.

Verlauf des Chlorophyll Content Index im Containerversuch 2011/2012

In Abbildung 34 ist der über alle Genotypen gemittelte Verlauf der CCI-Werte aller vier Varianten gezeigt. In der Kontrolle ließ sich ein leichter Anstieg der CCI-Werte bis zum 28.03.2012 erkennen. Zu diesem Zeitpunkt befanden sich die Pflanzen im Stadium der Blättentwicklung (BBCH 15-19). Mit der weiteren Entwicklung der Pflanzen nahm der CCI stetig ab. Die Pflanzen der Kontrollvariante zeigten am Ende der Messperiode (etwa zwei Monate vor der Ernte) die niedrigsten CCI-Werte im Vergleich zu den Trockenstressvarianten.

Allgemein wird deutlich, dass durch den jeweiligen Trockenstress der CCI anstieg. Nach dem Aussetzen der Bewässerung am 05.03.2012 war 23 Tage später, am 28.03.2012, bei den Pflanzen der vegetativen und doppelten Trockenstressvariante ein leichter Anstieg des CCI zu erkennen. Der CCI war auf durchschnittlich 40 angestiegen und hielt sich auch sieben Tag später auf diesem Niveau. Nach der Wiederbewässerung am 10.04.2012 sanken die CCI-Werte um knapp 50 % und unter den CCI der Kontrollvariante. Weitere sieben Tage später, bis kurz vor dem Einsetzen des generativen Trockenstress, waren die CCI-Werte wieder auf etwa 40 angestiegen. Am 20.04.2012 wurde die Bewässerung wieder ausgesetzt, um den Trockenstress in der generativen Phase herbeizuführen. Der CCI stieg innerhalb von 10 Tagen (bis zum

Ergebnisse

02.05.2012) bei den Pflanzen der doppelten Stressvariante um 50 % und bei den Pflanzen der generativen Stressvariante um etwa 20 % im Vergleich zum vorherigen Messtermin an. Bis zur Wiederbewässerung stieg der CCI weiter auf über 60 (doppelte Stressvariante) bzw. 40 (generative Stressvariante) an, um dann acht Tage nach Wiederbewässerung wieder auf das Niveau herabzusinken, das vor dem Stress bestand. Ab diesem Zeitpunkt, also zum Ende der Blüte, sank der CCI in allen Varianten deutlich ab.

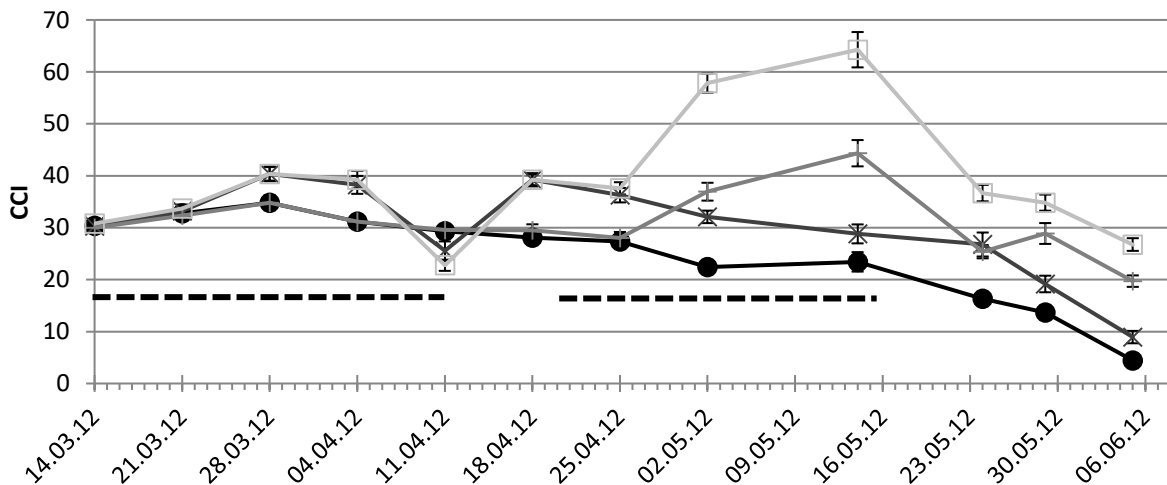


Abbildung 34: Verlauf des CCI zwischen dem 14.03.2012 und 05.06.2012 im Containerversuch 2011/2012. Dargestellt sind die Mittelwerte über alle Genotypen einer Variante sowie zugehörige Standardfehler. Die gestrichelten Linien im unteren Teil der Grafik zeigen das Aussetzen der Bewässerung und somit die Zeiträume des vegetativen und generativen Trockenstresses an.

Abbildung 34 zeigt die CCI-Verläufe der einzelnen Genotypen während der vegetativen Trockenstressphase. Auf die Darstellung der CCI-Verläufe der generativen bzw. doppelten Stressphase wurde hier verzichtet (siehe Anhang, Abbildung 40), da anhand dieser der Verläufe der einzelnen Genotypen nicht klar erkennbar waren.

Zum ersten Messtermin des CCI am 14.03.2012 zeigte allein *Ferdie* einen Anstieg der CCI-Werte in Relation zur Kontrolle. Eine Woche später war der CCI bereits auf 112 % angestiegen. *Exocet* und *SYN 01/101-17* zeigten zu diesem Zeitpunkt mit 106 % und 105 % ebenfalls erhöhte Werte. Am 28.03.2012 war der CCI aller sechs Genotypen deutlich angestiegen, wobei der CCI der Hybriden *Ferdie* und *Exocet* mit 122 % und 130 % die höchsten Werte aufwiesen. Einen weiteren deutlichen Anstieg des CCI zeigten eine Woche später *Ferdie* und *Charly*. Mit der Wiederbewässerung am 10.04.2012 sanken die relativen CCI-Werte aller Genotypen mit Ausnahme von *NPZ 208/03* auf unter 100 %. Ein erneuter Anstieg zeigte sich in der darauffolgenden Woche nach weiteren sieben Tagen (18.04.2012) der Wiederbewässerung. Die Hybriden zeigten mit über 150 % den stärksten Anstieg der CCI-Werte. Der CCI von *Sesame* und *SYN 01/101-17* nahm wiederum die geringsten Werte von 121 % bzw. 122 % an. *NPZ 208/03* und *Charly* lagen mit 135 % und 138 % zwischen den bereits genannten Genotypen.

Ergebnisse

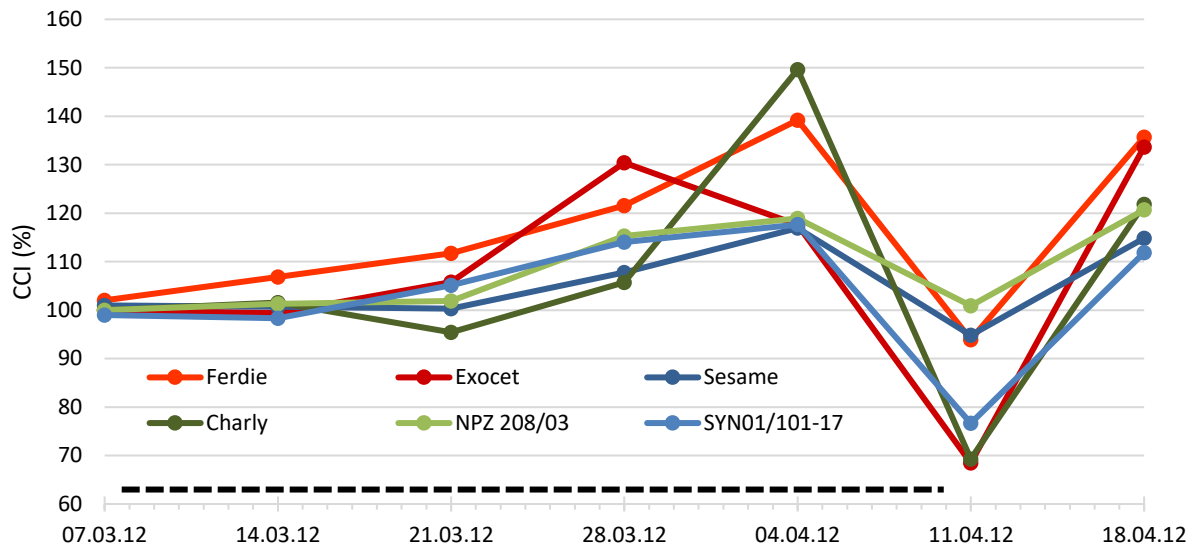


Abbildung 35: CCI-Verlauf während der vegetativen Trockenstressphase (März und April) im Containerversuch 2011/2012. Abgebildet ist der relative CCI der vegetativen Trockenstressvariante im Vergleich zur Kontrolle. Die gestrichelte Linie im unteren Teil der Grafik zeigt die Trockenstressphase an.

5 Diskussion

5.1 Feldnahe Simulation von Trockenstress mit Hilfe von Containerversuchen

5.1.1 Milder Trockenstress verursacht erhebliche Ertragseinbußen im Frühjahr 2011 in Deutschland

Die Trockenheit im Frühjahr war maßgebend für die gesamte Rapsernte 2011 in Deutschland. Die daraus resultierende Ertragsreduktion von knapp 25 % (im Vergleich zum fünfjährigen Mittel) ist für deutsche Verhältnisse außergewöhnlich hoch gewesen (BMEL 2011). Vergleichend hierzu betrug im Trockenjahr 2003 der Ertragsrückgang bei Raps lediglich 15 % (<http://faostat3.fao.org/>).

Die hohe Korrelation der Kornerträge der einzelnen Genotypen zwischen der bewässerten und der unbewässerten Variante lässt jedoch darauf schließen, dass der Trockenstress nur mild bis moderat ausgeprägt war (Blum 2005, Claeys und Inzé 2013). Dies kann wie folgt erklärt werden: Abbildung 12 zeigt, dass die Genotypen, welche ertraglich stärker bzw. schwächer waren, sich unter Kontrolle bzw. Trockenstress nicht unterscheiden. Dies ist auf die konstitutiven, systemischen Merkmale eines Genotyps zurückzuführen. Diese werden nicht als Reaktion auf Trockenstress ausgeprägt, sondern stehen grundlegend für den Charakter eines Genotyps (Blum 2005). Araus et al. (2002) gliederten diese Merkmale in drei Hauptcharakteristika: Wassernutzung, Wassernutzungseffizienz und *Harvest Index*. Angelehnt an diese Merkmale sind generelle Wachstumseigenschaften, wie Entwicklung von Biomasse und Blattfläche, aber auch stomatare Leitfähigkeit oder Effektivität des Photosyntheseapparates (Blum 2005). Die Ausprägung dieser Merkmale beeinflusst maßgeblich das Wachstum und somit auch den Ertrag einer Pflanze. Bei mildem Stress wirken sich die wachstums- und ertragsfördernden Eigenschaften wie z.B. die Aufrechterhaltung des Wachstums und somit auch der Photosynthese und der Transpiration nicht besonders nachteilig auf die Pflanze aus. Bei stärkerem bzw. terminalem Stress ist dies der Fall (Tardieu 2012). Im Gegensatz dazu haben Simulationen gezeigt, dass Merkmale wie z.B. ein eingeschränktes Wachstum, eine verringerte Transpirationsrate oder eine ausgeprägte Wassernutzungseffizienz durch reduzierte Wasseraufnahme bei starkem, terminalen Trockenstress für die Pflanze förderlich sind (Chenu et al. 2009). Dies beruht u.a. auf dem intrinsischen Konflikt zwischen Assimilation durch Transpiration und Stressvermeidung durch reduzierte stomatare Leitfähigkeit (Tardieu 2012).

Bei den untersuchten Genotypen waren die unter Bewässerung ertragreicheren Sorten auch die, welche unter Trockenheit den höheren Ertrag zeigten. Es lässt sich also darauf schließen, dass der Trockenstress trotz der durchschnittlich für Deutschland hohen Ertragseinbußen vergleichsweise mild war. Andernfalls hätte die Ertragsreduktion dieser Genotypen ausgeprägter sein müssen. Bei der Trockenheit in 2011 kann zudem nicht von einem terminalen Trockenstress gesprochen werden kann. Ein terminaler Trockenstress kann zu den stärkeren Trockenstressszenarien gezählt werden, bei dem die Rapspflanze keine Möglichkeit mehr hat, mögliche Einbußen während des Wassermangels zu kompensieren. Der Niederschlagsmangel hielt 2011 nur bis etwa Mai bzw. Juni an. Anschließend stiegen die monatlichen Niederschläge sogar wieder deutlich an (Abbildung 36).

Der Niederschlagsmangel 2011 beeinflusste deutlich die Ertragsleistungen der Feldstandorte

Um ein Anzucht- bzw. Phänotypisierungssystem zu etablieren, ist eine hohe Korrelation der Bonituren zu den entsprechenden Feldbedingungen essentiell. Zunächst mussten daher Feldversuche durchgeführt

werden, die anschließend mit den Ergebnissen aus den Containerversuchen verglichen werden konnten. Drei sehr unterschiedliche Standorte wurden zu diesem Zwecke ausgewählt, um ein breites Spektrum an Umweltbedingungen abzudecken. Die unterschiedlichen Standortbedingungen spiegelten sich in den Ergebnissen wider. In den bewässerten Varianten ergaben sich im Mittel der 20 Winterrapsgenotypen auf allen drei Standorten signifikant unterschiedliche Erträge (Abbildung 11). Dies ist zum einen den unterschiedlichen äußeren Faktoren wie Bodenbeschaffenheit und regionalem Klima zuzuschreiben, andererseits wurden die Standorte unterschiedlich bewässert. Die erste Bewässerung wurde auf allen Standorten im April durchgeführt. Die Anzahl an Bewässerungsmaßnahmen sowie die gesamte Bewässerungsmenge wurden dann der weiteren Wetterlage und der örtlichen Beschaffenheit angepasst.

Die Erträge sanken auf allen drei Feldstandorten durch den im Frühjahr 2011 vorherrschenden Niederschlagsmangel signifikant. Verglichen mit dem langjährigen Mittel wiesen die drei Standorte während der Vegetationszeit wesentlich niedrigere Niederschlagsmengen auf (Abbildung 36). Mit nur 88 L/m² Niederschlag war das Frühjahr (März bis Mai) 2011 das zweitrockenste seit Beginn der Wetteraufzeichnungen vor 130 Jahren. Dieses Defizit beeinträchtigte nicht nur die vegetative Wachstumsphase, sondern auch die Blüte, welche an den Feldstandorten Ende März/Ende April begann. Der Beginn der generativen Phase zählt zu dem empfindlichsten gegenüber Trockenstress (Richards 1978b, Blum 2010, Cominelli et al. 2013). Auf den angegebenen Versuchsstandorten wurde der Ertrag um durchschnittlich 35 % reduziert. Bundesweit zeigten sich ähnliche Ertragsreduktionen. Der Kornertrag bei Winterraps in 2011 betrug im Durchschnitt 2,98 t und lag damit etwa 25 % unter dem langjährigen Mittel (BMEL 2011).

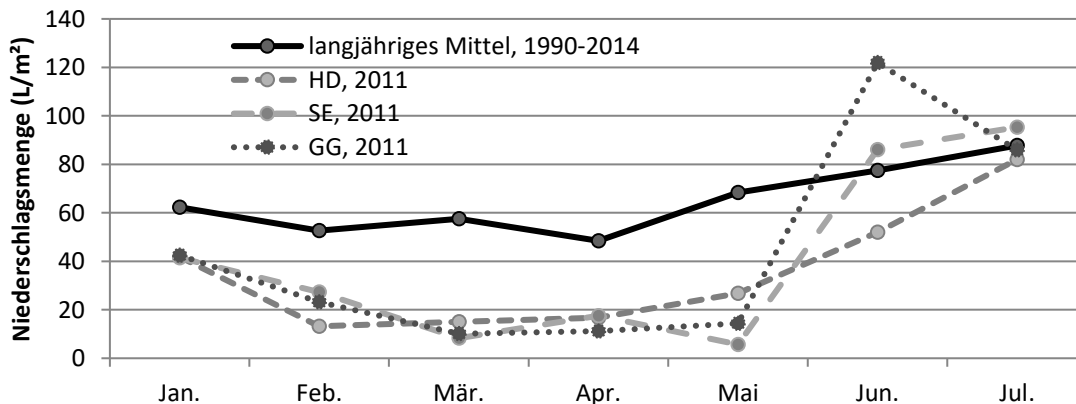


Abbildung 36: Natürliche Niederschlagsmengen von 2011 der drei Feldstandorte: Hadmersleben (HD), Seligenstadt (SE) und Groß Gerau (GG) sowie ein langjähriges Mittel aus den Jahren 1990 bis 2014.

5.1.2 Die Gegenüberstellung von Containersystem und Feldversuchen

Der Vergleich von Wachstumsbedingungen von Pflanzen in Gefäßanzuchten und auf dem Feld ist noch ein vergleichbar junges Forschungsfeld. Die Frage, ob Ergebnisse aus Gefäßversuchen auch auf die Bedingungen im Feld übertragbar sind, wird vermehrt erst seit wenigen Jahren in Fachartikeln gestellt und bearbeitet (Limpens et al. 2012, Wu et al. 2011, Blum 2011). In der Vergangenheit fand Pflanzenzüchtung primär auf dem Feld statt. Mit den Fortschritten in der Molekulargenetik verschob sich dieses Tätigkeitsfeld. Das Interesse und die Forschung an transgenen Kulturen nahmen zu und so verlagerten sich

auch die Arbeiten vermehrt in die Labore bzw. Gewächshaus.

Der Transfer der Ergebnisse von den kontrollierten Bedingungen der Labore wieder zurück zu den Feldbedingungen scheint jedoch problematisch zu sein (Skiryicz et al. 2011, Deikman et al. 2012). In den USA stieg beispielsweise die Anzahl an genehmigten Feldversuchen zur Prüfung von transgenen und besonders trockenresistenten Sorten von 29 in 2004 auf 117 in 2013 an. Bis zum jetzigen Zeitpunkt sind jedoch nur zwei speziell an Trockenheit angepasste gentechnisch veränderte Sorten, eine Maissorte und eine Zuckerrohrsorte, offiziell zugelassen worden (Waltz 2014). Dieses Transferproblem der gentechnisch veränderten Organismen ins Feld ist wichtiger Auslöser der jüngst aufkeimenden Diskussionen der Vergleichbarkeit von Gefäß- und Feldversuchen.

Mittler und Collins untersuchten die näheren Gründe für die Übertragungslücke zwischen Gewächshaus und Feld (Mittler 2006, Collins et al. 2008). Beide arbeiteten heraus, dass sich die Wachstumsbedingungen bei Gefäßanzuchten grundlegend von denen auf dem Feld unterscheiden, wodurch eine Übertragbarkeit der Ergebnisse kaum möglich sei. So ist der applizierte Trockenstress oftmals zu stark ausgeprägt, um ihn mit dem unter natürlich vorherrschenden Bedingungen vergleichen zu können. Zudem müssten Dauer und Zeitpunkt des Trockenstresses an die Bedingungen im Feld angepasst werden. Zuletzt sei die Pflanze auf dem Feld in der Regel nicht nur einem abiotischen Stress ausgesetzt, wie er meist unter kontrollierten Bedingungen untersucht wird. Vielmehr kommt eine Kombination mehrerer Stressarten den natürlichen Bedingungen näher. So zum Beispiel ist Trockenstress oftmals mit Hitzestress verknüpft (siehe auch Claeys und Inzé 2013). Im Folgenden wird aufgezeigt, wie viele dieser Probleme durch die Anzucht im Containersystem erheblich minimiert werden konnten.

Vergleich zwischen Containeranzucht und Feldversuchen unter optimaler Bewässerung

Auch unter optimalen Wachstumsbedingungen ohne zusätzlich applizierten Stress fehlt es an überzeugenden Studien, die eine eindeutige Korrelation zwischen den Ergebnissen von Gefäß- und Feldversuchen aufzeigen können. Viele Wissenschaftler betonen, dass hier ein klares Forschungsdefizit herrscht, welches es auszugleichen gilt (e.g. Collins et al. 2008; Skiryicz et al. 2011; Passioura 2012; Claeys und Inzé 2013). Die Studien, welche sich mit dieser Thematik befassen, beschränken sich oftmals auf rein physiologische oder metabolische Parameter (Wu et al. 2011, Witt et al. 2012). Hingegen mangelt es aber an für Züchter so wichtigen Studien, in denen Kornerträge unter kontrollierten und natürlichen Bedingungen miteinander verglichen werden.

Der Hauptgrund für die mangelnde Übertragbarkeit von Ergebnissen vom Gefäß zum Feld ist ein zu geringes Bodenvolumen unter künstlichen Bedingungen. Dies führt zu einer mangelhaften Verfügbarkeit an Nährstoffen, Sauerstoff und Wasser (zusammengefasst in Passioura 2006). Dies wiederum wirkt sich negativ auf Transpiration und Photosyntheseleistung aus (Wu et al. 2011). Ronchi et al. (2006) stellten im Vergleich von Gefäßen mit einem Volumen von 3 L, 10 L und 24 L fest, dass mit sinkendem Bodenvolumen zudem der Stickstoffgehalt der untersuchten Kaffeepflanzen (*Coffea arabica* L.) drastisch abfällt. Dies ist u.a. der Grund für eine Reduktion der RuBisCO-Enzymaktivität sowie des Hexose-, Saccharose- und Aminosäuregehaltes. Ein zu kleines Gefäßvolumen führt letztendlich dazu, dass das Wachstum der Wurzel und des Sprosses eingeschränkt ist (Poorter et al. 2012, Dalling et al. 2013). In der vorliegenden Arbeit wurde durch die Verwendung von 120 L-Containergefäßen das Bodenvolumen deutlich erhöht. Dies wirkte sich positiv auf die Ergebnisse der Kornerträge aus. Im Vergleich der mittleren Kornerträge des Containerversuchs mit denen der drei Feldstandorte (Abbildung 15 und Abbildung 16) zeigten sich hohe signifikante Korrelationen. Zudem waren die Korrelationen zwischen Containerversuch und allen

Standorten signifikant. Wenn hingegen die Kornerträge der einzelnen Standorten miteinander korreliert wurden, zeigten sich diese Konstanz nicht.

Neben dem vergrößerten Bodenvolumen und der damit geringeren Anfälligkeit gegenüber Umwelteinflüssen, war ebenso die Anzucht mehrerer Pflanzen in einem Gefäß ein großer Vorteil des Containersystems. Raps besitzt eine komplexe oberirdische Sprossarchitektur, welche ständigen Veränderungen unterliegt. Die gegenseitige Beschattung von Pflanzen hat deutliche Auswirkungen auf deren Wachstum (Jullien et al. 2011, Brunel-Muguet et al. 2013). Unter Feldbedingungen sind Pflanzen einer andauernden Konkurrenz um Licht ausgesetzt, in Gefäßen ist dies in der Regel nicht der Fall. Reduzierter Lichteinfall bewirkt jedoch eine Anpassung der Pflanze und damit Veränderungen in der Physiologie und Morphologie. Brunel-Muguet et al. (2013) konnten zeigen, dass Raps auf eine partielle Beschattung mit einem erhöhten Blattwachstum am Haupttrieb und einer vermehrten Bildung von Nebentrieben reagiert. Eine erhöhte Verzweigungsrate konnte ebenfalls in anderen Kulturarten, wie der Weinrebe (*Vitis vinifera* L.) oder verschiedenen Hartlaubarten, festgestellt werden (Givinish und Vermeji 1976; Bragg und Westoby 2002). Zudem konnte beobachtet werden, dass Zucker während der Blüte und Schotenbildung bei beschatteten Pflanzen effizienter remobilisiert werden. Zusätzlich wurde gezeigt, dass sich die Vegetationsdauer durch eine verzögerte Seneszenz verlängert, während die Stickstoffaufnahme und photosynthetische Aktivität nicht beeinflusst waren (Brunel-Muguet et al. 2013). Diese Folgen von Beschattung sind hinreichend bekannt und werden als Schattenvermeidungssyndrom (engl. *Shade Avoidance Syndrome*) bezeichnet. Eine Vielzahl von Studien zeigte ebenso, dass eine genetische Variation bezüglich dieses Schattenvermeidungssyndroms vorhanden ist (zusammengefasst in van Kleunen und Fischer 2005, Schlichting und Smith 2002). Demnach besteht die Möglichkeit, dass die Genotypen unterschiedlich auf die künstlichen Wachstumsbedingungen im Gewächshaus reagieren und somit von ihrem Wuchs im Feld stark abweichen. Besonders scheint dies bei Hybriden der Fall zu sein. Darüber hinaus konnten (Liu und Tollenaar 2009) zeigen, dass in Mais mit steigender Pflanzendichte auch die Heterosisrate für Kornertrag und *Harvest Index* steigt.

Vergleich zwischen Containeranzucht und Feldversuchen unter reduzierter Bewässerung

Passioura (2012) betont, dass die Ergebnisse von Gefäßversuchen für die praktische Anwendung von Züchtern auf dem Feld meist von geringem Interesse sind, besonders, wenn diese aus Untersuchungen von Trockenstressreaktionen stammen. Als Kompromiss zwischen Feld und Gefäß finden sogenannte *Rainout Shelter* zunehmend Verwendung in Versuchsanlagen. Diese sind jedoch kostenintensiv in der Anschaffung und benötigen ein aufwendiges und komplexes Bewässerungssystem, um eine kontrollierte und einheitliche Wasserzufuhr zu gewährleisten. Zudem ist eine Modifizierung der Bodenbedingungen nicht ohne größeren Aufwand möglich, wenn die *Rainout Shelter* fest installiert wurden. Dennoch ist es notwendig, einen Weg zwischen den künstlichen Wachstumsbedingungen der Gefäße und den schlecht kontrollierbaren Feldversuchen zu finden, um so eine zuverlässige Untersuchung und Selektion von potentiell trockenresistentem Material zu ermöglichen (Pinheiro und Chaves 2011).

Die hier durchgeführten Containerversuche haben gezeigt, dass der Ertrag des Haupttriebes unter den gegebenen Trockenstressbedingungen in engerem Zusammenhang zu den Felderträgen steht als der Ertrag der Gesamtpflanze. Dies lässt darauf schließen, dass der applizierte Trockenstress im Containerversuch mit dem Stress unter Feldbedingung nicht gleichzusetzen war. Zwei Faktoren unterschieden sich maßgebend: Der Zeitpunkt des Stresses und die Stressintensität. Die Trockenperiode

Diskussion

im Jahr 2011 begrenzte sich primär auf das Frühjahr. Es waren also die Schossphase und die Blüte vom Wassermangel betroffen. Die darauffolgenden Niederschlagsmengen im Sommer waren hingegen als überdurchschnittlich anzusehen. In den Containern setzte der Trockenstress erst mit Beginn der Blüte ein und dauerte bis zum Ende der Kornfülle. Im Mittel betrug hier die Ertragsreduktion 30 % und war damit geringer als die der Pflanzen der Feldversuche mit -35 %.

Der Vergleich zu anderen Studien scheint sich die angesetzte Wasserhaltekapazität von 30 % in den Containern als einen eher milder Trockenstress darzustellen (u.a. Arunyanark et al. 2008, Tardieu 2012, Sun et al. 2015, Zhang et al. 2015). Da jedoch der Haupttrieb im Containerversuch als bessere Vergleichsbasis zu den Feldversuchen diente, war der applizierte Trockenstress in den Containern zumindest im Vergleich zum Feld ausgeprägter. Die Blüte bei Raps beginnt am oberen Teil des Haupttriebes und verläuft basipetal zu den weiter unten gelegenen Seitentrieben. Ebenso verhält es sich mit der Schotenbildung. Jullien et al. (2011) konnten zudem feststellen, dass die Schotenausbildung und Kornfüllung an den Haupttrieben schneller verläuft als an den Seitentrieben. Erklärt werden kann dies durch eine höhere Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe, da sich mit steigender Anzahl von Trieben die Anzahl an Verwertungsorganen erhöht. Der Containerversuch 2010/2011 zeigte eine Ertragsreduktion durch Trockenstress von nur 12 % an den Haupttrieben, aber 34 % an den Seitentrieben. Dies wurde auch schon zuvor in Versuchen mit Raps, sowohl auf dem Feld (Faraji et al. 2008) als auch in der Klimakammer (Gan et al. 2004), beobachtet. Der stärker ausgeprägte Trockenstress in den Containern konnte so gut mit dem milderem Trockenstress auf dem Feld verglichen werden, da der Haupttrieb, welcher in der Entwicklung gegenüber den Seitentrieben bevorzugt wird, herangezogen wurde.

Es zeigt sich, dass die Applikation von Trockenstress unter kontrollierten Bedingungen eine große Herausforderung darstellt, wenn das Ziel eine Simulation möglichst feldnaher Bedingungen ist. Wünschenswert wäre es, den Trockenstress im Containersystem dem auf dem Feld anzupassen, so dass nicht nur der Haupttrieb, sondern der Ertrag der Gesamtpflanze verglichen werden kann. Eine solche Anpassung ist jedoch schwierig, da das Bodenvolumen der Container einen gewissen Zeitraum und Außentemperatur benötigt, um abzutrocknen und der Verlauf der Bedingungen auf dem Feld meist nicht sicher vorauszusehen ist. Trotzdem war es in der vorliegenden Arbeit möglich, Daten eines kontrollierten Gefäßexperiments auf das Feld zu übertragen, ohne dass eine exakte Angleichung der Bedingungen nötig wurde. Es konnten Parameter identifiziert werden, welche unter den gegebenen Bedingungen eine Voraussage der Ertragsleistungen von Winterrapssorten unter Trockenstressbedingungen ermöglichen.

5.2 Container versus Klimakammer: Eignung der einzelnen Anzuchtssysteme zur Selektion auf Trockenstressresistenz

Für die Züchtung von trockenresistentem Raps ist es wichtig, anhand eines Pools von potentiellen Genotypen eine schnelle und treffsichere Selektion durchzuführen. Messungen der THz-Transmission und des *Chlorophyll Content Index* (CCI) wurden in den verschiedenen Anzuchtssystemen angewendet und auf ihre Tauglichkeit zur Selektion auf Trockenstressresistenz von Genotypen überprüft. Es hat sich gezeigt, dass Trockenstressresistenz ausgesprochen komplex und von einer Vielzahl von Faktoren abhängig ist. Tardieu (2012) formulierte dies folgendermaßen: „Jedes Merkmal kann der Trockenstressresistenz zugeschrieben werden, wenn nur das passende Trockenstressszenario hierzu appliziert wird“. Es gilt also im ersten Schritt einen Ideotypen zu definieren, der unter vorherrschenden Trockenstressbedingungen vorteilhaft ist. Erst dann kann eine passende Selektionstechnik gefunden werden.

Der in 2011 auf dem Feld vorherrschende Trockenstress konnte im Containerversuch erfolgreich nachgeahmt werden. Durch die feldnahen Bedingungen im Containersystem war es möglich, Kornerträge von Feld- und Containerversuchen miteinander zu vergleichen und so die ertragreicheren Genotypen unter Trockenstress herauszuarbeiten. Das Containersystem konnte im zweiten Schritt dazu dienen, detailliert die physiologische bzw. morphologische Trockenstressreaktion einzelner Genotypen unter realistischen Bedingungen zu untersuchen, um so einen geeigneten Ideotypen zu definieren. Das Containersystem ist daher von großer Bedeutung für die Voruntersuchungen zur Züchtung auf Trockenstress. Nach den ersten Containerversuchen wurde das System ständig weiterentwickelt und erweitert. Es wurden bereits die unterschiedlichsten Stressszenarien erfolgreich im Containersystem eingestellt und nach Möglichkeit mit Feldversuchen verglichen (Reeb 2010, Stahl et al. 2015, Hohmann et al. 2016). Neben Fragen der Pflanzenzüchtung wurden ebenso Aspekte der Pflanzenernährung mit Hilfe des Containersystems erfolgreich untersucht (Wakeel et al. 2010).

Trotzdem sollte darauf geachtet werden, dass auch im Containersystem die Ergebnisse von Jahr zu Jahr variieren können. Bei der Betrachtung der Ergebnisse beider Containerversuche ist die Einteilung der Genotypen anhand ihres Ertrags nicht vollständig übereinstimmend. So sollte bei der Verwendung des Containersystems, wie auch bei der Durchführung von Leistungsversuchen auf dem Feld eine mehrjährige Evaluation stattfinden, um allgemeine und zuverlässige Aussagen über Ertragspotentiale von Genotypen treffen zu können.

Die im Vergleich dazu ausgesprochen kontrollierten Bedingungen des *in vitro*-Versuchs in der Klimakammer ermöglichten die Durchführung empfindlicher physiologischer Untersuchungen wie die Bestimmung der Chlorophyllpigmentkonzentration. Trockenstress wurde hier in Form von osmotischem Stress durch Zugabe von Polyethylenglykol (PEG) in die Nährlösung appliziert. Die Rapspflanzen befanden sich zum Zeitpunkt der Stressapplikation und der Ernte im Stadium der Jugendentwicklung. Somit unterscheidet sich der Zeitpunkt der Stressapplikation erheblich vom Zeitpunkt des Trockenstresses im Feld. Ein Vergleich der Ergebnisse aus beiden Anzuchtssystemen war daher kaum möglich.

Der Vorteil des *In vitro*-Anzuchtssystems ist jedoch seine hohe Reproduzierbarkeit. Dies konnte u.a. anhand der Ergebnisse von (Hatzig et al. 2014) und denen des durchgeführten Klimakammerversuchs gezeigt werden. Die hohe Reproduzierbarkeit ermöglicht es auch, den gewünschten Genotypen (= Ideotypen) auf seine physiologischen bzw. molekulargenetischen Eigenschaften unter Trockenstress zu untersuchen.

5.3 Die Messung der THz-Transmission eignet sich zur Charakterisierung des pflanzlichen Wasserstatus

5.3.1 Die Wasserversorgung der Pflanze beeinflusst die Schätzgenauigkeit der Blattdicke

Um den durch das EMT-Modell ermittelten Parameter THz-Blattdicke mit der tatsächlichen Blattdicke vergleichen zu können, wurden zunächst Voruntersuchungen durchgeführt. Es zeigte sich, dass die THz-Blattdicke mit der direkt gemessenen Blattdicke sowohl unter Kontroll-, als auch unter Trockenstressbedingungen hochsignifikant miteinander korrelierten. Unter Trockenstressbedingungen bestand ein größerer Zusammenhang ($r = 0,794$) im Vergleich zu der Korrelation unter Kontrollbedingungen ($r = 0,666$). Eine Ursache ist die um ein Drittel geringere Variation der Werte der gemessenen Blattdicken unter optimal bewässerten Bedingungen. Die Daten erstreckten sich hier von 266 μm bis 329 μm , hingegen reichten die Werte unter Trockenstressbedingungen nur von 226 μm bis 322 μm (Daten nicht gezeigt). Dies entspricht den Beobachtungen von Voß (2012), nachdem die Genauigkeit der THz-Messungen bei dem verwendeten Gerät bei nicht optimaler Bewässerung leicht verbessert sein kann.

Es ist also festzuhalten, dass mit Hilfe der THz-Blattdicke Messung unter den gegebenen Bedingungen eine Aussage über die tatsächliche Blattdicke getroffen werden kann. Eine Verbesserung der Messgenauigkeit durch das EMT-Modell mit Einbeziehen der Blattdicke sollte demnach möglich sein. Aus den zwei Parametern THz-Transmission und THz-Blattdicke wurde die im Folgenden diskutierte THz-Wasserkonzentration ermittelt.

5.3.2 THz-Transmission oder THz-Wasserkonzentration als Parameter für den Wasserstatus der Pflanze

Anhand der adulten Pflanzen des Containerversuches 2011/2012 wurde untersucht, inwiefern die THz-Transmission und die THz-Wasserkonzentration in Verbindung mit gravimetrisch gemessenen Wasserparametern bzw. der Biomasse der Pflanze stehen. Es ergaben sich nur signifikante Korrelationen mit den THz-Messungen an den jüngeren, nicht jedoch mit den älteren Blättern. Jüngere Blätter sind allgemein weniger stark von den Folgen von Trockenstress betroffen als ältere Blätter (Albert et al. 2012, Munné-Bosch und Alegre 2004, Reviron et al. 1992), weil Nährstoffe sowie Metaboliten in älteren Blättern remobilisiert werden, um die Versorgungen jüngerer Blätter sicherzustellen. Zudem kann sich mit beginnender Seneszenz der älteren Blätter der Stärke- und Chlorophyllgehalt derer reduzieren, sowie die Trockenmasse und der Wassergehalt deutlich verändern (zusammengefasst in Avice und Etienne 2014 und Chandlee 2001). Dieser Mechanismus führte in der vorliegenden Arbeit wahrscheinlich dazu, dass sich der Zustand der älteren Blätter stark von dem der jüngeren Blätter und der Gesamtpflanze unterschied und so keine zuverlässige Basis für den Entwicklungsstatus der Pflanze bot.

Die THz-Messungen der jüngeren Blätter schienen demnach eine geeignetere Vergleichsgrundlage zu bieten. Wie erwartet waren die Korrelationen der Ernteparameter mit der THz-Transmission negativ und mit der THz-Wasserkonzentration positiv. Dies beruht auf dem Prinzip, dass die Transmission von THz-Strahlung mit Zunahme des Wassers im Pflanzenmaterial abnimmt.

Weiter zeigte sich, dass THz-Daten nicht mit den Erntedaten der Blätter die höchsten Korrelationen aufweisen, sondern mit dem Spross. Dies erklärt sich folgendermaßen: Die THz-Messungen mussten

aufgrund ihres Umfangs auf zwei Tage verteilt werden. Am zweiten Tag wurde anschließend an die Messungen die Zwischenernte durchgeführt. Die Temperaturen an den Mess- und Erntetagen waren für Ende Mai ungewöhnlich hoch (bis zu 30°C). Solch hohe Temperaturen können zu enormen Schwankungen des Wassergehaltes der Blätter über den Tag führen (Kant et al. 2014). Im Spross sind solche Schwankungen in der Regel nicht so ausgeprägt (Fernández 2014, Rodríguez-Dominguez et al. 2012). Daraus ergab sich, dass durch Beprobung des Sprosses stabilere physiologische Parameter ermittelt werden können, welche nach Einfluss unterschiedlicher Umweltfaktoren und des Zeitverzugs noch klar mit den THz-Daten in Verbindung gebracht werden konnte. Sehr positiv zu sehen ist, dass trotz der teilweise ungünstigen Ernteumstände hier eine solch starke Korrelation zwischen Erntedaten und THz-Transmission ermittelt werden konnte.

Wider erwartend zeigten sich keinerlei Korrelationen der THz-Daten mit der Wasserkonzentration. Dem entgegen zeigten sich aber Korrelationen zwischen den THz-Daten und dem Wassergehalt bzw. der Frisch- und Trockenmasse. Die Wasserkonzentration ist der Wassergehalt pro Pflanzenteil in Relation zur Trockenmasse. Werden die Daten im Detail für die einzelnen Wiederholungen der Genotypen betrachtet zeigt sich noch eine große Variation der Frisch- und Trockenmasse. Nach der Berechnung der Wasserkonzentration ist dies nicht der Fall. Durch die Wiederbewässerung wurde die Wasserkonzentration stark beeinflusst und scheinbar bei allen Genotypen auf ein ähnliches Niveau angehoben. Durch eine Ermittlung der Biomasseparameter während der Trockenstressapplikation hätte sich möglicherweise eine höhere Korrelation der THz-Daten mit der Wasserkonzentration ergeben können.

Es ergab sich weiter eine signifikante Korrelation zwischen den THz-Daten und dem Wassergehalt sowie der Frischmasse des Restsprosses. Der Restspross umfasst den Stängel der Pflanze, wobei die Schoten des Haupttriebs und die Blätter abgetrennt wurden. Es kann ausgeschlossen werden, dass die Wuchshöhe und die Anzahl der Seitentriebe einen wesentlichen Einfluss auf dieses Ergebnis hatten, da diese weder mit dem Wassergehalt noch mit der Frischmasse korrelierten (Daten nicht gezeigt). Es ist daher wahrscheinlicher, dass der Durchmesser des Stängels und der tatsächliche Wassergehalt die entscheidendere Rolle spielten. Eine mögliche Erklärung ist, dass eine veränderte Blattstruktur durch den allgemeinen Alterungsprozess der Pflanze durch die THz-Messung erfasst wurde. Von dieser konnte dann auf den allgemeinen Entwicklungs- und somit Abreifestatus der gesamten Pflanze geschlossen werden. Wie zuvor beschrieben verändern sich Bestandteile und deren Zusammensetzung in den Blättern, wenn der Seneszenzprozess beginnt. Möglicherweise wird nicht nur der Wassergehalt der Blätter, sondern auch weitere sich verändernde Bestandteile durch THz-Strahlung erfasst. Inwieweit dies einen so deutlichen Einfluss auf die Messwerte hatte, müsste noch eingehender untersucht werden. Letztlich steht jedoch fest, dass durch die Summe der Faktoren, welche die THz-Transmission beeinflussen, eine Aussage über den Wassergehalt im Stängel möglich war. Da der Stängel im Mittel zu über 80 % aus Wasser bestand, konnte auf diese Weise auch auf die Frischmasse geschlossen werden.

Eine Verbesserung der Korrelation zwischen Ernteparameter und THz-Daten durch die Verwendung der THz-Wasserkonzentration statt THz-Transmission war nicht zu beobachten. Demnach schien die indirekte Messung der zuvor evaluierten THz-Blattdicke im Containerversuch, verglichen mit dem Gefäßversuch, nicht in dem Maße zuverlässig bzw. relevant gewesen zu sein. Es wäre möglich, dass durch die Wiederbewässerung die Blattdicke alle Genotypen sich so sehr angenähert hat und so das Einbeziehen der THz-Blattdicken kaum Auswirkungen hatte. Alternativ ist es möglich, dass die THz-Messungen der

Blattdicke im Containerversuch weniger erfolgreich war als die bei der Entwicklung des THz-Gerätes durchgeführten Vorversuche. Die von der Arbeitsgruppe der Angewandten Halbleiterphysik der Philipps-Universität in Marburg (PUM) durchgeführten Vorversuche waren notwendig, um das verwendete EMT-Modell zu definieren, um so die THz-Blattdicke berechnen zu können. Hierzu wurden der Absorptionskoeffizient und die Eigenschaften der Strahlungsbrechung von reinem Blattmaterial ermittelt. In diesem Vorversuch wurden die Rapspflanzen für vier Wochen in kleinen Mitscherlich-Gefäßen angezogen (Voß 2012). Diese Wachstumsbedingungen waren folglich dem hier durchgeführten Gefäßversuch sehr ähnlich. Im Containerversuch waren die Rapspflanzen im Vergleich dazu bereits sieben Monate alt (zum Ende der Blüte), als die ersten THz-Messungen durchgeführt wurden. Zwischen den Blättern einer juvenilen Pflanze und den Blättern einer adulten Pflanze liegen jedoch physiologische und metabolische Unterschiede vor. Zum Beispiel kann der Anteil an Lignin und Zucker in Zellwänden in älteren Blättern erhöht sein (Abedon et al. 2006). Ein späteres Entwicklungsstadium der Pflanze führt zudem zu einer höheren Konzentration an Kohlenhydraten und zu einer vergleichsweise niedrigeren Konzentration an organischen Säuren und Aminosäuren (Abdel-Farid et al. 2007). Viele Bestandteile des pflanzlichen Organismus können auf die THz-Transmission wirken, wie beispielsweise Saccharide (Walther et al. 2003) oder Proteine und Fette (Ge et al. 2014). Auf diese Weise können sich die Faktoren, auf denen die Berechnung des EMT-Modells beruht, verändert haben. Um eine mögliche Manipulationen der THz-Daten durch Fehlmessungen der THz-Blattdicke auszuschließen, wurden daher von der Messung während des Trockenstresses allein die THz-Transmission und nicht die THz-Wasserkonzentration dargestellt und im Folgenden diskutiert.

5.3.3 Ist die THz-Methode zur Selektion auf Trockenstressresistenz geeignet?

Sesame und *SYN 01/101-17* konnten anhand der THz-Transmission von den übrigen vier Genotypen unterschieden werden. Am deutlichsten war dieser Unterschied während des Trockenstresses in der generativen Variante, wenn die Werte der älteren und jüngeren Blätter gemittelt wurden. Am Ende der Wachstumsperiode waren *Sesame* und *SYN 01/101-17* auch die zwei Genotypen, welche nach generativem Trockenstress das niedrigste Ertragsniveau zeigten. Es kann also festgehalten werden, dass anhand der THz-Messungen die ertragsschwächsten Genotypen identifiziert werden konnten.

Unter den gegebenen Bedingungen war eine einmalige generative, statt einer doppelten, Trockenstressapplikation vorteilhafter für die Selektion. Die THz-Messungen an den Pflanzen der doppelten Stressvariante zeigten während des Trockenstresses eine besonders geringere THz-Transmission, d.h. eine tendenziell höhere Blattwasserkonzentration. Zudem waren keine Unterschiede zwischen den Genotypen mehr zu erkennen. Es scheint, dass durch den vorherigen vegetativen Stress sich die Genotypen in ihrer Trockenstressreaktion angeglichen haben. Diese Art der Prägung durch vorhergehende abiotische Stresssituation wird auch *Imprint* oder *Stress Memory* (dt. Stresserinnerung) genannt. Durch eine bereits konstitutive Expression von stressrelevanten Genen durch vorhergehenden Stress ist es der Pflanze möglich, schneller oder auch stärker auf sich wiederholende Bedingungen zu reagieren (zusammengefasst in Bruce et al. 2007).

Um das THz-Messsystem auch bei adulten Pflanzen besser nutzen zu können, sollte jedoch geklärt werden, ob ein Unterschied zwischen den spektroskopischen Eigenschaften von Blättern junger und adulter Pflanzen besteht. Die im Gefäßversuch an noch jungen Pflanzen erfolgreich durchgeführte Evaluation der

Diskussion

THz-Blattdicke, schien im Containerversuch an sieben Monate alten Pflanzen nicht mehr gültig zu sein. So konnte nur die THz-Transmission und nicht die THz-Wasserkonzentration zur Unterscheidung von genotypischen Trockenstressreaktionen genutzt werden. Die Verwendung der THz-Wasserkonzentration mit einer verbesserten Schätzung der Blattdicke konnte jedoch die THz-Methode als Selektionstechnik erheblich verbessern. Zudem wäre es förderlich zu klären, ob die Häufung der THz-Transmissionswerte von *Sesame* und *SYN 01/101-17* im Bereich 0,12 bis 0,16 (Abbildung 26) allein auf die Blattwasserkonzentration zurückzuführen ist oder noch weitere Faktoren eine Rolle spielten. Es gibt derzeit keine vergleichbaren Studien, welche ähnliche Unterschiede zwischen verschiedenen Genotypen bezüglich ihrer THz-Transmission untersucht haben. Die praktische Anwendung von THz-Strahlung bezieht sich zum aktuellen Stand auf einen Genotypen zumeist in einem jungen Entwicklungsstadium (Santesteban et al. 2015, Gente und Koch 2015, Born et al. 2014, Castro-Camus et al. 2013).

Aktuell steckt die praktische Anwendung der THz-Technik noch in ihren Anfängen. Durch eine fortschreitende Entwicklung und Verbesserung der Technik könnten jedoch Kosten und Umfang von THz-Messgeräten erheblich verringert werden. Dies und eine Beschleunigung der Messung wären eine der wichtigsten Voraussetzungen, um die THz-Technik in die Trockenstresszüchtung im größeren Umfang nutzen zu können. Um eine größere Anzahl von Genotypen in kurzer Zeit messen zu können, was ebenfalls eine wichtige Voraussetzung für eine erfolgreiche Selektion wäre, ist das in der vorliegenden Arbeit genutzte THz-Gerät noch nicht ausgereift genug gewesen. Die THz-Technik birgt jedoch ein hohes Potential für die Trockenstressforschung.

5.4 Der Verlauf des *Chlorophyll Content Index* eignet sich eingeschränkt zur Selektion auf Trockenstressresistenz

5.4.1 Das Trockenstressszenario beeinflusst den Verlauf des *Chlorophyll Content Index* deutlich

Chlorophyllmeter werden seit Jahren für die Bewertung des Nährstoffzustandes einer Pflanze bzw. zur Chlorophyllbestimmung unter optimalen Bedingungen oder Stressbedingungen verwendet. Eine Vielzahl von Studien konnten bestätigen, dass es eine starke Korrelation zwischen der Chlorophyllkonzentration und dem *Chlorophyll Content Meter* (CCI) ermittelt werden kann (Jifon et al. 2005, Bieber 2007, Parry et al. 2014). Basis für die Untersuchungen in dieser Arbeit ist die Tatsache, dass unter Trockenstress Chlorophyll in der Pflanze abgebaut wird. Ob dies jedoch mit einem Chlorophyllmeter tatsächlich messbar ist, konnte noch nicht vollständig geklärt werden.

In beiden Containerversuchen stiegen mit dem Absinken der Wasserhaltekapazität (WHK) die CCI-Werte an. Ein solcher Anstieg der Chlorophyllwerte nach Trockenstress konnte auch in vorherigen Studien beobachtet werden (Zhang et al. 2007, Arunyanark et al. 2008, Izanloo et al. 2008, Khan et al. 2010, Yadollahi et al. 2011). Arunyanark et al. (2008) begründeten den Anstieg des Chlorophyllgehaltes mit einer Verdickung der Blätter unter Trockenstress. Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen ließen weder im jungen Stadium nach zwei Wochen (gemessen mit digitaler Messschraube), noch nach drei Wochen Trockenstress bei adulten Pflanzen (gemessen mit THz-Gerät) eine Abnahme der Blattdicke erkennen (siehe Kapitel 4.4). Yadollahi et al. (2011) setzten die höheren indirekt gemessenen Chlorophyllwerte mit dem relativen Wassergehalt (RWC) in Verbindung. In der letztgenannten Studie konnte bereits nach einer Woche starken osmotischen Stresses ein signifikanter Anstieg der indirekt gemessenen Chlorophyllwerte bei vier der sechs untersuchten Mandelgenotypen festgestellt werden. Gleichzeitig war bei drei dieser vier Genotypen der RWC reduziert. Nach fünf Wochen anhaltendem Wasserstress war zwischen Kontrolle und Stress kein Unterschied im RWC mehr zu erkennen. Die indirekt gemessenen Chlorophyllwerte hingegen waren tendenziell reduziert im Vergleich zur Kontrolle. Yadollahi et al. (2011) vermuteten eine erfolgreiche osmotische Anpassung der Genotypen, da auch das Wasserpotential nach kurzzeitigem Absinken am Ende der fünf Wochen wieder das Niveau der Kontrolle erreichte. Diese Ergebnisse könnten eine kurzzeitige Konzentration des Chlorophylls aufgrund des Wasserverlustes nach einer Woche erklären, welcher nach anhaltender Stressdauer durch verschiedene Anpassungsmechanismen ausgeglichen werden konnte.

Neuere Studien zeigen ebenso, dass Trockenstress eine Hochregulation photochemischer Prozesse bewirken kann. Eine erhöhte Expression photosynthesespezifischer Gene nach Trockenstress konnte aufgezeigt werden (Ma et al. 2016). Diese erhöhte Expression war zudem in einem trockenstressresistenten Reisgenotypen ausgeprägter als in einem sensitiven Genotypen. Bei Mais konnte eine gesteigerte Expression sowohl auf transkriptionaler als auch auf translationaler Ebene nachgewiesen werden (Avramova et al. 2015). Ebenso war die Chlorophyllkonzentration pro Assimilationsfläche erhöht. Diese Ergebnisse widersprechen jedoch den Resultaten vieler anderer Studien, in denen entweder nur ein geringer Effekt (Chaves et al. 2009) oder eine Reduktion in der Transkription photosynthesespezifischer Gene nachgewiesen werden konnte (Kilian et al. 2007, Hayano-Kanashiro et al. 2009, Humbert et al. 2013). Nach Avramova et al. (2015) scheinen sich resistente, unter Trockenstress entwickelnde Blätter auf diese

Weise anzupassen, um eine geringere Assimilationsfläche unter Trockenstress zu kompensieren.

Es ist jedoch zu bemerken, dass ein stetiger Anstieg des CCI nur im Containerversuch 2011/2012 zu beobachten war. Im Containerversuch 2010/2011 sank der CCI bei anhaltender reduzierter Bewässerung bei einigen Genotypen wieder ab. Hierzu zählten vor allem die Hybriden.

Das Absinken der CCI-Werte nach Wiederbewässerung konnte nach der vegetativen und auch nach der generativen Trockenstressphase beobachtet werden. Dies könnte dadurch erklärt werden, dass der Blattwassergehalt bzw. die hydraulische Leitfähigkeit des Blattes innerhalb weniger Minuten nach Wiederbewässerung wiederhergestellt werden kann (Trifilò et al. 2003, Gallé et al. 2007). Auch das Blattstreckungswachstum reagiert innerhalb von kurzer Zeit auf eine Änderung im Wasserversorgungsstatus (zusammengefasst in Munns 2002). Nach Wiederbewässerung stieg das Blattstreckungswachstum kurzzeitig stark an, um sich dann über eine längere Phase an ein höheres Niveau anzupassen. Die stomatäre Leitfähigkeit sowie die CO₂ Assimilationsrate können ebenfalls nach wenigen Tagen wieder auf das Ausgangsniveau angestiegen sein (Chaves et al. 2009, Bogaert-Triboulot et al. 2006, Gallé et al. 2007). Auf diese Weise könnte der Aufkonzentrierung des Chlorophylls pro Blattfläche binnen kürzester Zeit entgegengesteuert worden sein, was zu einem Absinken der CCI-Werte führte.

In Abbildung 37 sind die Genotypen *Exocet* und *NPZ 208/03* jeweils vier Tage vor und einen Tag nach Wiederbewässerung nach vegetativer Stressphase zu erkennen. Der linke Container stellt jeweils die Kontrolle und der rechte Container die Trockenstressvariante dar. Es ist auch hier zu erkennen, dass vor der Wiederbewässerung die Blätter der Stressvariante deutlich dunkler sind als die der Kontrolle. Im Gegenzug daher hat sich nur 24 Stunden nach Wiederbewässerung die Blattfarbe beider Varianten sichtlich angepasst.



Abbildung 37: Exocet (links) und NPZ 208/03 (rechts) vier Tage vor (oben) bzw. einen Tag nach (unten) Beginn der Wiederbewässerung (10.04.2012). Der linke Container stellt jeweils die Kontrolle und der rechte Container die Trockenstressvariante dar.

Sieben Tage nach Beendigung der vegetativen Trockenstressphase waren die CCI-Werte wieder auf das Niveau der Stressphase angestiegen. Grzesiak et al. (2010) konnten bei Mais und Triticale zeigen, dass nach Einsetzen der Bewässerung eine zügige Anpassung an die neuen Bedingungen stattfindet. Jedoch ist diese stark von der vorherigen Stressintensität abhängig. Nach mildem Trockenstress (7 Tage) war die Chlorophyllkonzentration sieben Tage nach Wiederbewässerung wieder bei etwa 90 % bei Mais bzw. auf nahezu 100 % bei Triticale angestiegen. Auch nach zweiwöchiger Trockenstressphase war die Chlorophyllkonzentration nach gleicher Dauer der Wiederbewässerung bereits zwischen 85 % und 95 %. Hinzu kommt, dass die Synthese von photosynthesespezifischen Proteinen ebenfalls nach 10 Tagen der Wiederbewässerung wieder nahezu das Ausgangsniveau erreichen kann (Bogeat-Triboulot et al. 2006). Speziell für Raps konnte außerdem gezeigt werden, dass das Photosystem II 10 Tage nach Wiederbewässerung wieder seine volle Effizienz erlangte (Müller et al. 2010). Der Anreicherung des Chlorophylls pro Blattfläche war in den durchgeführten Versuchen jedoch deutlich ausgeprägter im

Vergleich zur Kontrollvariante. Dies wäre dadurch zu erklären, dass die photosynthetisch aktive Blattmasse aufgrund des Trockenstresses noch deutlich reduziert war und eine dadurch bedingte Einschränkung der Assimilationsprozesse durch eine Erhöhung der Pigmentkonzentration pro verfügbarer Blattfläche kompensiert werden musste. Avramova et al. (2015) konnten ebenso eine erhöhte Photosyntheserate sowie eine erhöhte stomatare Leitfähigkeit nach Wiederbewässerung im Vergleich zur Kontrolle bestätigen. Es wurde vermutet, dass dies die schnelle Wiederaufnahme der Photosynthese sowie des Wachstums nach dem Stress ermöglicht.

Eine Erholungsphase der CCI-Werte nach längerer Wiederbewässerung nach der generativen Phase hat sich nicht ergeben. Zum Zeitpunkt dieser Wiederbewässerung sanken sowohl die Werte der doppelten und generativen Stressbehandlung ab, als auch die der vegetativen Stressvariante und der Kontrolle. Bereits zu Blühende setzt die Verlagerung der Photosynthese von den Blättern in die Schoten ein, da sich die Blattmasse in diesem Stadium bereits zu reduzieren beginnt (Gammelvind et al. 1996).

5.4.2 Der Chlorophyll Content Index weist eine enorme Empfindlichkeit auf

Die Beziehung zwischen indirekt gemessenem CCI und der tatsächlichen Chlorophyllkonzentration wurde bereits in einigen Studien untersucht (u.a. Richardson et al. 2002, van den Berg und Perkins 2004, Jifon et al. 2005, Gonçalves, José Francisco de Carvalho et al. 2008, Parry et al. 2014)). Es zeigten sich deutliche Unterschiede zwischen CCI und Chlorophyllkonzentrationen zwischen verschiedenen Spezies. Ebenso konnten signifikante Unterschiede zwischen zwei Sorten einer Spezies (*Lactuca sativa*) gefunden werden (Parry et al. 2014). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit haben gezeigt, dass unter Kontrollbedingungen hohe Korrelationen sowohl mit Chlorophyll *a* als auch mit der Kombination aus Chlorophyll *a* und *b* bestehen. Dies entsprach ebenfalls den Ergebnissen anderer Studien (Richardson et al. 2002, Gonçalves et al. 2008). In der vorliegenden Studie waren jedoch die Korrelationen mit Chlorophyll *a* über alle Erntetage hinweg stabiler.

Unter osmotischem Stress war der Zusammenhang zwischen CCI-Werten und Chlorophyllkonzentration deutlich inkonsistenter. Auch diese Beobachtungen konnten bereits in anderen Studien belegt werden (Kiani-Pouya und Rasouli 2014, Arunyanark et al. 2008, Martinez und Guiamet 2004). Auffällig ist zudem, dass es zwischen den einzelnen Erntetagen deutliche Unterschiede in den Korrelationen gab. Dies weist bereits darauf hin, dass weitere, tagesabhängige Faktoren Einfluss auf an dem ermittelten CCI genommen haben.

Die drei weiteren Parameter Blattwasserkonzentration, Blattfläche und Blattfrischmasse zeigen ebenso einen teilweise hoch signifikanten Zusammenhang zu den CCI-Werten. Im Gegensatz zu der Pigmentkonzentration ist unter osmotischem Stress der Zusammenhang jedoch stärker ausgeprägt als unter Kontrollbedingungen. Ein besonders starker Zusammenhang besteht zwischen dem CCI und der Blattwasserkonzentration unter Stressbedingungen. An vier von sechs Tagen ist der Zusammenhang hoch signifikant und zudem über die ersten fünf Tagen betrachtet, nahezu so hoch wie der Zusammenhang zwischen der Chlorophyll *a*-Konzentration und dem CCI.

Sieve und Detour Effekt

Die Diskrepanz zwischen Transmissionsmessungen zur Bestimmung des Chlorophyllgehalts und dem tatsächlichen Chlorophyllgehalt wird in der Literatur oftmals auf zwei grundlegende Effekte zurückgeführt, dem *Sieve* (dt.: Sieb) Effekt und dem *Detour* (dt.: Umleitung) Effekt (Richter und Fukshansky 1996, Uddling et al. 2007). Der *Sieve* Effekt betrifft den Chlorophyll-sensitiven Strahlungsbereich und wird durch unregelmäßige Verteilung von Chlorophyll im Blatt verursacht. Der *Detour* Effekt hingegen betrifft primär die Strahlung im Nahinfrarotbereich und beschreibt die multiple Streuung, die durch verschiedene Blattbestandteile verursacht wird. Diese wird beispielsweise durch eine erhöhte Blattdicke gefördert (Uddling et al. 2007).

Die Verteilung der Chloroplasten in den Zellen, welche den *Sieve* Effekt verursachen, ist von unterschiedlichen Faktoren abhängig (Fukshansky et al. 1993). Unter anderem zählen Nährstoffversorgung (Xiong et al. 2015) oder Entwicklungsstand der Pflanze (Sun et al. 2015) dazu. Zudem gehört die so genannte Chloroplastenbewegung (engl. *Chloroplast Avoidance Movement*) durch veränderte Lichtbedingungen zu den Faktoren, die innerhalb kurzer Zeit die Verteilung der Chloroplasten verändern können (Trojan und Cabrys 1996, Haupt und Scheuerlein 1990). Zu hohe Lichteinstrahlung kann dazu führen, dass die Energie in Form von Elektronen nicht in ausreichender Menge in den Assimilationsprozess eingespeist werden kann, da Elektronentransporter sowie Akzeptoren am Photosystem II bzw. NADPH+ am Ende der Lichtreaktion nicht zur Verfügung stehen. Auf diese Weise können reaktive Sauerstoffverbindungen gebildet werden, welche zellschädigend wirken (Vass 2012). Kasahara et al. (2002) konnten zeigen, dass nach einer intensiven Lichtbehandlung (ab $500 \mu\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) die Chloroplasten nicht mehr an der Zelloberfläche zur adaxialen Blattseite hin gerichtet sind, sondern sich an der antiklinalen Seite der Zellwand verteilen. So wird die Strahlungsdurchlässigkeit der Blätter erhöht und die Lichtabsorption durch die Chloroplasten reduziert. Eine hohe Lichtintensität mit reduzierten Werten von indirekt gemessenem Chlorophyll in Verbindung gebracht werden (Naus et al. 2010).

Yamada konnte zudem Chloroplastenbewegungen als Reaktion auf Salz- und Trockenstress aufzeigen (Yamada et al. 2009). Die Photoinhibierung dient ähnlich wie bei einer zu hohen Lichtintensität als photoprotektive Strategie der Pflanze. Hinzu kommt, dass durch die Deformation der Thylakoidmembranen bei Dehydrierung der Zellen die Lichtabsorption durch Chlorophyllpigmente herabgesetzt werden kann (Carter und McCain 1993).

Ebenso sind mehrere Faktoren am *Detour* Effekt beteiligt. Die multiple Streuung des Lichts wird durch die Reflektion an verschiedenen Oberflächen im und am Blatt gefördert. Hierzu zählen primär die Reflektion an der Blattoberfläche und die Reflektion an Grenzflächen zwischen Zellen und luftgefüllten Räumen im Schwammgewebe bzw. Mesophyll (McClendon und Fukshansky 1990). Der erste genannte Effekt macht laut Uddling et al. (2007) nur etwa 5 % der Reflektion bei den vom CCM genutzten Wellenlängen aus und ist daher vernachlässigbar. Der Haupteffekt ist daher die Reflektion an interzellularen Grenzflächen (Carter 1991, Carter und McCain 1993, Martinez und Guamet 2004, Baranoski et al. 2012). Dieser Effekt kann wiederum von mehreren Faktoren beeinflusst werden. Zum einen konnten Slaton et al. (2001) zeigen, dass es erhebliche Unterschiede der Menge an interzellularen Grenzflächen zwischen verschiedenen Arten und deren Unterarten geben kann. Zum anderen kann auch Trockenstress einen Einfluss auf interzellularen Grenzflächen haben (Knipping 1970, Thomas et al. 1971, Woolley 1971). Die Argumentation beruht darauf, dass unter Trockenstress das interzellulare Wasser in den Blättern abnimmt und dies wiederum den Lufteintritt ins Blatt erhöhen kann. Eine hohe Variabilität interzellularen Grenzflächen in Abhängigkeit von

Blattwasserpotential im Vergleich verschiedenster Arten konnte aufgezeigt werden (Scoffoni et al. 2014). Bei fünf von elf untersuchten Arten stieg der Anteil des interzellularen Luftraums mit sinkendem Blattwasserpotential an. So war bei der Japanischen Weißdolde (*Rhaphiolepis indica*) und der Kalifornischen Steineiche (*Quercus agrifolia*) ein Anstieg zu verzeichnen, jedoch nicht bei der Sonnenblume (*Helianthus annuus*) und bei dem Kanaren-Salbei (*Salvia canariensis*). Sancho-Knapik et al. (2011). konnten ebenso einen höheren Anteil luftgefüllter Zwischenräume bei Blattwasserverlust bei der Gelben Eiche (*Quercus muehlenbergii*) feststellen. Dieses Phänomen hängt nach (Peñuelas et al. 1993) maßgeblich von der Zellwandelastizität ab. Bei geringer Zellwandelastizität, erhöht sich die Wahrscheinlichkeit zur Bildung luftgefüllter Räume im Blatt (Levitt 1980), was wiederum die multiple Streuung des eintretenden Lichts erhöht. Auf diese Weise könnte der *Detour*-Effekt während der Trockenstressphasen durch die unterschiedlichen Zellwandelastizitäten der verschiedenen Genotypen stark beeinflusst worden sein. Anhand verschiedener Genotypen von *Gerbera jamesonii* konnte gezeigt werden, dass diese sich in ihrer Zellwandelastizität und somit auch in der Transmissionsrate im NIR Bereich unterschieden (Peñuelas et al. 1993).

Der Einfluss des *Sieve* und *Detour* Effekts auf die CCI Werte der vorliegenden Versuche ist jedoch kaum einzuschätzen. Beide Effekte sind sehr komplex und von mehreren Faktoren abhängig, wie Zellwandelastizität und Chloroplastenbewegung, welche im Rahmen dieser Arbeit nicht ermittelt wurden.

Konzentrationseffekt

Bei den durchgeführten Versuchen ist jedoch mindestens ein weiterer bedeutender Faktor wirksam, welcher maßgeblich die CCI-Werte unter Trockenstress beeinflusst hat: Die Aufkonzentrierung von Chlorophyll durch die Dehydrierung des Blattes.

Im Klimakammerversuch wurden an Erntetag 3, 4 und besonders 6 deutlich höhere Chlorophyll α -Konzentrationen unter Stressbedingungen als unter Kontrollbedingungen gemessen. Gleichzeitig waren Blattwasserkonzentration sowie Blattfläche an Tag 6 im Vergleich zur Kontrolle etwa zur Hälfte reduziert. An Tag 3 und 4 zeigten sich diese gegenläufigen Trends in der Blattwasserkonzentration und der Blattfläche im Vergleich zur Chlorophyll α -Konzentration sogar für die einzelnen Genotypen (siehe Abbildung 28). So lagen an Erntetag 3 die Chlorophyll α -Konzentration von *Charly* und *NPZ 208/03* zwischen 150 % und 160 % und von *Ferdie* und *Exocet* zwischen 80 % und 90 %. Die Blattwasserkonzentration lag hingegen bei *Charly* und *NPZ 208/03* zwischen 50 % und 60 % und von *Ferdie* und *Exocet* zwischen 80 % und 90 %. Ebenso fielen die Werte der Blattfläche bei *Charly* und *NPZ 208/03* deutlich geringer aus (45 % und 62 %) als bei *Ferdie* und *Exocet* (95 % und 87 %). Dies lässt bereits am dritten Erntetag eine Aufkonzentrierung des Chlorophylls, bei den Genotypen *Charly* und *NPZ 208/03*, aufgrund von rapidem Wasserverlust vermuten. Wie bereits in Kapitel 4.5.1 erwähnt, haben auch Yadollahi et al. (2011) den Anstieg indirekt gemessener Chlorophyllwerte mit der Dehydrierung der Blätter in Zusammenhang gebracht.

Ein solcher Konzentrationseffekt durch Wasserverlust wird bereits bei der Ermittlung der osmotischen Anpassung berücksichtigt. Nach Schubert (2011) liegt so erst eine osmotische Anpassung vor, wenn das osmotische Potential, stärker als dem Konzentrationseffekt durch Wasserverlust entsprechend, absinkt. Es wird ein Korrekturfaktor verwendet, um den Wasserstatus der trockengestressten Pflanzen denen der Kontrollpflanzen anzupassen und so die tatsächliche Konzentration an osmotisch wirksamen Substanzen zu ermitteln. Good und Zaplachinski (1994) nutzten die Differenz des relativen Wassergehalts (engl.: *Relative Water Content* – RWC) zwischen der Kontrolle und der Trockenstressvariante, um den Korrekturfaktor zu berechnen. Verwiesen wird auf Morgan (1983), welcher aufzeigte, dass der RWC und

das osmotische Potential in engem Zusammenhang miteinander stehen. Daher sei es wichtig, neben dem osmotischen Potential bei jeder Untersuchung auch den RWC zu ermitteln, um dessen Einfluss zu eliminieren. Dieser Korrekturfaktor scheint speziell für die Korrektur der osmotischen Anpassung geeignet zu sein. Amede und Schubert (2003) hingegen nutzten das Verhältnis der Blattfrischmasse unter Trockenstressbedingungen zu der unter Kontrollbedingungen gebildeten Blattfrischmasse für die Berechnung des Korrekturfaktors. Dies wurde damit begründet, dass die Hauptursache für den Konzentrationseffekt im Wasserverlust und der Wachstumshemmung liegt. Bei den vorliegenden Versuchen wurde statt der Blattfrischmasse die Blattwasserkonzentration verwendet, da auf diese Weise der Wasserverlust, sowie die Wachstumshemmung durch Trockenstress mit einbezogen werden konnte. Zudem wird in Tabelle 9 und Tabelle 10 gezeigt, dass die Blattwasserkonzentration im Vergleich zur Blattfrischmasse und der Blattfläche die größte Korrelation zum CCI aufweist.

Durch die Korrektur der Chlorophyllkonzentration und des CCI sanken die Mittelwerte über alle Tage hinweg von 123 % auf 84 % (Chlorophyll) bzw. von 116 % auf 82 % (CCI). Diese Reduktion des Chlorophyllgehaltes entspricht der allgemeinen Reaktion einer Pflanze (Chaves et al. 2003, Reynolds et al. 2005, Grzesiak et al. 2010) beziehungsweise speziell von Raps (Din et al. 2011), auf Wassermangel. Arunyanark et al. (2008) konnte zeigen, dass die Chlorophyllkonzentration sowohl unter moderatem als auch unter starkem Trockenstress pro Blattfläche ansteigt, jedoch der Chlorophyllgehalt pro Gesamtpflanze abnimmt. Auch die Ergebnisse des Klimakammerversuchs zeigen einen teilweise starken Anstieg der Chlorophyllkonzentrationen pro Fläche, verursacht durch Wassermangel. Wenn jedoch ein solcher Konzentrationseffekt eliminiert wird, sinkt die Chlorophyllkonzentration ab. Daher ist es auch durchaus möglich, dass der Chlorophyllgehalt pro Pflanze reduziert ist.

Bei den Pflanzen des Containerversuchs wurde hingegen über mehrere Wochen Trockenstress appliziert. Daher stellt sich die Frage, ob auch hier von einem Konzentrationseffekt des Chlorophylls gesprochen werden kann. Bei visueller Begutachtung der Blätter lässt sich unter Trockenstress zunächst eine dunklere Färbung erkennen. Dies lässt bereits auf eine Aufkonzentrierung von Chlorophyllpigmenten pro Blattfläche schließen. Das menschliche Auge ist nur in der Lage, Licht mit einer Wellenlänge von etwa 380 nm bis 750 nm zu erfassen. Daher kann der *Detour* Effekt und der hiervon beeinflusste Nahinfrarotbereich bei einer visuellen Bewertung ausgeschlossen werden. Zudem steigt der CCI während des vegetativen Stresses steiler am Spreitengrund als am restlichen Blatt an (Abbildung 31 und Abbildung 32). Blätter von dikotylen Pflanzen weisen einen Wachstumsgradienten vom Spreitengrund zu Spreitenspitze auf (van Volkenburgh 1987). Dieser basipetale Gradient verursacht eine frühere Reduktion der Zellstreckung und Zellteilung an der Spreitenspitze verglichen mit dem Spreitengrund (Granier und Tardieu 1998). Granier und Tardieu (1999) haben den Einfluss von Trockenstress zu unterschiedlichen Zeitpunkten auf das Blattwachstum von Sonnenblumen (*Helianthus annuus* L.) untersucht. Die Ergebnisse weisen darauf hin, dass die Zellstreckung in gleichem Maße in allen Blattzonen durch den Wassermangel gehemmt wird. Dieser Effekt fällt jedoch geringer aus, je später er in der jeweiligen Entwicklung der Blattzonen auftritt. Während an der Spreitenspitze das Wachstum bereits nahezu abgeschlossen ist, also Zellteilung und Zellstreckung kaum noch stattfinden, ist es möglich, dass der Effekt des Trockenstresses am Spreitengrund noch ausgeprägt ist. Dies erklärt, dass der Konzentrationseffekt der Chlorophyllpigmente am Spreitengrund deutlicher zu erkennen ist als in den restlichen Blattzonen.

Es ist jedoch zu erwähnen, dass in Mais neben der erhöhten Pigmentkonzentration nach Trockenstress auch eine erhöhte Expression von Genen, die an der Photosynthese beteiligt sind, beobachtet werden konnte (Avramova et al. 2015). Diese Ergebnisse wurden an Blättern ermittelt, die bereits unter Trockenstress gebildet wurden und so nach Avramova et al. (2015) die reduzierte Blattfläche kompensieren konnten. Aufgrund der längeren Trockenstressapplikation im Container ist nicht ausgeschlossen, dass auch hier Blätter in die CCI Messungen integriert wurden, welche erst unter Trockenstress gebildet wurden. So ist auch eine aktiv erhöhte Chlorophyllkonzentration neben dem zuvor erläuterten Konzentrationseffekt als mögliche Ursache für die höheren CCI-Messwerte zu betrachten.

5.4.3 Ist der *Chlorophyll Content Index* als Selektionsmerkmal für Trockenstress geeignet?

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit haben gezeigt, dass eine Differenzierung der Trockenstressreaktion verschiedener Genotypen mit Hilfe des CCI ohne weitere Untersuchungen nicht möglich war. Es war im Vorhinein nicht möglich vorauszusagen, ob die CCI-Werte bestimmter Genotypen unter Trockenstress ansteigen bzw. absinken werden.

Entgegen der Erwartung sank der CCI zu Beginn des Trockenstress nicht ab, sondern stieg zunächst nach allen applizierten Stressarten und in beiden Versuchssystemen im Vergleich zur Kontrolle an. Die Gründe dafür wurden zuvor diskutiert. Anschließend war es möglich, dass der CCI bestimmter Genotypgruppen (Hybride oder Linien bzw. ertragreichere oder ertragsschwächere Linien) wiederum absank oder weiter anstieg. Abhängig war dies vom jeweiligen Trockenstressszenario und der jeweiligen Definition von resistenteren bzw. sensitivere Genotypen. Es ist also erforderlich, das Trockenstressszenario klar zu definieren und die physiologischen Reaktionen der trockenstressresistenteren Genotypen durch mögliche Voruntersuchungen bereits genauer untersucht zu haben.

Hinzu kommt, dass die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Versuche sowie andere Studien gezeigt haben, dass weitere Umweltfaktoren, der Ernährungszustand der Pflanze oder auch der Messzeitpunkt und die Messstelle einen erheblichen Einfluss auf die Werte des CCI haben können. Barraclough und Kyte (2001) konnten anhand von Trockenstressversuchen an Winterweizen zeigen, dass die höchsten Korrelationen zwischen der indirekten gemessenen und der tatsächlichen Chlorophyllkonzentration am Spreitengrund besteht. Der vorliegende Containerversuch bestätigt, dass die Differenzierung der Genotypen ebenfalls durch CCI Messungen am Spreitengrund am deutlichsten war. Xiong et al. (2015) untersuchten an Reis und Sojabohnen den Einfluss des Messzeitpunktes im Tagesverlauf auf die indirekte Chlorophyllmessung. Bei Reis waren keine signifikanten Unterschiede der Messungen über den Tag zu erkennen. Hingegen waren bei Sojabohnen die Werte zur Mittagszeit signifikant reduziert. Eine gesteigerte Stickstoffversorgung kann zudem den indirekt gemessenen Chlorophyllgehalt bei Mais (Wang et al. 2009; Hokmalipour und Darbandi 2011) oder auch Raps und anderen *Brassicaceae* (Yildirim et al. 2007, Albert et al. 2012, Genard et al. 2017) erhöhen. Wie schon zuvor erläutert sind auch die Lichtverhältnisse stabil zu halten, um einen Einfluss der Chloroplastenbewegung auf den CCI zu verhindern.

Neben der klaren Definition des Trockenstressszenarios sind also noch eine Vielzahl weiterer Faktoren bei der CCI-Messung zu beachten. Dies spricht dafür, dass sich der CCI nicht ohne weiteres als schnelle Selektionstechnik für umfangreiche Trockenstressresistenzprüfungen eignet. Auch Berger et al. (2010) haben angemerkt, dass die indirekten Chlorophyllmessungen mittels CCM oder SPAD möglicherweise in der

Diskussion

Lage wären das allgemeine Stresslevel einer Pflanze zu messen, jedoch nicht geeignet ist ein bestimmtes stressspezifisches Merkmal zu charakterisieren. Daher wären Chlorophyll Content Meter besonders für genetische Studien ungeeignet. Als begleitende Untersuchungstechnik bei der Charakterisierung verschiedener Genotypen nach Trockenstress kann die indirekte Chlorophyllmessung jedoch durchaus von Vorteil sein.

5.5 Genotypische Unterschiede lassen sich zuverlässig anhand der Kombination verschiedener Selektionsparameter erfassen

Linien

Die vier genauer untersuchten Linien *Sesame*, *SYN 01/107-17*, *Charly* und *NPZ 208/03* wurde anhand des Containerversuchs 2011/2012 in Ertragsgruppen eingeteilt. *Sesame* und *SYN 01/101-17* waren unter Kontrolle bzw. nach mildem vegetativem Trockenstress ertragsstärker als *Charly* und *NPZ 208/03*. Dies kehrte sich nach stärkerem generativem bzw. doppeltem Trockenstress um. Ein wichtiger Grund für dieses Verhalten lag in der geringeren Wasseraufnahme von *Sesame* und *SYN 01/101-17*. *Sesame* und *SYN 01/101-17* zeigten sowohl im Zeitverlauf unter optimaler Bewässerung als auch am Ende der Vegetation im Containerversuch 2011/2012 eine geringere Wasseraufnahme als die beiden Vergleichslinien (*Charly* und *NPZ 208/03*). Im Vergleich zu den Hybriden war die Wasseraufnahme von *Sesame* und *SYN 01/101-17* sogar in allen Varianten geringer. Durch die vergleichsweise hohen Erträge und geringe Wasseraufnahme war die Wassernutzungseffizienz von *Sesame* und *SYN 01/101-17* in der Kontrollvariante und nach vegetativem Stress signifikant höher im Vergleich zu den vier anderen untersuchten Genotypen.

Die geringe Wasseraufnahme von *Sesame* und *SYN 01/101-17* erklären auch die hohen CCI-Werte nach anhaltendem Trockenstress im Containerversuch 2010/2011 (Abbildung 33). Der Trockenstress war definiert durch eine reduzierte Bewässerung (30 % WHK). *Sesame* und *SYN 01/101-17* konnten jedoch das zugeführte Wasser nicht in dem Maße wie die übrigen Genotypen aufnehmen bzw. nutzen, weswegen die Aufkonzentrierung des Chlorophylls entsprechend hoch war. Der Verdünnungseffekt des Chlorophylls nach Wiederbewässerung im Containerversuch 2011/2012 war bei *Sesame* und *SYN 01/101-17* durch die geringe Wasseraufnahme ebenfalls geringer (Abbildung 35).

Es ist jedoch zu bemerken, dass *Sesame* und *SYN 01/101-17* noch zum Zeitpunkt der Zwischenernte tendenziell die größte Schotenfrischmasse sowie *Harvest Index* (bezogen auf die Schotenmasse des Haupttriebes) nach doppeltem Trockenstress aufwiesen (Abbildung 20). Diesen Vorsprung konnten die beiden Linien jedoch nicht bis zur Abreife aufrechterhalten. Zur Ernte wiesen *Sesame* und *SYN 01/107-17* von allen Genotypen den geringsten Kornertrag auf.

Die konservative Wasseraufnahme von *Sesame* und *SYN 01/101-17* führte dazu, dass sie zum Zeitpunkt der Zwischenernte auch eine besonders geringe Blattfrischmasse aufwiesen. Eine geringe Blattmasse bedeutet auch eine limitierte photosynthetisch aktive Fläche, welche sich nachteilig für die beiden Linien auswirkte. Zwar sind die Schoten ebenfalls in der Lage Photosynthese zu betreiben, sie gewinnen jedoch erst später in der Vegetationsperiode an Bedeutung. Laut Gammelvind et al. (1996) übersteigen die CO₂-Nettofixierleistung der Schoten die der Blätter erst etwa zwei Wochen nach der Blüte, wenn die Blattmasse deutlich abgenommen hat. Zudem ist die CO₂-Nettoassimilationsrate pro Fläche bis zu diesem Zeitpunkt in den Blättern dreimal höher als in den Schoten. Demnach ist bis über das Ende der Blüte hinaus (Zeitpunkt der Zwischenernte) primär die Blattmasse für die CO₂ Fixierung verantwortlich. Es waren also die Genotypen im Vorteil, die auch nach doppelter Stresseinwirkung eine höhere Blattmasse entwickeln konnten. In Abbildung 38 ist die geringere Blattmasse beispielhaft für die Genotypen *Sesame* im Vergleich zu *NPZ 208/03* zum Ende der Blüte dargestellt.

Es scheint also, als seien die konservative Wasseraufnahme und die dadurch gute WNE von *Sesame* und *SYN-01/101-17* zwar unter optimaler Bewässerung von Vorteil. Bei dem stärkeren generativen und doppelten Trockenstress ist dies jedoch nicht mehr der Fall. Die Züchtereinschätzungen bestätigen, dass beide Linien eher als trockenstresssensitiv einzustufen sind (Tabelle 2).

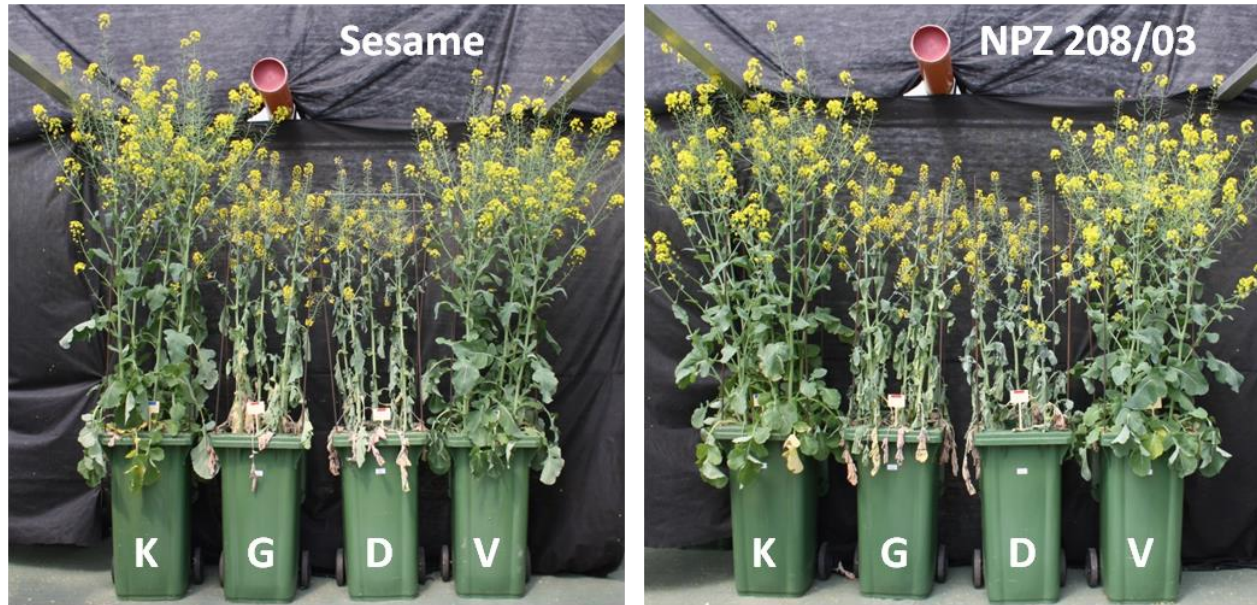


Abbildung 38: Die Linien *Sesame* (links) und *NPZ 208/03* (rechts) am 14.05.2012, etwa 2 Wochen vor Blühende zu welchem Zeitpunkt dann die Zwischenernte stattfand. Abgebildet sind alle Varianten: Kontrolle (K), generativer (G), doppelter (D) und vegetativer (V) Trockenstress. Containerversuch 2011/2012.

Hybriden

Heterosis wird im Englischen auch dem Begriff *Hybrid Vigour* gleichgesetzt. Dies kann mit den Worten Vitalität, Lebenskraft, aber auch Wüchsigkeit der Hybriden ins Deutsche übersetzt werden. Lippman und Zamir (2007) definieren Heterosis genauer als die phänotypische Überlegenheit der Hybride über deren reinerbige Eltern, nicht nur bezüglich des reproduktiven Erfolgs und des Ertrags, sondern auch hinsichtlich des Wachstums. Die genauen Gründe für diese Überlegenheit sind jedoch bis heute nicht vollständig geklärt. In den letzten Jahren mehren sich Untersuchungen, welche sich dieser Fragestellung auf der molekularen Ebene nähern (Comings und MacMurray 2000; Lippman und Zamir 2007; Birchler et al. 2010, Kaepler 2012).

Blum (2013) fasste die genetischen Hintergründe mit folgenden Begriffen zusammen: Dominanz, Überdominanz und Epistasie. Dominanz ist dann vorhanden, wenn der Effekt des heterozygoten Zustandes an einem Genort dem Effekt einem der beiden homozygoten Zustände überlegen ist. Das bedeutet, dass rezessive Allele mit negativem Einfluss in der heterozygoten Hybride durch dominante Allele verdeckt werden. Die Überdominanzhypothese besagt, dass der Effekt des heterozygoten Zustandes an einem Genort beiden homozygoten Zuständen überlegen ist. Die Epistasiehypothese sagt, dass die Heterosis überwiegend das Ergebnis von epistatischen Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Genen ist. Ein

wissenschaftlicher Konsens über die Gesamtheit der molekulargenetischen Hintergründe besteht jedoch nicht. Aus physiologischer Sicht konnte gezeigt werden, dass besonders eine erhöhte Zellzahl und weniger eine erhöhte Zellgröße eine wichtige Rolle bei der Wüchsigkeit der Hybriden spielt (zusammengefasst in Birchler et al. 2010). Aus dieser Wüchsigkeit resultiert oftmals eine höhere Biomasse der Hybride gegenüber den Eltern. Tollenaar und Ahmadzadeh (2004) arbeiteten weitere Entwicklungsmorphologische Faktoren der Wüchsigkeit heraus, welche für die Heterosis des Kornertrages bei Mais verantwortlich sein sollen. Drei bedeutende Entwicklungsabschnitte konnten festgestellt werden: (I) Heterosis der Trockenmasseanreicherung vor der Blüte durch eine erhöhte Blattfläche, (II) Heterosis der Trockenmasseanreicherung während der Kornfüllung, welche in einem höheren Blattflächenindex und einer verzögerten Abreife (*Stay-Green Effect*) begründet ist und (III) Heterosis für den *Harvest Index*. Araus et al. (2010) untersuchte weitere physiologische Parameter, welche mit einer erhöhten Trockenmasseanreicherung in Zusammenhang gebracht werden konnten. Eine höhere Chlorophyllfluoreszenz, ein höherer Blattaschegehalt, sowie ein höherer relativer Wassergehalt konnten als mögliche Merkmale identifiziert werden. Die Blattemperatur war bei den Hybriden ebenfalls niedriger als bei den Linien. Dies ließ zusammengefasst auf eine bessere Wasserversorgung der Hybriden gegenüber den Linien schließen. Die Frage, ob die erhöhte Biomasse aus der verbesserten Wasserversorgung resultiert oder umgekehrt, konnte jedoch nicht geklärt werden. Abgesehen davon scheinen diese physiologischen Eigenschaften jedoch den Hybriden unter bestimmten Wachstumsbedingungen von Vorteil zu sein.

Die für den zweiten Containerversuch ausgewählten Hybriden *Ferdie* und *Exocet* wiesen unter optimalen Bedingungen eine besonders hohe Wasseraufnahme auf, welche sich während der Blüte, signifikant von der Wasseraufnahme der Linien abgrenzte. Auch nach vegetativem und generativem Stress zeigten *Ferdie* und *Exocet* die höchste Wasseraufnahme am Ende der Vegetation. Es zeigte sich also, dass auch im Winterraps unter den gegebenen Bedingungen Hybride eine bessere Wasseraufnahme aufweisen als Linien, sowohl unter optimaler Bewässerung als auch unter Trockenstressbedingungen.

Die hohe Wasseraufnahme spiegelt sich tendenziell auch in der Blattfrischmasse im Containerversuch 2011/2012 wider. Auch im Klimakammerversuch war die Reduktion der Blattfläche nach Stressapplikation bei den Hybriden geringer als bei den Linien. Ähnliche Ergebnisse konnten in (Hatzig et al. 2014) gezeigt werden. Es wurden u.a. die Sprossfrisch- und Trockenmasse, die Sprosswasserkonzentration und die Blattemperatur, welche auf die Transpiration schließen lässt, untersucht. Die Genotypen *Ferdie*, *Exocet*, *Charly* und *NPZ 208/03* wurden in Nährlösung in einer Klimakammer angezogen und osmotischer Stress durch Polyethylenglycol (PEG) appliziert (ähnlich den vorliegenden Klimakammerversuch). Der Wassergehalt des Sprosses zeigte wie auch im Containerversuch keine Unterschiede zwischen Linien (*Charly* und *NPZ 208/03*) und Hybriden (*Ferdie* und *Exocet*). Alle vier Genotypen zeigten einen signifikanten Abfall nach osmotischem Stress. Jedoch konnte durch die Sprossfrischmasse in Linien und Hybriden unterschieden werden. Bei den Linien zeigte sich ein signifikanter Abfall, nicht aber bei den Hybriden. Die Blattemperatur von *Charly* und *NPZ 208/03* stieg unter Stress signifikant an, welches auf eine Reduktion der Transpirationsfähigkeit und somit Verschlechterung der Wasserversorgung schließen lässt. Dieser Anstieg war bei den Hybriden *Ferdie* und *Exocet* nicht zu verzeichnen. Es zeigte sich, dass die Raps Hybriden in der Lage waren, ihre Transpirationsintensität aufrechtzuerhalten und daher scheinbar über eine bessere Wasseraneignung verfügten. Die erhöhte Konzentration von Abscisinsäure konnte in beiden Hybriden im Vergleich zu den Linien nach osmotischem Stress nicht gefunden werden. Die Linien zeigten jedoch eine

Anreicherung von Osmolyten und somit eine ausgeprägte osmotische Anpassung im Vergleich zu den Hybriden.

Die hohe Wasseraufnahme der Hybriden erklärt auch die zunächst ansteigenden und dann wieder sinkenden CCI-Werte im Containerversuch 2010/2011. Bei dem milden Trockenstress mit noch 30 % WHK war es besonders den untersuchten Hybriden möglich, die Aufkonzentrierung des Chlorophylls durch stetig anhaltende Wasseraufnahme wieder auszugleichen (Abbildung 33).

Im Containerversuch 2011/2012 mit dem Bewässerungsstopp während einer Trockenstressphase waren die CCI-Werte von den Hybriden *Ferdie* und *Exocet* hingegen vergleichsweise hoch (Abbildung 35). Während beiden Trockenstressphasen stiegen die CCI-Werte der Hybriden deutlicher an als bei den Linien (Abbildung 31 und Abbildung 32). Die osmotisch angepassten Linien konnten scheinbar im Vergleich zu den Hybriden durch ein geringeres Wasserpotential den Turgor aufrechterhalten. Auf diese Weise war die Aufkonzentrierung des Chlorophylls bei den Hybriden stärker als bei den Linien. Nach Wiederbewässerung waren es ebenso die Hybriden, die zunächst niedrigere CCI-Werte und anschließend deutlich höhere Werte als die Linien zeigten. Die deutlichere Reduktion kann ebenso mit der besseren Wasseraufnahme und Wassernutzungseffizienz von Hybriden in Verbindung gebracht werden. So war der Verdünnungseffekt stärker ausgeprägt als bei den Linien. Weiter sind Hybride für ihre schnelle Entwicklung und ihr hohes Kompensationsvermögen bekannt (z.B. Blum 2013, Birchler et al. 2010). Es scheint, dass bei den Hybriden eine zügigere Anpassung an die neuen Bedingungen erfolgen konnte und somit auch ein schnellerer Aufbau von Chlorophyll. Zudem konnte Heterosis mit einer erhöhten Zellzahl in Verbindung gebracht werden (Guo et al. 2010).

Zusammenfassend weisen die untersuchenden Rapshybriden eine höhere Blattfrischmasse und eine bessere Wasserversorgung auf. Auch unter Trockenstress vermeiden die Hybriden den Wassermangel durch eine progressive Wasseraufnahme, welches auch anhand der Aufrechterhaltung der Transpiration zu erkennen ist. Teil dieser Strategie der Trockenstressvermeidung scheint nach (Hatzig et al. 2014) zumindest zu Beginn des Wassermangels nicht die osmotische Anpassung zu sein. Es wurde angenommen, dass eine geringere Stresswahrnehmung der Hybriden der Grund für die geringe Akkumulation von osmotisch wirksamen Substanzen war.

5.6 Der passende Resistenztyp

Wie zu Beginn der Diskussion (Kapitel 5.1.2) erläutert, ist es bei der Züchtung auf Trockenstressresistenz zunächst wichtig, die Zielumwelt zu definieren, um anschließend den passenden Resistenztypen ermitteln zu können. Von der Definition der Zielumwelt ist abhängig, ob bei dem gewünschten Ideotypen die *Crossover*-Interaktion berücksichtigt werden muss. In Abbildung 22 konnte gezeigt werden, dass auch bei Winterraps eine *Crossover*-Interaktion bezüglich der Kornerträge besteht.

Ceccarelli (1989) setzte sich als einer der Ersten mit der Frage auseinander, ob es möglich ist, eine Sorte zu entwickeln, die ihr hohes Ertragspotential unter optimalen Wachstumsbedingungen bis hin zu starken Stressbedingungen voll ausschöpfen kann. Blum und Pnuel (1990) benannten dieses Phänomen das erste Mal als *Crossover*-Interaktion. Diese Interaktion konnte bis jetzt bei verschiedenen Getreidearten in Zusammenhang mit Trockenstress gezeigt werden (Ceccarelli 1989; Blum und Pnuel 1990 und Fischer et al. 2003). Blum (2010) stellte seine Erkenntnisse allgemeingültig für Getreidearten dar (Abbildung 39). Seine Untersuchungen ergaben, dass die *Crossover*-Interaktion bei einem durchschnittlichen Ertrag von 3-4 t/ha zu beobachten ist. Genotypen, die unterhalb dieser *Crossover*-Interaktion verhältnismäßig hohe Erträge bilden können, werden als trockenstressresistent bezeichnet. Oberhalb des *Crossover*-Punkts unter nur milden bis moderaten Stressbedingungen zeigen hingegen Hohertragsgenotypen bessere Ergebnisse.

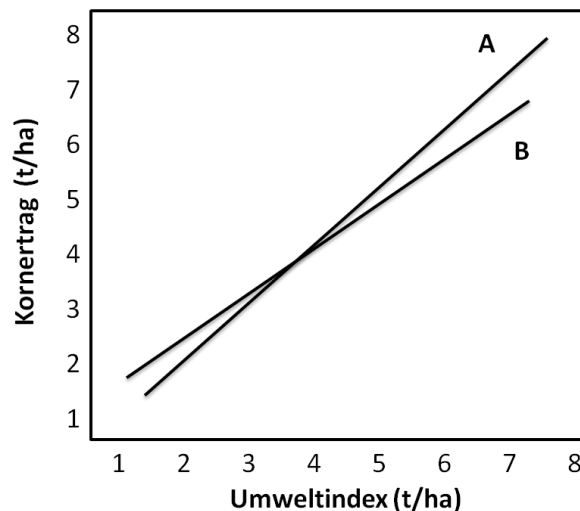


Abbildung 39: Darstellung der *Crossover*-Interaktion bei Getreide (modifiziert nach Blum 2010). Hohertragsgenotypen (A) zeigen unter besonders starkem Stress allgemein eine geringere Ertragsleistung als angepasste stressresistentere Genotypen (B).

Die vier untersuchten Rapslinien und zwei Hybriden wurden anhand des Containerversuchs 2011/2012 in einem breiten Spektrum von Trockenstressszenarien, von optimaler Wasserversorgung bis zur doppelten Trockenstressapplikation mit wochenlangem Bewässerungsstopp, getestet. Die Ertragsergebnisse (Abbildung 21) zeigten, dass die Genotypen *Exocet*, *Sesame* und *SYN 01/107-17*, welche unter optimaler Bewässerung oder auch unter milden Stressbedingungen höhere Erträge aufweisen, unter starken

Diskussion

Stressbedingungen im Ertrag jedoch mehr abfallen als *Ferdie*, *Charly* und *NPZ 208/03*, welche unter Optimalbedingungen ertraglich schwächer sind.

Es stellt sich nun die Frage, ob in Deutschland ein Bedarf an Rapsgenotypen besteht, die an ein solch breites Umweltspektrum angepasst sein müssen? Folgende Punkte sprechen dagegen:

- Die in den Feldversuchen 2010/2011 unter Kontrollbedingungen ertragreicheren Genotypen waren auch unter Trockenstress ertraglich stärker. Dies zeigt, dass die für Deutschland ausgeprägte trockene Phase im Frühjahr 2011, nur als milder Trockenstress anzusehen ist.
- Der milde Trockenstress im Containerversuch 2010/2011 (30 % WHK), der mit den Bedingungen auf dem Feld vergleichbar war, zeigte ebenfalls, dass der relativ hohe Ertrag der resistenten Genotypen unter Trockenstress auch mit einer relativ hohen Wasseraufnahme dieser Genotypen verbunden war (Tabelle 6). Demnach war auch hier eine Anpassung an Trockenstress durch eine Regulation der Wasseraufnahme nicht notwendig bzw. nicht förderlich für die Ertragsbildung.
- Fünf der sechs untersuchten Hybriden, die sich allgemein durch eine hohe Wasseraufnahme auszeichnen, befanden sich unter den ersten sieben Genotypen mit den höchsten relativen Kornträgen (der Stressvariante in Relation zur Kontrolle) in den Feldversuchen 2010/2011.

Es ist also festzuhalten, dass der in Deutschland vorherrschende Trockenstress im Sinne der *Crossover*-Interaktion als mild anzusehen ist und daher Genotypen mit einer Anpassung an ein besonders breites Umweltspektrum nicht notwendig zu sein scheinen. Zudem hat die vorliegende Arbeit gezeigt, dass Hybriden durch ihre hohe und progressive Wasseraufnahme einen generellen Vorteil sowohl unter optimalen Bedingungen als auch unter mildem Trockenstress haben. *Sesame* und *SYN 01/101-17* wurden hingegen mit ihrer geringen und konservativen Wasseraufnahme laut Züchteraussagen als trockenstresssensitiv eingestuft (Tabelle 2). Eine Züchtung auf Trockenresistenz, welche in einer optimalen Umgebung auf ertragsstarke Genotypen setzt, sollte daher ausreichend sein (siehe Einleitung). Inwieweit sich Trockenstressphasen auch in Deutschland durch den Klimawandel verschärfen werden, kann nur gemutmaßt werden.

6 Zusammenfassung

Trockenstressresistenz wird oft als ausgesprochen komplexes Merkmal bezeichnet (u.a. Cattivelli et al. 2008, Tuberosa et al. 2008, Yue et al. 2005). Sowohl das Ausmaß des Trockenstresses, der Zeitpunkt, die Dauer, als auch die gewünschte Resistenzreaktion der Pflanze sind Faktoren, welche bestimmt und miteinander in Verbindung gesetzt werden müssten. Abraham Blum spricht sich entgegen den aktuellen molekulargenetischen Trends dafür aus, an die Trockenstressreaktion wieder von der physiologischen und agronomischen Seite heranzutreten (Blum 2011). Dies sei laut Blum die weniger komplexe Seite, welche aber für die Züchtung und im Endeffekt für den Landwirt die Bedeutendere sei. Der Blick auf die Gesamtpflanze und deren wichtigstes Resistenzmerkmal, die effektive Nutzung von Wasser, gilt es wieder mehr in den Fokus der Wissenschaft zu rücken.

Die vorliegende Arbeit verfolgte das Ziel, Anzuchtssysteme und Selektionstechniken auf ihre Anwendbarkeit in der Züchtung auf Trockenstressresistenz bei Winterraps zu untersuchen. Ein wesentlicher Fokus lag hierbei auf der Untersuchung des sogenannten Containersystems. Durch das große Boden-Fassungsvolumen der Container war es möglich, feldnahe Wachstumsbedingungen im Gewächshaus zu erzeugen. Es konnten im Trockenstressjahr 2011 hohe Korrelationen zwischen den Kornerträgen der Feldversuche und der Containerversuche festgestellt werden. Dies war sowohl unter Trockenstress- als auch unter Kontrollbedingungen möglich. Des Weiteren war es möglich, verschiedenste Trockenstressszenarien (Dauer, Stärke, Zeitpunkt, etc.) im Containersystem zu applizieren. Dadurch konnten physiologische und morphologische Parameter, die für die Resistenzeigenschaften eines Genotypen wichtig waren, über die gesamte Vegetationsdauer untersucht werden. Diese feldnahen Bedingungen des Containersystems erzeugen aber auch eine Abhängigkeit vom vorherrschenden Außenklima. Diese Abhängigkeit bestand bei den zusätzlich durchgeführten Gefäß- und *in vitro*-Versuchen in der Klimakammer nicht. Diese Anzuchtssysteme zeichneten sich durch eine hohe Reproduzierbarkeit aus. Sie wurden primär dazu genutzt, empfindliche physiologische Untersuchungen durchzuführen.

Die THz-Methode und das *Chlorophyll Content Meter* wurden als Selektionstechniken ausgewählt und im Containersystem als auch in Gefäß- und *in vitro*-Versuchen getestet. Für eine Validierung der Selektionstechniken wurden zunächst Versuche unter den kontrollierten Bedingungen der Klimakammer durchgeführt. Weiter wurde in den Containerversuchen überprüft, ob sich die Selektionstechniken zur Unterscheidung genotypischer Trockenstressreaktionen eignen. Mit beiden Selektionstechniken war es möglich, die unter den jeweiligen Trockenstressszenarien resistenteren Genotypen zu identifizieren. Es waren jedoch umfangreiche Voruntersuchungen notwendig, um eine Anwendbarkeit für das jeweilige Trockenstressszenarium und den passenden Resistenztyp zu validieren.

Abschließend wird deutlich, dass Trockenstress durch eine genaue Charakterisierung der Zielumwelt auch unter kontrollierten Bedingungen feldnahe simuliert werden kann. Für das aktuell vorherrschende Klima in Deutschland scheint eine spezielle Züchtung auf Trockenstress noch nicht notwendig zu sein. Eine Fokussierung auf die Züchtung von ertragsstarken Sorten scheint für den noch milden Trockenstress ausreichend.

7 Summary

Drought resistance is a highly complex trait (Cattivelli et al. 2008, Tuberosa et al. 2008, Yue et al. 2005). Drought episodes varying in intensity, duration and timing require different plant ideotypes. Therefore, the definition of the target environment is particularly crucial in the search for a beneficial genotype. Already thousands of drought-responsive genes have been identified which are up- or down-regulated under drought stress according to plant organ, growth stage or even time of day. Although this raises the potential for detailed molecular genetic analysis of drought stress, some authors instead recommend a return to more fundamental agronomic and physiological investigations, because these are potentially much simpler and more relevant for breeders and farmers (Blum 2011). The rationale behind this idea is that the scientific focus should be on the whole plant and its effective use of water.

The aim of the present study was to investigate breeding systems and selection techniques for their applicability in drought resistance breeding in winter oilseed rape. A key focus here was on the investigation of a novel container system for controlled-environment phenotyping of drought stress. Due to the large volume of the containers (120 L), it was possible to simulate field-like conditions in the greenhouse. In the drought stress year 2011 in Germany, high correlations were found between the seed yields of the field trials and the container trials. This was possible under both drought stress and control conditions. Furthermore, it was possible to apply a wide variety of drought stress scenarios (duration, extent, time, etc.) in the container system. This allowed physiological and morphological resistance parameters to be studied throughout the entire growing season. The field-like conditions of the container system also create a dependence on the prevailing outdoor climatic conditions. This dependency did not exist in the additionally conducted pot and *in vitro*-experiments in the climate chamber. These growing systems were thus characterized by a high reproducibility and were primarily used to perform sensitive physiological examinations.

The terahertz (THz) method and the chlorophyll content meter (CCM) were evaluated as potential selection techniques and were tested in the container system as well as in smaller pot experiments. To validate the selection techniques, experiments were first carried out under controlled conditions in a climate chamber. Furthermore, in the container experiments it was evaluated whether the selection techniques are suitable for distinguishing genotypic drought reactions. With both selection techniques it was possible to identify the more resistant genotypes under specific drought stress scenarios and time points. However, extensive preliminary studies were needed to validate applicability to the particular drought stress scenario and the appropriate type of resistance.

In conclusion, the study made it clear that field-like drought stress can be simulated even under controlled conditions by accurate characterization of the target environment. For the currently prevailing climate in Germany, a special breeding for drought stress does not seem to be necessary yet. A focus on the breeding of high-yielding varieties seems sufficient to ensure yield stability under mild drought stress.

8 Literaturverzeichnis

- Abdel-Farid, I. B.; Kim, H. K.; Choi, Y.H., Verpoorte, R. (2007): Metabolic characterization of *brassica rapa* leaves by NMR spectroscopy. In: *Journal of agricultural and food chemistry*. 55, S. 7936–7943.
- Abedon, Bruce G.; Hatfield, Ronald D.; Tracy, William F. (2006): Cell wall composition in juvenile and adult leaves of maize (*Zea mays* L.). In: *Journal of agricultural and food chemistry*. 54 (11), S. 3896–3900.
- Albert, B.; Le Cahérec, F.; Niogret, M.-F.; Faes, P.; Avice, J.-C.; Leport, L.; Bouchereau, A. (2012): Nitrogen availability impacts oilseed rape (*Brassica napus* L.) plant water status and proline production efficiency under water-limited conditions. In: *Planta* 236 (2), S. 659–676.
- Alexandratos, N., Bruinsma, J. (2012): World Agriculture towards 2030/2050. In: *ESA Working Paper No. 12-03*, 147 p.
- Amede, T.; Schubert S. (2003): Mechanisms of drought resistance in grain legumes I: Osmotic adjustment. In: *Ethiopian Journal of Science* 26 (1), S. 37–46.
- Araus, J. L.; Sánchez, C.; Cabrera-Bosquet, L. (2010): Is heterosis in maize mediated through better water use? In: *New Phytologist* 187 (2), S. 392–406.
- Araus, J. L.; Slafer, G. A.; Reynolds, M. P.; Royo, C. (2002): Plant breeding and drought in C3 cereals: What should we breed for? In: *Annals of Botany* 89, S. 925–940.
- Arunyanark, A.; Jogloy, S.; Akkasaeng, C.; Vorasoot, N.; Kesmala, T.; Nageswara Rao, R. C. et al. (2008): Chlorophyll stability is an indicator of drought tolerance in peanut. In: *Journal of Agronomy and Crop Science* 194 (2), S. 113–125.
- Avice, J.-C.; Etienne, P. (2014): Leaf senescence and nitrogen remobilization efficiency in oilseed rape (*Brassica napus* L.). In: *Journal of Experimental Botany* 65 (14), S. 3813–3824.
- Avramova, V.; AbdElgawad, H.; Zhang, Z.; Fotschki, B.; Casadevall, R.; Vergauwen, L. et al. (2015): Drought induces distinct growth response, protection, and recovery mechanisms in the maize leaf growth zone. In: *Plant Physiology* 169 (2), S. 1382–1396.
- Baranoski, Gladimir V. G.; Kimmel, Bradley; Chen, Tenn F.; Yim, Daniel (2012): In silico assessment of environmental factors affecting the spectral signature of C4 plants in the visible domain. In: *International Journal of Remote Sensing* 33 (4), S. 1190–1213.
- Barracough, P. B.; Kyte, J. (2001): Effect of water stress on chlorophyll meter readings in winter wheat. In: W. J. Horst (Hg.): *Plant nutrition. Food security and sustainability of agro-ecosystems through basic and applied research*. Dordrecht, Boston: Kluwer Academic Publishers (Developments in plant and soil sciences, v. 92), S. 722–723.
- Barriopedro, D.; Fischer, E. M.; Luterbacher, J.; Trigo, R. M.; Garcia-Herrera, R. (2011): The hot summer of 2010: Redrawing the temperature record map of Europe. In: *Science* 332 (6026), S. 220–224.

Literaturverzeichnis

- Bastos, A.; Gouveia, C. M.; Trigo, R. M.; Running, S. W. (2014): Analysing the spatio-temporal impacts of the 2003 and 2010 extreme heatwaves on plant productivity in Europe. In: *Biogeosciences* 11 (13), S. 3421–3435.
- Berger, B.; Parent, B.; Tester, M. (2010): High-throughput shoot imaging to study drought responses. In: *Journal of Experimental Botany* 61 (13), S. 3519–3528.
- Bieber, P. D. (2007): Evaluating a chlorophyll content meter on three coastal wetland plant species. In: *Journal of Food, Agriculture and Environment. Sci.* 1 (2), S. 1–11.
- Biehler, K.; Fock, H. (1996): Evidence for the contribution of the Mehler-peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. In: *Plant Physiology*. 112 (1), S. 265–272.
- Birchler, J. A.; Yao, H.; Chudalayandi, S.; Vaiman, D.; Veitia, R. A. (2010): Heterosis. In: *The Plant Cell online* 22 (7), S. 2105–2112.
- Blum, A. (2004): Sorghum physiology. In: H. T. Nguyen und A. Blum (Hg.): *Physiology and biotechnology integration for plant breeding*, S. 114–223. New York: Marcel Dekker.
- Blum, A. (2005): Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? In: *Australian Journal of Agricultural Research*. 56 (11), S. 1159–1168.
- Blum, A. (Hg.) (2010): *Plant breeding for water-limited environments*. New York: Springer.
- Blum, A. (2011): Drought resistance - is it really a complex trait? In: *Functional Plant Biology*. 38 (10), S. 753–757.
- Blum, A. (2013): Heterosis, stress, and the environment: a possible road map towards the general improvement of crop yield. In: *Journal of Experimental Botany* 64 (16), S. 4829–4837.
- Blum, A.; Pnuel, Y. (1990): Physiological attributes associated with drought Resistance of Wheat Cultivars in a Mediterranean Environment. In: *Australian Journal of Agricultural Research*. 41 (5), S. 799–810.
- Bogeat-Triboulot, M.-B.; Brosche, M.; Renaut, J.; Jouve, L.; Le Thiec, D.; Fayyaz, P. et al. (2006): Gradual Soil Water Depletion Results in Reversible Changes of Gene Expression, Protein Profiles, Ecophysiology, and Growth Performance in *Populus euphratica*, a Poplar Growing in Arid Regions. In: *Plant Physiology* 143 (2), S. 876–892.
- Born, N.; Behringer, D.; Liepelt, S.; Beyer, S.; Schwerdtfeger, M.; Ziegenhagen, B.; Koch, M. (2014): Monitoring Plant Drought Stress Response Using Terahertz Time-Domain Spectroscopy. In: *Plant Physiology* 164 (4), S. 1571–1577.
- Bragg, J. G.; Westoby, M. (2002): Leaf size and foraging for light in a sclerophyll woodland. In: *Functional Ecology* 16 (5), S. 633–639.
- Breccia, G.; Nestaries, G. (2014): Next-Generation Phenotyping in Plants: old Problems, new Promises. In: *Journal of Basic & Applied Genetics* 25 (1), S. 5–8.

Literaturverzeichnis

- Breitenstein, B.; Scheller, M.; Shakafa, M. K.; Kinder, T.; Müller-Wirts, T.; Koch, M.; Selmar, D. (2011): Introducing terahertz technology into plant biology: A novel method to monitor changes in leaf water status. In: *Journal of Applied Botany and Food Quality* 84, S. 158–161.
- Bruce, T. J.A.; Matthes, M. C.; Napier, J. A.; Pickett, J. A. (2007): Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. In: *Plant Science* 173 (6), S. 603–608.
- Bruggeman, D. A. G. (1935): Berechnung verschiedener physikalischer Konstanten von heterogenen Substanzen. I. Dielektrizitätskonstanten und Leitfähigkeiten der Mischkörper aus isotropen Substanzen. In: *Annalen der Physik* 416.
- Brunel-Muguet, S.; Beauclair, P.; Bataille, M. P.; Avice, J. C.; Trouverie, J.; Etienne, P.; Ourry, A. (2013): Light restriction delays leaf senescence in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). In: *Journal of Plant Growth Regulation* (32), S. 506–518.
- Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz (2011): Erntebericht 2011: Mengen und Preise. S.1-26
- Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz (2014): Erntebericht 2014: Mengen und Preise. S.1-24
- Carter, G. A. (1991): Primary and secondary effects of water content on the spectral reflectance of leaves. In: *American Journal of Botany* 78 (7), S. 916–924.
- Carter, G. A.; McCain, D. C. (1993): Relationship of leaf spectral reflectance to chloroplast water content determined using NMR microscopy. In: *Remote Sensing of Environment* 46 (3), S. 305–310.
- Castro-Camus, E.; Palomar, M.; Covarrubias, A. A. (2013): Leaf water dynamics of *Arabidopsis thaliana* monitored in-vivo using terahertz time-domain spectroscopy. In: *Scientific Reports* 3. S. 1-5
- Cattivelli, L.; Rizza, F.; Badeck, F.; Mazzucotelli, E.; Mastrangelo, A.; Francia, E. et al. (2008): Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. In: *Field Crops Research* 105 (1-2), S. 1–14.
- Ceccarelli, S. (1989): Wide adaptation: How wide? In: *Euphytica* 40 (3), S. 197–205.
- Chandlee, J. M. (2001): Current molecular understanding of the genetically programmed process of leaf senescence. In: *Physiologia Plantarum* 113 (1), S. 1–8.
- Chaves, M. M.; Flexas, J.; Pinheiro C. (2009): Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. In: *Annals of Botany* 103 (4), S. 551–560.
- Chaves, M. M.; Maroco, J. P.; Pereira, J. S. (2003): Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. In: *Functional Plant Biology* 30 (3), S. 239 -264
- Chenu, K.; Chapman, S. C.; Tardieu, F.; McLean, G.; Welcker, C.; Hammer, G. L. (2009): Simulating the yield impacts of organ-level quantitative trait loci associated with drought response in maize: A "gene-to-phenotype" modeling approach. In: *Genetics* 183 (4), S. 1507–1523.

Literaturverzeichnis

- Claeys, H.; Inzé, D. (2013): The agony of choice: How plants balance growth and survival under water-limiting conditions. In: *Plant Physiology* 162 (4), S. 1768–1779.
- Collins, N. C.; Tardieu, F.; Tuberosa, R. (2008): Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand? In: *Plant Physiology* 147 (2), S. 469–486.
- Cominelli, E.; Conti, L.; Tonelli, C.; Galbiati, M. (2013): Challenges and perspectives to improve crop drought and salinity tolerance. In: *New Biotechnology* 30 (4), S. 355–361.
- Comings, D. E.; MacMurray, J. P. (2000): Molecular heterosis: A review. In: *Molecular Genetics and Metabolism* 71 (1-2), S. 19–31.
- Dalling, J. W.; Winter, K.; Andersen, K. M.; Turner, B. L. (2013): Artefacts of the pot environment on soil nutrient availability: implications for the interpretation of ecological studies. In: *Plant Ecology* 214 (2), S. 329–338.
- Daszkowska-Golec, A.; Szarejko, I. (2013): Open or close the gate - stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. In: *Frontiers in Plant Science* 4, S. 1–16.
- Davies, W. J.; Zhang, J. (1991): Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. In: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42 (1), S. 55–76.
- Deikman, J.; Petracek, M.; Heard, J. (2012): Drought tolerance through biotechnology: improving translation from the laboratory to farmers' fields. In: *Current Opinion in Biotechnology* 23 (2), S. 243–250.
- Din, J.; Khan, S. U.; Ali, I.; Gurmani A. R. (2011): Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. In: *The Journal of Animal and Plant Science* 21 (1), S. 78–82.
- Eitel, J.; Gessler, P.; Smith, A.; Robbrecht, R. (2006): Suitability of existing and novel spectral indices to remotely detect water stress in *Populus spp.* In: *Forest Ecology and Management* 229 (1-3), S. 170–182.
- El-Hendawy, S. E.; Hu, Y.; Schmidhalter, U. (2007): Assessing the suitability of various physiological traits to screen wheat genotypes for salt tolerance. In: *Journal of Integrative Plant Biology* 49 (9), S. 1352–1360.
- Falloon, P.; Betts, R. (2010): Climate impacts on European agriculture and water management in the context of adaptation and mitigation—The importance of an integrated approach. In: *Science of The Total Environment* 408 (23), S. 5667–5687.
- Fanaei, H. R.; Galavi, M.; Kafi, M.; Ghanbari Bonjar A. (2009): Amelioration of water stress by potassium fertilizer in two oilseed species. In: *International Journal of Plant Production* 3 (2), S. 41–54.
- Faraji, A.; Latifi, N.; Soltani, A.; Shirani Rad, A. H. (2008): Effect of high temperature stress and supplemental irrigation on flower and pod formation in two canola (*Brassica napus* L.) cultivars at Mediterranean climate. In: *Asian Journal of Plant Sciences* 7 (4), S. 343–351.
- Fernández, J. E. (2014): Plant-based sensing to monitor water stress. Applicability to commercial orchards. In: *Agricultural Water Management* 142, S. 99–109.

- Fischer, K. S.; Lafitte, R.; Fukai, S. (Hg.) (2003): Breeding rice for drought-prone environments. International Rice Research Institute. Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute.
- Fukshansky, L.; Remisowsky, A. Martinez V.; McClendon, J.; Ritterbusch, A.; Richter, T.; Mohr, H. (1993): Absorption spectra of leaves corrected for scattering and distributional error: a radiative transfer and absorptions statistics treatment. In: *Photochemistry and Photobiology* 57 (3), S. 538–555
- Furbank, R. T.; Tester, M. (2011): Phenomics – technologies to relieve the phenotyping bottleneck. In: *Trends in Plant Science* 16 (12), S. 635–644.
- Gallé, A.; Haldimann, P.; Feller, U. (2007): Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. In: *New Phytologist* 174 (4), S. 799–810.
- Gammelvind, L. H.; Schjoerring, J. K.; Mogensen, V. O.; Jensen, C. R.; Bock, J. G. H. (1996): Photosynthesis in leaves and siliques of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). In: *Plant and Soil* 186 (2), S. 227–236.
- Gan, Y.; Angadi, S. V.; Cutforth, H.; Potts, D.; Angadi, V. V.; McDonald, C. L. (2004): Canola and mustard response to short periods of temperature and water stress at different developmental stages. In: *Canadian Journal of Plant Science* 84 (3), S. 697–704.
- Ge, H.; Jiang, Y.; Xu, Z.; Lian, F.; Zhang, Y.; Xia, S. (2014): Identification of wheat quality using THz spectrum. In: *Opt. Express* 22 (10), S. 12533.
- Genard, Thais; Etienne, Philippe; Diquelou, Sylvain; Yvin, Jean-Claude; Revellin, Cecile; Laine, Philippe (2017): Rapeseed-legume intercrops: plant growth and nitrogen balance in early stages of growth and development. In: *Heliyon* 3 (3), S. 1-20.
- Gente, Ralf; Koch, Martin (2015): Monitoring leaf water content with THz and sub-THz waves. In: *Plant methods* 11, S. 2-9.
- Gholamin, R.; Khayatnezhad, M. (2011): The effect of end season drought stress on the chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters and yield in maize cultivars. In: *Scientific Research and Essays* 6 (25), S. 5351–5357.
- Givinish, T. J.; Vermeji, G. J. (1976): Sizes and Shapes of liane leaves. In: *American Naturalist* 110 (975), S. 743–778.
- Gonçalves, J. F.; Santos Junior, U. M.; Silva, E. A. (2008): Evaluation of a portable chlorophyll meter to estimate chlorophyll concentrations in leaves of tropical wood species from Amazonian forest. In: *Hoehnea* 35 (2), S. 185–188.
- Good, A. G.; Zaplachinski S. T. (1994): The effects of drought stress on free amino acid accumulation and protein synthesis in *Brassica napus*. In: *Physiologia Plantarum* 90 (1), S. 9–14.
- Granier, C.; Tardieu, F. (1999): Water deficit and spatial pattern of leaf development. Variability in responses can be simulated using a simple model of leaf development. In: *Plant Physiology*. 119 (2), S. 609–620.

Literaturverzeichnis

- Granier, C.; Tardieu, F (1998): Spatial and temporal analyses of expansion and cell cycle in sunflower leaves. In: *Plant Physiology*. 116 (3), S. 991–1001.
- Grzesiak, M. T.; Filek, W.; Hura, T.; Kocurek, M.; Pilarski, J. (2010): Leaf optical properties during and after drought stress in triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. In: *Acta Physiologiae Plantarum* 32 (3), S. 433–442.
- Guo, M.; Rupe, M. A.; Dieter, J. A.; Zou, J.; Spielbauer, D.; Duncan, K. E. et al. (2010): Cell number regulator affects plant and organ size in maize: implications for crop yield enhancement and heterosis. In: *The Plant Cell* 22 (4), S. 1057–1073.
- Hadjiloucas, S.; Karatzas, L. S.; Bowen, J. W. (1999): Measurements of leaf water content using Terahertz radiation. In: *IEEE Transaction on Microwave Theory and Techniques* 47 (2), S. 142–149.
- Hatzig, S.; Zaharia, L. Irina; Abrams, S.; Hohmann, M.; Legoahec, L.; Bouchereau, A. et al. (2014): Early osmotic adjustment responses in drought-resistant and drought-sensitive oilseed rape. In *Journal of Integrative Plant Biology*. 56 (8), S. 797–809.
- Haupt, W.; Scheuerlein, R. (1990): Chloroplast movement. In: *Plant, Cell & Environment* 13 (7), S. 595–614.
- Hayano-Kanashiro, C.; Calderon-Vazquez, C.; Ibarra-Laclette, E.; Herrera-Estrella, L.; Simpson, J. (2009): Analysis of gene expression and physiological responses in three Mexican maize landraces under drought stress and recovery irrigation. In: *Public Library of Science one* 4 (10), S. 1-15.
- Hohmann, M.; Stahl, A.; Rudloff, J.; Wittkop, B.; Snowden, R. J. (2016): Not a load of rubbish: Simulated field trials in large-scale containers. In: *Plant, Cell & Environment*. 39 (9), S. 2064–2073
- Hokmalipour, S.; Darbandi, MH. (2011): Effects of nitrogen fertilizer on chlorophyll content and other leaf indicate in three cultivars of maize (*Zea mays* L.). In: *World Applied Science Journal* 15 (12), S. 1780–1785.
- Howitt, R.; Medellín-Azuara, J.; MacEwan, D.; Lund, D.; Sumner, D. (2014): Economic analysis of the 2014 drought for California agriculture. Center for Watershed Sciences, University of California, Davis.
- Humbert, S.; Subedi, S.; Cohn, J.; Zeng, B.; Bi, Y. M.; Chen, X. et al. (2013): Genome-wide expression profiling of maize in response to individual and combined water and nitrogen stresses. In: *BMC genomics* 14, S. 1-13.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2014): Climate change 2013 - the physical science basis. Cambridge: Cambridge University Press.
- Izanloo, A.; Condon, A. G.; Langridge, P.; Tester, M.; Schnurbusch, T. (2008): Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. In: *Journal of Experimental Botany* 59 (12), S. 3327–3346.
- James, R. A.; Rivelli, A. R.; Munns, R.; Caemmerer, S. von (2002): Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. In: *Functional Plant Biology* 29 (12), S. 1393-1403.

- János, N. (2010): Impact of fertilization and irrigation on the correlation between the soil plant analysis development value and yield of maize. In: *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 41 (11), S. 1293–1305.
- Jepsen, P. U.; Cooke, D. G.; Koch, M. (2011): Terahertz spectroscopy and imaging - Modern techniques and applications. In: *Laser & Photonics Reviews* 5 (1), S. 124–166.
- Jifon, J. L.; Syvertsen, J. P.; Whaley, E. (2005): Evaluating a chlorophyll content meter on three coastal wetland plant species. In: *Journal of the American Society for Horticultural Science* 130 (2), S. 152–158.
- Jördens, C.; Scheller, M.; Breitenstein, B.; Selmar, D.; Koch, M. (2009): Evaluation of leaf water status by means of permittivity at terahertz frequencies. In: *Journal of Biological Physics* 35 (3), S. 255–264.
- Jullien, A.; Mathieu, A.; Allirand, J.-M.; Pinet, A.; Reffye, P. de; Cournede, P.-H.; Ney, B. (2011): Characterization of the interactions between architecture and source-sink relationships in winter oilseed rape (*Brassica napus*) using the GreenLab model. In: *Annals of Botany* 107 (5), S. 765–779.
- Kaeppler, S. (2012): Heterosis: Many genes, many mechanisms—End the search for an undiscovered unifying theory. In: *ISRN Botany* 2012 (4), S. 1–12.
- Kant, S.; Burch, D.; Ehrenberger, W.; Bitter, R.; Rüger, S.; Mason, J. (2014): A novel crop water analysis system. Identification of water stress tolerant genotypes of canola (*Brassica napus* L.) using non-invasive magnetic turgor pressure probes. In: *Plant Breed* 133 (5), S. 602–608.
- Kasahara, M.; Kagawa, T.; Oikawa, K.; Suetsugu, N.; Miyao, M.; Wada, M. (2002): Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. In: *Nature* 420 (6917), S. 829–832.
- Kempken, F.; Kempken, R. (2012): Gentechnik bei Pflanzen. Chancen und Risiken. Berlin: Springer (Springer-Lehrbuch).
- Khan, M. A.; Ashraf, M. Y.; Mujtaba, S. M.; Shirazi, M. U.; Khan, M. A.; Shereen, A. et al. (2010): Evaluation of high yielding canola type Brassica genotypes/mutants for drought tolerance using physiological indices as screening tool. In: *Pakistan Journal of Botany* 42 (6), S. 3807–3816.
- Khayatnezhad, M.; Gholamin, R.; Jamaati-e-Somarin, S.; Zabihi-e-Mahmoodabad, R. (2011): The leaf chlorophyll content and stress resistance relationship considering in Corn cultivars (*zea mays*). In: *Advances in Environmental Biology* 5 (1), S. 118–122.
- Khush, G. S.: Green revolution: the way forward (2001) In: *Nature Reviews Genetics* 2 (2) S. 815–822.
- Kiani-Pouya, A.; Rasouli, F. (2014): The potential of leaf chlorophyll content to screen bread-wheat genotypes in saline condition. In: *Photosynthetica* 52 (2), S. 288–300.
- Kilian, J.; Whitehead, Dion; H., Jakub; W., Dierk; Weini, S.; Batistic, O. et al. (2007): The AtGenExpress global stress expression data set: protocols, evaluation and model data analysis of UV-B light, drought and cold stress responses. In: *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology* 50 (2), S. 347–363.

Literaturverzeichnis

- Knipling, E. B. (1970): Physical and physiological basis for the reflectance of visible and near-infrared radiation from vegetation. In: *Remote Sensing of Environment* 1 (3), S. 155–159.
- Lehner, B.; Döll, P.; Alcamo, J.; Henrichs, T.; Kaspar, F. (2006): Estimating the impact of global change on flood and drought risks in Europe: A continental, integrated analysis. In: *Climatic Change* 75 (3), S. 273–299.
- Levitt, J. (1980): Responses of plants to environmental stresses. New York: Academic Press.
- Limpens, J.; Granath, G.; Aerts, R.; Heijmans, M. M. P. D.; Sheppard, L. J.; Bragazza, L. et al. (2012): Glasshouse vs field experiments: do they yield ecologically similar results for assessing N impacts on peat mosses? In: *New Phytologist* 195 (2), S. 408–418.
- Lippman, Z. B.; Zamir, D. (2007): Heterosis: revisiting the magic. In: *Trends in Genetics* 23 (2), S. 60–66.
- Liu, W.; Tollenaar, M. (2009): Response of yield heterosis to increasing plant density in Maize. In: *Crop Science* 49 (5), S. 1807–1916.
- Looyenga, H. (1965): Dielectric constants of heterogeneous mixtures. In: *Physica* 31 (3), S. 401–406.
- Ma, X.; Xia, H.; Liu, Y.; Wei, H.; Zheng, X.; Song, C. et al. (2016): Transcriptomic and metabolomic studies disclose key metabolism pathways contributing to well-maintained photosynthesis under the drought and the consequent drought-tolerance in Rice. In: *Frontiers in Plant Science*. 7, S. 1-18.
- Martinez, D. E.; Guiamet, J. J. (2004): Distortion of the SPAD 502 chlorophyll meter readings by changes in irradiance and leaf water status. In: *Agronomie* 24 (1), S. 41–46.
- McClendon, J. H.; Fukshansky, L. (1990): On the interpretation of absorption spectra of leaves I. introduction and the correction of leaf spectra for surface reflection. In: *Photochemistry and Photobiology* 51 (2), S. 203–210.
- McKersie, B. D.; Bowley, S. R.; Jones, K. S. (1999): Winter survival of transgenic alfalfa overexpressing superoxide dismutase. In: *Plant Physiology* 119 (3), S. 839–847.
- Mitra, J. (2001): Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. In: *Current Science* 80 (6), S. 758–763.
- Mittler, R. (2006): Abiotic stress, the field environment and stress combination. In: *Trends in Plant Science* 11 (1), S. 15–19.
- Mohamed, R.; Meilan, R.; Ostry, M. E.; Michler, C. H.; Strauss, S. H. (2001): Bacterio-opsin gene overexpression fails to elevate fungal disease resistance in transgenic poplar (*Populus*). In: *Canadian Journal of Forest Research* 31 (2), S. 268–275.
- Morgan, J. M. (1983): Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat. In: *Australian Journal of Agricultural Research* 34 (6), S. 607-6014.
- Müller, T.; Lüttschwager, D.; Lentzsch P. (2010): Recovery from drought stress at the shooting stage in oilseed rape (*Brassica napus*). In: *Journal of Agronomy and Crop Science* 196 (2), S. 81–89.

Literaturverzeichnis

- Munné-Bosch, S.; Alegre, L. (2004): Die and let live. Leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. In: *Functional Plant Biology*. 31 (3), S. 203-216.
- Munns, R. (2002): Comparative physiology of salt and water stress. In: *Plant, Cell & Environment* 25 (2), S. 239-250.
- Murashige, T.; Skoog, F. (1962): A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. In: *Physiologia Plantarum* 15 (3), S. 473-497.
- Naus, J.; Prokopova, J.; Rebicek, J.; Spundova, M. (2010): SPAD chlorophyll meter reading can be pronouncedly affected by chloroplast movement. In: *Photosynthesis Research* 105 (3), S. 265-271.
- Olesen, J. E.; Trnka, M.; Kersebaum, K. C.; Skjelvåg, A. O.; Seguin, B.; Peltonen-Sainio, P. et al. (2011): Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. In: *European Journal of Agronomy* 34 (2), S. 96-112
- Parry, C.; Blonquist, J. M.; Bugbee, B. (2014): In situ measurement of leaf chlorophyll concentration: analysis of the optical/absolute relationship. In: *Plant, Cell & Environment* 37 (11), S. 2508-2520.
- Passioura, J. B. (1996): Drought and drought tolerance. In: *Plant Growth Regulation* (20), S. 79-83.
- Passioura, J. B. (2006): The perils of pot experiments. In: *Functional Plant Biology*. 33 (12), S. 1075-1079.
- Passioura, J. B. (2012): Phenotyping for drought tolerance in grain crops: when is it useful to breeders? In: *Functional Plant Biology*. 39 (11), S. 851-859.
- Pennisi, E. (2008): Plant genetics: The blue revolution, drop by drop, gene by gene. In: *Science* 320 (5873), S. 171-173.
- Peñuelas, J.; Filella, I.; Biel, C.; Serrano, L.; Savé, R. (1993): The reflectance at the 950-970 nm region as an indicator of plant water status. In: *International Journal of Remote Sensing* 14 (10), S. 1887-1905.
- Pinheiro, C.; Chaves, M. M. (2011): Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? In: *Journal of Experimental Botany* 62 (3), S. 869-882.
- Poorter, H.; Bühler, J.; van Dusschoten, D.; Climent, J.; Postma, J. A. (2012): Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. In: *Functional Plant Biology*. 39 (11), S. 839-850.
- Reddy, A.; Chaitanya, K. V.; Vivekanandan, M. (2004): Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. In: *Journal of Plant Physiology* 161 (11), S. 1189-1202.
- Reeb, D. (2010): Einfluss der Kaliumdüngung auf das Wachstum und die Wassernutzungseffizienz von Ackerbohne (*Vicia faba*), Sommerweizen (*Triticum aestivum*) und Tomate (*Solanum lycopersicum*) unter Kontroll-, Trockenstress- bzw. Salinitätsbedingungen. Dissertation. Justus-Liebig-Universität, Giessen.
- Reviron, M.-P.; Vartanian, N.; Sallantin, M.; Huet, J.-C.; Pernollet, J.; Vienne, D. de (1992): Characterization of a novel protein induced by progressive or rapid drought and salinity in *Brassica napus* leaves. In: *Plant Physiology*. 100 (3), S. 1486-1493.

Literaturverzeichnis

- Reynolds, M. P.; Mujeeb-Kazi, A.; Sawkins, M. (2005): Prospects for utilising plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environments. In: *Annals of Applied Biology* 146 (2), S. 239–259.
- Richards, R. A. (1978a): Genetic analysis of drought stress response in rapeseed (*Brassica campestris* and *B. napus*). I. Assessment of environments for maximum selection response in grain yield. In: *Euphytica* 27 (2), S. 609–615.
- Richards, R. A. (1978b): Variation between and within species of rapeseed (*Brassica campestris* and *B. napus*) in response to drought stress. III. Physiological and physicochemical characters. In: *Australian Journal of Agricultural Research* 29 (3), S. 491–501.
- Richardson, A. D.; Duigan, S. P.; Berlyn, G. P. (2002): An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. In: *New Phytologist* 153 (1), S. 185–194.
- Richter, T.; Fukshansky, L. (1996): Optics of a bifacial leaf. 2. Light regime as affected by the leaf structure and the light source. In: *Photochemistry Photobiology* 63 (4), S. 517–527.
- Rodriguez-Dominguez, C. M.; Ehrenberger, W.; Sann, C.; Rüger, S.; Sukhorukov, V.; Martín-Palomo, M. J. et al. (2012): Concomitant measurements of stem sap flow and leaf turgor pressure in olive trees using the leaf patch clamp pressure probe. In: *Agricultural Water Management* 114, S. 50–58.
- Roelfsema, M. R. G.; Hedrich, R. (2005): In the light of stomatal opening: new insights into 'the Watergate'. In: *New Phytologist* 167, S. 665–691.
- Ronchi, C. P.; DaMatta, F. M.; Batista, K. D.; Moraes, G. A. B. K.; Loureiro, M. E.; Ducatti, C. (2006): Growth and photosynthetic down-regulation in *Coffea arabica* in response to restricted root volume. In: *Functional Plant Biology* 33 (11), S. 1013–1023.
- Sancho-Knapik, D.; Alvarez-Arenas, T. G.; Peguero-Pina, J. J.; Fernández, V.; Gil-Pelegrín, E. (2011): Relationship between ultrasonic properties and structural changes in the mesophyll during leaf dehydration. In: *Journal of Experimental Botany* 62 (10), S. 3637–3645.
- Santesteban, L. G.; Palacios, I.; Miranda, C.; Iriarte, J. C.; Royo, J. B.; Gonzalo, R. (2015): Terahertz time domain spectroscopy allows contactless monitoring of grapevine water status. In: *Frontiers in Plant Science* 6, S. 1–9.
- Sarker, A. M.; Rahman, M. S.; Paul N. K. (1999): Effect of soil moisture on relative leaf water content chlorophyll proline and sugar accumulation in wheat. In: *Journal of Agronomy and Crop Science* 183, S. 225–229.
- Scheller, M. A. (2011): Erzeugung und Nachweis von Terahertz-Strahlung unter Verwendung von Multimode-Lasersystemen. Dissertation. Philipps-Universität Marburg, Marburg.
- Schepers, J. S.; Blackmer, T. M.; Wilhelm, W. W.; Resende, M. (1996): Transmittance and reflectance measurements of corn leaves from plants with different nitrogen and water supply. In: *Journal of Plant Physiology* 148 (5), S. 523–529.

- Schlemmer, M. R.; Francis, D. D.; Shanahan, J. F.; Schepers, J. S. (2005): Remotely measuring chlorophyll content in corn leaves with differing nitrogen levels and relative water content. In: *Agronomy Journal* (97), S. 106–112.
- Schlichting, C. D.; Smith, H. (2002): Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. In: *Evolutionary Ecology* 16 (3), S. 189–211.
- Schubert, Sven (2011): Pflanzenernährung. Grundwissen Bachelor; 2., korr. Aufl. Stuttgart (Hohenheim): Ulmer (UTB).
- Scoffoni, C.; Vuong, C.; Diep, S.; Cochard, H.; Sack, L. (2014): Leaf shrinkage with dehydration: coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance. In: *Plant Physiology* 164 (4), S. 1772–1788.
- Seckler, D.; Amarasinghe, U.; Molden, D.; Silva, R. de; Barker, R. (1998): World water demand and supply, 1990 to 2025: Scenarios and issues (Research Report, 19). Colombo (Sri Lanka): International Water Management Institute
- Siebert, S.; Burke, J.; Faures, J. M.; Frenken, K.; Hoogeveen, J.; Döll, P.; Portmann, F. T. (2010): Groundwater use for irrigation – a global inventory. In: *Hydrology and Earth System Sciences Journal* 14 (10), S. 1863–1880.
- Siegel, P. H. (2004): Terahertz technology in biology and medicine. In: *IEEE Transactions on Microwave Theory and Techniques*. 52 (10), S. 2438–2447.
- Skirycz, A.; Vandenbroucke, K.; Clauw, P.; Maleux, K.; Meyer, B. de; Dhondt, S. et al. (2011): Survival and growth of Arabidopsis plants given limited water are not equal. In: *New Biotechnology* 29 (3), S. 212–214.
- Slaton, M. R.; Raymond Hunt, E. Jr., Smith, W. K. (2001): Estimating near-infrared leaf reflectance from structural characteristics. In: *American Journal of Botany* 88 (2), S. 278–284.
- Stahl, A. (2015): Complementary diversity for nitrogen uptake and utilisation efficiency reveals broad potential for increased sustainability of oilseed rape production. Dissertation. Justus-Liebig-Universität, Gießen.
- Sun, Y.; Wang, H.; Sheng, H.; Liu, X.; Yao, Y.; Gong, C. (2015): Variations in internal water distribution and leaf anatomical structure in maize under persistently reduced soil water content and growth recovery after re-watering. In: *Acta Physiologiae Plantarum* 37 (12), S. 1–10.
- Supit, I.; van Diepen, C. A.; Wit, A.J.W. de; Kabat, P.; Baruth, B.; Ludwig, F. (2010): Recent changes in the climatic yield potential of various crops in Europe. In: *Agricultural Systems* 103 (9), S. 683–694
- Tait, M. A.; Hik, D. S. (2003): Is dimethylsulfoxide a reliable solvent for extracting chlorophyll under field conditions? In: *Photosynthesis Research* 78 (1), S. 87–91.
- Tardieu, F. (2012): Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. In: *Journal of Experimental Botany* 63 (1), S. 25–31.

- Thomas, J. R.; Namken, L. N.; Oerther, G. F.; Brown, R. G. (1971): Estimating leaf water content by reflectance measurements. In: *Agronomy Journal* 63 (6), S. 845.
- Tollenaar, M.; Ahmadzadeh, A. L. (2004): Physiological basis of heterosis for grain yield in Maize. In: *Crop Science* 44 (6), S. 2086–2094.
- Trifilò, P.; Gascó, A.; Raimondo, F.; Nardini, A.; Salleo, S. (2003): Kinetics of recovery of leaf hydraulic conductance and vein functionality from cavitation-induced embolism in sunflower. In: *Journal of Experimental Botany* 54 (391), S. 2323–2330.
- Trojan, A.; Cabrys, H. (1996): Chloroplast distribution in *Arabidopsis thaliana* (L.) depends on light conditions during growth. In: *Plant Physiology*. (111), S. 419–426.
- Tuberosa, R.; Salvi, S.; Sanguineti, M. A.; Landi, P.; Maccaferri, M.; Conti, S. (2008): Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: Case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. In: *Annals of Botany* 89 (SI), S. 1–14.
- U. N. (1935): Genome-analysis in Brassica with special reference to experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. In: *Japanese Journal of Botany* (7), S. 389–452.
- Uddling, J.; Gelang-Alfredsson, J.; Piikki, K.; Pleijel, H. (2007): Evaluating the relationship between leaf chlorophyll concentration and SPAD-502 chlorophyll meter readings. In: *Photosynthesis Research* 91 (1), S. 37–46.
- Ulaby, F. T.; Jedlicka, R. P. (1984): Microwave Dielectric Properties of Plant Materials. In: *Geoscience and Remote Sensing* GE-22 (4), S. 406–415.
- van den Berg, A.K; Perkins, T. D. (2004): Evaluation of a portable chlorophyll meter to estimate chlorophyll and nitrogen contents in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) leaves. In: *Forest Ecology and Management* 200 (1-3), S. 113–117.
- van Kleunen, M.; Fischer, M. (2005): Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. In: *New Phytologist* 166 (1), S. 49–60.
- van Volkenburgh, E. (1987): Regulation of dicotyledonous leaf growth. In: D. J. Cosgrove; D. P. Knievel (Hg.) *Physiology of cell expansion during plant growth. American Society of Plant Physiology*. S. 193-201
- Vass, I. (2012): Molecular mechanisms of photodamage in the Photosystem II complex. In: *Biochimica et Biophysica Acta* 1817 (1), S. 209–217.
- Verslues, P. E.; Juenger, T. E. (2011): Drought, metabolites, and Arabidopsis natural variation: a promising combination for understanding adaptation to water-limited environments. In: *Current Opinion in Plant Biology* 14 (3), S. 240–245.
- Voß, N. (2012): Entwicklung eines fasergekoppelten THz-Spektrometers zur Untersuchung von Trockenstress bei Pflanzen. Masterarbeit. Philipps-Universität Marburg, Marburg.
- Wakeel, A.; Steffens, D.; Schubert, S. (2010): Potassium substitution by sodium in sugar beet (*Beta vulgaris*) nutrition on K-fixing soils. In: *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 173 (1), S. 127–134.

- Walther, M.; Fischer, B. M.; Uhd Jepsen, P. (2003): Noncovalent intermolecular forces in polycrystalline and amorphous saccharides in the far infrared. In: *Chemical Physics* 288 (2-3), S. 261–268.
- Waltz, E. (2014): Beating the heat. In: *Nature Biotechnology* 32 (7), S. 610–613.
- Wang, Z.-R.; Rui, Y.-K.; Shen, J.-B.; Zhang, F.-S. (2009): Effects of forms and level of nitrogen fertilizer on the content of chlorophyll in leaves of maize seedling. In: *Guang pu xue yu guang pu fen* 29 (2), S. 410–412.
- Witt, S.; Galicia, L.; Lisec, J.; Cairns, J.; Tiessen, A.; Araus, J. L. et al. (2012): Metabolic and phenotypic responses of greenhouse-grown Maize hybrids to experimentally controlled drought stress. In: *Molecular Plant* 5 (2), S. 401–417.
- Woolley, J. T. (1971): Reflectance and transmittance of light by leaves. In: *Plant Physiology*. 47 (5), S. 656–662.
- Wu, Y.; Huang, M.; Warrington, D. N. (2011): Growth and transpiration of maize and winter wheat in response to water deficits in pots and plots. In: *Environmental and Experimental Botany* 71 (1), S. 65–71.
- Xiong, D.; Chen, J.; Yu, T.; Gao, W.; Ling, X.; Li, Y. et al. (2015): SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environmental factors and crop leaf characteristics. In: *Scientific Reports* 5, S. 139-151.
- Yadollahi, A.; Arzani, K.; Ebadi, A.; Wirthensohn, M.; Karimi, S. (2011): The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. In: *Scientia Horticulturae* 129 (3), S. 403–413.
- Yamada, M.; Kawasaki, M.; Sugiyama, T.; Miyake, H.; Taniguchi, M. (2009): Differential positioning of C4 mesophyll and bundle sheath chloroplasts: aggregative movement of C4 mesophyll chloroplasts in response to environmental stresses. In: *Plant & cell physiology* 50 (10), S. 1736–1749.
- Yang, W.; Guo, Z.; Huang, C.; Duan, L.; Chen, G.; Jiang, N. et al. (2014): Combining high-throughput phenotyping and genome-wide association studies to reveal natural genetic variation in rice. In: *Nature Communications* 5, S. 5087.
- Yildirim, E.; Guvenc, I.; Turan, M.; Karatas, A. (2007): Effect of foliar urea application on quality, growth, mineral uptake and yield of broccoli (*Brassica oleracea* L., var. *italica*). In: *Plant Soil & Environment* 53 (3), S. 120–128.
- Yue, B.; Xue, W.; Xiong, L.; Yu, X.; Luo, L.; Cui, K. et al. (2005): Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in Rice: Separation of drought tolerance from drought avoidance. In: *Genetics* 172 (2), S. 1213–1228.
- Zhang, F.-J.; Zhang, K.-K.; Du, C.-Z.; Li, J.; Xing, Y.-X.; Yang, L.-T.; Li, Y.-R. (2015): Effect of drought stress on anatomical structure and chloroplast ultrastructure in leaves of sugarcane. In: *Sugar Technology* 17 (1), S. 41–48.
- Zhang, M.; Duan, L.; Tian, Xiaoli; He, Z.; Li, J.; Wang, B.; Li, Z. (2007): Uniconazole-induced tolerance of soybean to water deficit stress in relation to changes in photosynthesis, hormones and antioxidant system. In: *Journal of Plant Physiology* 164 (6), S. 709–717.

Literaturverzeichnis

Zhu, J.; Alvarez, S.; Marsh, E. L.; Lenoble, M. E.; Cho, I.-J.; Sivaguru, M. et al. (2007): Cell wall proteome in the maize primary root elongation zone. II. Region-specific changes in water soluble and lightly ionically bound proteins under water deficit. In: *Plant Physiology* 145 (4), S. 1533–1548.

9 Anhang

Tabelle 11: Wasseraufnahme (L/Container) zum Ende des Versuchs. Angegeben sind die Mittelwerte der einzelnen Genotypen unter Kontrollbedingungen und den drei unterschiedlichen Trockenstressapplikationen. Containerversuch 2011/2012.

	Kontrolle	Vegetativer Trockenstress	Generativer Trockenstress	Doppelter Trockenstress
Exocet	142,9	115,1	82,0	57,5
Sesame	151,1	118,7	84,4	57,1
SYN 01/101-17	127,4	105,8	72,7	55,3
Ferdie	137,8	110,2	80,6	57,9
Charly	132,5	106,7	78,5	59,3
NPZ 208/03	134,5	106,3	77,9	51,5

Tabelle 12: Ergebnisse der Zwischenernte zu Blühende nach doppelter Stresseinwirkung. Angegeben sind die Mittelwerte der einzelnen Genotypen. Containerversuch 2011/2012.

	Sprossfrischmasse (g/Pflanze)		Blattfrischmasse (g/Pflanze)		Schotenfrischmasse/Haupttrieb b (g/Pflanze)	
Ferdie	236,1	a	75,3	a	20,9	ab
Exocet	233,4	a	73,5	a	15,7	c
Sesame	212,9	a	56,2	b	21,7	ab
Charly	234,7	a	77,0	a	17,7	bc
NPZ 208/03	245,9	a	82,2	a	19,6	abc
SYN 01/101-17	218,1	a	56,1	b	24,3	a

	Harvest Index (Schoten am Haupttrieb)		Blatttrockenmasse (g/Pflanze)		Blattwasserkonzentration (g/g TM)	
Ferdie	28,5	b	8,57	ab	7,8	a
Exocet	23,9	b	9,59	a	6,8	a
Sesame	39,8	a	7,39	b	6,7	b
Charly	24,4	b	8,60	ab	9,2	a
NPZ 208/03	24,6	b	9,30	a	7,8	a
SYN 01/101-17	43,7	a	6,91	b	7,2	b

Anhang

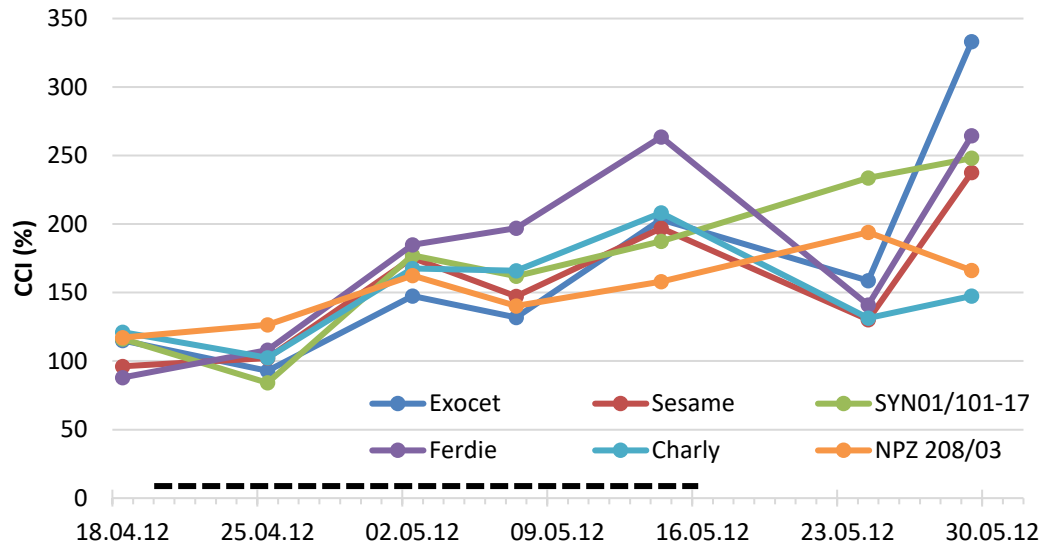


Abbildung 40: CCI-Verlauf während der generativen Trockenstressphase im April und Mai, abgebildet in der relative CCI der generativen Trockenstressvariante im Vergleich zur Kontrolle, Containerversuch 2011/2012.

Tabelle 13: Blühbeginn der in Abbildung 33 dargestellten Genotypen des Containerversuchs 2010/2011.

Genotyp	Blühbeginn
Charly	17.04.2011
NPZ 208/03	15.04.2011
Sesame	15.04.2011
SYN 01/101-17	17.04.2011
Exocet	17.04.2011
Ferdie	13.04.2011
Elektra	10.04.2011
Artoga	13.04.2011
Rohan	12.04.2011
NK Formula	14.04.2011

10 Danksagung

Herrn Prof. Friedt möchte ich für die Überlassung des Themas und die anfängliche Übernahme des ersten Gutachtens danken. Herrn Prof. Snowdon möchte ich danken, dass er sich zu späterem Zeitpunkt bereit erklärt hat, die Aufgabe des Erstgutachters zu übernehmen. Ich bin Herrn Prof. Friedt und Herrn Prof. Snowdon für die gute und immer zur Verfügung stehende Betreuung, die vielen Möglichkeiten des wissenschaftlichen Netzwerkes und das freie Arbeiten dankbar.

Ebenfalls danke ich der Förderung durch das Innovationsprogramm des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft.

Für den unermüdlichen Eifer und die Initiative bei der Durchführung der umfangreichen Containerversuche bin ich Markus Kolmer sehr dankbar. Ich danke auch Lothar Behle-Schalk, Mario Tolksdorf und allen weiteren Mitarbeitern der Versuchsstationen für Ihre Hilfe.

Ich bedanke mich bei Liane Renno, Nelly Weis, Anja Pörtl, Swetlana Renner und allen anderen Institutsmitarbeitern für die Laborarbeiten und ihrer Hilfe bei den alljährigen, arbeitsintensiven Feldmessungen bzw. Ernten bei Gewächshausversuchen. Auch will ich mich bei allen Praktikanten, Schülern, Studenten und lieben Kollegen für Ihre Hilfe, die tolle Atmosphäre und die gute Zeit bedanken.

Mein besonderer Dank geht aber an Sarah Hatzig, Sarah Schießl und Anna Stein, ohne deren Hilfe ich meine Doktorarbeit nicht in der Zeit und vor allem nicht mit so viel Spaß abgeschlossen hätte.

Vielen Dank für die schöne Zeit zusammen im „Kompetenzbüro“, für die tatkräftige Unterstützung bei jeglichen Versuchen, fürs Immer-Fragen-Können, für die lustigen, tiefgründigen und erkenntnisreichen Mensamittagspausen, fürs Ablenken und Antreiben, für Kochabende, Seetage oder Urlaube - für's Dasein. Durch die *Colza Girls* war meine Promotionszeit schöner, lehrreicher und fruchtbarer. Ich danke euch!

11 Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre:

Ich habe die vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe. Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht. Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der „Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis“ niedergelegt sind, eingehalten.“

Marie Hohmann

Gießen, Juni 2017