

**Wirkung unterschiedlicher Stickstoff-Formen auf die Bestockung,  
den Cytokintransport im Xylem, die Triebreduktion und die  
Kornqualität in Sommergerste und Winterweizen**

**Dissertation  
zur Erlangung des  
Doktorgrades der Agrarwissenschaften (Dr. agr.)**

der

Naturwissenschaftlichen Fakultät III  
Agrar- und Ernährungswissenschaften,  
Geowissenschaften und Informatik

der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

Herrn Bauer, Bernhard  
geb. am 04.12.1976 in Schwäbisch Hall

Gutachter:  
Prof. Dr. Edgar Peiter  
Prof. Dr. Walter Horst  
Prof. Dr. Nicolaus von Wirén

Verteidigung am 03. November 2014

## Inhalt

<b>ZUSAMMENFASSUNG</b>	<b>4</b>
<b>EINLEITUNG</b>	<b>6</b>
<b>KAPITEL 1</b>	<b>9</b>
Phänotyp und Wirkungsmechanismus unterschiedlicher N-Formen	
<b>Einleitung</b>	<b>9</b>
<b>Material und Methoden</b>	<b>11</b>
Keimung und Anzucht	11
Anzahl der Bestockungstriebe	12
Trockenmassebestimmung	12
Nährstoffmessungen	12
Gewinnung von Xylemexsudaten	13
Hormonmessungen	13
Xylemtransport von synthetischen Phytohormonen	14
RNA Analyse (Northern)	14
Statistische Verrechnung	14
<b>Ergebnis</b>	<b>15</b>
Einfluss der N-Form auf die Bestockung	15
Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf den Stickstoffernährungszustand und eine mögliche Ammonium- und/oder Harnstofftoxizität	17
Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Makro- und Mikronährstoff-Konzentrationen in der Pflanze	19
Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Cytokinintransport-Rate	22
Cytokinin de novo Synthese	26
Einfluss von exogenem Cytokinin auf die Bestockung	27
Einfluss der N-Formen auf die Verlagerung von Cytokininen im Xylem	28
<b>Diskussion</b>	<b>31</b>
Wachstumshemmung durch Ammonium	31
Harnstofftoxizität	33
Unausgewogene Aufnahme von anderen Nährstoffen	34
Hormonelle Regulation	35
Zeatin/Zeatinribosid-Transport im Xylem	37
<b>Zusammenfassung</b>	<b>39</b>
<b>KAPITEL 2</b>	<b>40</b>
Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Bestockung im Feldversuch	
<b>Einleitung</b>	<b>40</b>
<b>Material und Methoden</b>	<b>42</b>
Versuchsdesign	42
Eingesetzte N-Formen	43
Standorte	44
Witterungsverlauf	44
Stickstoffformen in der Bodenlösung	44
Triebdichte	47
Ährendichte	47
Kornertrag	48

Tausendkorngewicht	48
Korndichte	48
Statistische Auswertung	49
<b>Ergebnis</b>	<b>50</b>
Einfluss der N-Formen auf die Bestockung	50
Einfluss der N-Formen auf die Triebreduktion	57
<b>Diskussion</b>	<b>65</b>
Wirkung unterschiedlicher N-Formen auf das Bestockungsverhalten von Winterweizen	65
Wirkung unterschiedlicher N-Formen auf die Triebreduktion bei Winterweizen	67
Wirkung unterschiedlicher N-Formen auf die Ertragskomponenten bei Winterweizen	68
<b>Zusammenfassung</b>	<b>69</b>
<b>KAPITEL 3</b>	<b>70</b>
Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Proteinkonzentration im Korn	
<b>Einleitung</b>	<b>70</b>
<b>Material und Methoden</b>	<b>72</b>
Nährlösungsversuch	72
Feldversuche	72
<b>Ergebnis</b>	<b>73</b>
Einfluss verschiedener N-Formen auf die N-Verlagerung in Sommergerste	73
Einfluss der N-Formen auf die Proteinkonzentration im Korn von Winterweizen im Feldversuch	74
Einfluss des Zeitpunktes der N-Düngung auf die Rohprotein-Konzentration im Korn	77
<b>Diskussion</b>	<b>81</b>
Einfluss der N-Formen auf die Blattalterung	81
Einfluss der N-Formen auf die Re-Translokation	82
Einfluss des Zeitpunktes der Düngung auf die Proteinkonzentration im Korn	83
<b>Zusammenfassung</b>	<b>84</b>
<b>DISKUSSION (ANWENDUNGSORIENTIERTE ABLEITUNGEN)</b>	<b>85</b>
Wahl der N-Form zum Andüngen von Wintergetreide im Frühjahr	86
Wahl der N-Form zur beginnenden Halmstreckung (N2)	88
Wahl der N-Form für die Qualitätsgabe	88
<b>LITERATURVERZEICHNIS</b>	<b>90</b>
<b>ANNEX</b>	<b>100</b>
Einfluss der N-Formen auf Sommergerste im Nährlösungsversuch	100
Einfluss von exogenem Cytokinin auf die Bestockung	102
Verfügbarkeit der N-Formen in der Bodenlösung	103
Einfluss der N-Formen auf die Triebreduktion	104
Einfluss der N-Formen auf die Proteinkonzentration im Korn	110
<b>Lebenslauf</b>	<b>111</b>
<b>Eidesstattliche Erklärung</b>	<b>112</b>

## Zusammenfassung

In der landwirtschaftlichen Pflanzenproduktion spielt die N-Düngung eine außerordentlich wichtige Rolle für die Ertrags- und Qualitätsbildung. Während die Auswirkung der Höhe einer N-Düngung auf Ertrag und Qualität für die meisten Kulturpflanzen gut untersucht ist, ist über die Auswirkung unterschiedlicher N-Formen nur wenig bekannt. Daher hat sich diese Arbeit zum Ziel gesetzt, in Nährlösungs- und Feldversuchen mit Sommergerste und Winterweizen den Zusammenhang zwischen dem Angebot der N-Formen Harnstoff, Ammonium und Nitrat und der Veränderung einzelner Ertragskomponenten oder Qualitätsparameter zu untersuchen.

In Nährlösungsversuchen konnte gezeigt werden, dass die Applikation unterschiedlicher N-Formen die vegetative Entwicklung von Sommergerste, insbesondere die Bestockung, beeinflusste. So führte das Angebot von Nitrat zu einer verstärkten Translokation von Zeatin/Zeatinribosid im Xylem aus der Wurzel in den Spross, was mit einer Stimulation der Triebbildung zusammenfiel. Dagegen hemmten Ammonium und vor allem Harnstoff in der Nährlösung die Translokation von Cytokinen aus der Wurzel. Um den Zusammenhang zwischen den N-Formen in der Nährlösung und der Cytokintranslokation im Xylem näher zu untersuchen, wurden hydroponisch kultivierte Gerstenpflanzen kurzzeitig in den drei N-Formen vorkultiviert, bevor ihnen das synthetische Cytokininanalog Benzyladenin bzw. Benzyladenosin über die Wurzeln angeboten wurde. Während Pflanzen, die mit Harnstoff oder Ammonium vorkultiviert wurden, nur wenig dieser extern zugeführten Cytokine im Xylem verlagerten, führte die Nitratapplikation zu einer deutlich erhöhten Translokation dieser Cytokine im Spross. Daraus wurde gefolgert, dass Nitrat die Xylembeladung mit Cytokinen fördert, während diese durch die reduzierten N-Formen gehemmt wurde. Ein Zusammenhang zwischen Cytokinverlagerung und Bestockung wurde in einem weiteren Versuch bestätigt, in dem die Applikationen von synthetischen Cytokinen zu harnstoffernährten Pflanzen die Anzahl der Bestockungstriebe wieder erhöhte.

Im Folgenden stellte sich die Frage, ob diese Erkenntnisse auch auf die Düngungs- und Wachstumsbedingungen im Feld übertragen werden können. In Feldversuchen mit Winterweizen bestätigte sich, dass der Einfluss der unterschiedlichen N-Formen auch unter Feldbedingungen zu beobachten war, obwohl die gedüngten N-Formen nur zu einer anteiligen Verschiebung von Nitrat, Ammonium und Harnstoff in der Bodenlösung führten. Wurde während der vegetativen Entwicklung des Weizens nitratbetont gedüngt, so führte dies zu einer deutlich höheren Triebdichte zu BBCH 31 im Vergleich zu ammonium- oder harnstoffbetonten Düngemittelgaben. Es konnte außerdem beobachtet werden, dass die Wirkung der unterschiedlichen N-Formen nicht nur auf den Zeitraum der vegetativen Entwicklung beschränkt war. So verringerte die Düngung nach BBCH 31 mit Nitrat die Triebreduktion, während eine Ammonium- oder Harnstoffdüngung diese forcierte. Allerdings waren die Effekte der eingesetzten N-Formen auf die Bestandesdichte nach dem Beginn der generativen Entwicklung ab BBCH 31 stark von Umweltfaktoren, wie z.B. der Wasserversorgung, abhängig.

Auch bei der Qualitätsdüngung im Zeitraum des Fahnenblattstadiums bis zur Blüte (BBCH 39-65), die im Wesentlichen zur Absicherung der Proteinkonzentration im Korn dient, konnten Unterschiede zwischen den N-Formen gezeigt werden. Die Düngung mit Nitrat förderte die Cytokininkonzentration im Fahnenblatt im Vergleich zu einer Ammonium- oder Harnstoffgabe. Dadurch verzögerte sich die Re-Translokation von N aus den Blättern ins Korn und die Proteingehalte im Korn wurden negativ beeinflusst. Wurde die Qualitätsgabe früh im Fahnenblattstadium appliziert (BBCH 39), zeigten die eingesetzten N-Formen keinen Effekt auf die Proteinkonzentration im Korn. Erfolgte die Düngung dagegen spät in der Blüte (BBCH 65), so verringerte eine Nitratgabe die Rohproteingehalte im Erntegut im Vergleich zu den Ammonium- oder Nitratvarianten. Aus diesen Nährlösungs- und Feldversuchen wurde

gefolgert, dass ein direkter Zusammenhang zwischen der N-Angebotsform, der Cytokinintranslokation bzw. -bildung in den Blättern und der N-Rückverlagerung ins Korn besteht.

Letztendlich konnte durch diese Arbeit gezeigt werden, dass die Applikation unterschiedlicher N-Formen eine bisher wenig beachtete Wirkung auf die Bildung von Ertragskomponenten und auf den Rohproteingehalt im Korn ausübt. Diese Wirkung wird auf die Förderung der Cytokinintranslokation und -bildung durch Nitrat und deren Reduktion durch Harnstoff und Ammonium zurückgeführt. Damit kann die bisher in Modellversuchen nachgewiesene Signalwirkung von Nitrat auf den Cytokininhaushalt um die hemmende Wirkung von Ammonium und Harnstoff erweitert und deren Bedeutung auf den Anbau von Getreiden im Feld übertragen werden.

## Einleitung

Nach Kohlenstoff ist Stickstoff (N) das essentielle Element, das in der Pflanze am häufigsten vorkommt. Je nach Versorgungszustand und Pflanzenart bildet N 1-5 % der Trockenmasse. Gleichzeitig kommt Stickstoff in Agrarökosystemen nur in begrenzten Mengen vor. Der Stickstoff für das Pflanzenwachstum kommt außer über die Zufuhr mineralischer oder organischer Dünger, je nach Bodenart, überwiegend aus der Mineralisation von Humus, der Deposition aus der Luft und Niederschlägen, die von Blitzschlägen herrühren oder aus der Verbrennung nicht zuletzt von fossilen Ressourcen stammen (Canfield et al., 2010).

Aber auch elementarer  $N_2$  aus der Luft kann in Ökosystemen für das Pflanzenwachstum genutzt werden. Allerdings können dies die Pflanzen nicht alleine bewerkstelligen. Um atmosphärischen N nutzbar zu machen, werden diazotrophe Bakterien benötigt, die entweder frei im Boden leben können (z.B. *Azobacter*, *Azospirillum*, *Klebsiella* und *Beijerinckia*) oder mit den Pflanzen eine feste Symbiose eingehen, wie die Knöllchenbakterien (*Rhizobium* und *Bradyrhizobium*) bei den Leguminosen, und den Pflanzen den Luft-N als  $NH_3$  zur Verfügung stellen. Allerdings können nur die Leguminosen ihren gesamten N-Bedarf durch die Bakterien decken, denn die freilebenden „assoziativ lebenden“ Bakterien vermögen in den meisten Böden der gemäßigten Breiten nur einen Bruchteil des Bedarfs einer ertragreichen Kultur zu fixieren (Santi et al., 2013).

Außerdem sind die weltweit wichtigsten Stärkelieferanten für die menschliche Ernährung und die industrielle Nutzung keine Leguminosen, sondern Mais, Kartoffel, Weizen, Tapioka und auch Reis (Wang et al., 1998). Diese Kulturarten müssen mit N zusätzlich gedüngt werden, um deren Ertragspotential auch nur annähernd auszuschöpfen. Dies ist der Grund, weshalb N weltweit der in der Pflanzenernährung am ehesten ertragslimitierende Nährstoff ist. Vor allem in den gramineen-artigen Kulturpflanzen ist die Ertragssteigerung durch den Einsatz von synthetischen N-Düngern seit der Erfindung des Haber-Bosch-Verfahrens exorbitant angestiegen. Die mineralische Düngung wird daher zusammen mit der Züchtung und dem chemischen Pflanzenschutz als eine der drei Säulen der Grünen Revolution bezeichnet (Pingali, 2012).

Aber die N-Düngung in der landwirtschaftlichen Pflanzenproduktion hat nicht nur positive Seiten. Wird nicht für die jeweilige Kultur an den Standort und an das jahresspezifisch realistische Ertragsziel angepasst gedüngt, kann es zu Umweltfolgeschäden kommen. Diese können von einer kleinräumigen Nitrateinwaschung in das Grundwasser (Davies & Sylverster-Bradley, 1995) bis hin zur global wirkenden Förderung der Erderwärmung durch Stickoxid- und Ammoniumemissionen reichen (Bouwman et al., 2002 und Misselbrook et al., 2000).

Die Verbesserung der Düngemittel-Nutzungseffizienz durch die Kulturpflanzen kann durch die Züchtung optimiert werden. Auf der Grundlage von Korrelationsanalysen auf Gen-, Protein- und Metabolitebene erstellte Marker und durch die Identifizierung von Kandidatengenomen bieten sich mannigfaltige Möglichkeiten, die Aufnahme, die Assimilation und das Recycling von N in der Pflanze sowie die Re-/Translokation von N aus den vegetativen Pflanzenorganen in das Erntegut zu optimieren (Hirel et al., 2007).

Allerdings kann die Züchtung nur die potenzielle N-Nutzungseffizienz einer Sorte verbessern. Wie und ob dieses Potential in der Praxis auch im Anbau genutzt werden kann, liegt überwiegend an der angewendeten Produktionstechnik. Um diese zu optimieren, müssen neben der Höhe der N-Menge auch die zeitliche Abfolge der Teilgaben sowie die Bestandes-

und Ertragsarchitektur nicht nur auf die Sorte, sondern auch auf den Standort und die jahresspezifischen Klimabedingungen abgestimmt werden (Schönberger & Bauer, 2012). Es darf also aus ökonomischen und Umweltgründen nicht zu viel gedüngt werden, aber es soll das genetisch determinierte Ertragspotential der Sorte unter den gegebenen Bedingungen eben auch voll ausgeschöpft werden.

Die meisten in der Praxis genutzten Modelle oder Entscheidungs-Schemata zur Ermittlung des Düngemittelbedarfs arbeiten mit starken Vereinfachungen, denn diese müssen neben der bedarfsseitigen Menge, die sich aus dem zielertrags-, stadien- und entwicklungsstandabhängigen Versorgungsbedarf der Pflanze ergibt, auch den N-Haushalt im Boden berücksichtigen. Diese dynamischen Prozesse werden auf der einen Seite von langjährigen Effekten der Fruchtfolge und der organischen Düngung und auf der anderen Seite von Jahreseffekten, wie dem Bodenzustand und den witterungsbedingten Besonderheiten im Jahresverlauf beeinflusst (Schönberger & Bauer, 2012). Das Hauptaugenmerk dieser Ansätze liegt mehrheitlich auf dem Gesamt-N-Bedarf der Pflanze abzüglich  $N_{\min}$ . Die Bewertung der mineralisierbaren Bodenreserven fließt meist nicht mit in die Modelle ein, was vor allem auf Standorten mit guten Bonitäten oder langjähriger hoher organischer Düngung zu Fehleinschätzungen führen kann. Generell wird N in vielen Modellen fast ausschließlich auf die Funktion als Baustein zur Bildung von Biomasse reduziert und somit nur die benötigte N-Menge zur Ertragsbildung bestimmt. Eine stadienabhängige Bewertung der gedüngten Mengen und Formen auf die Pflanzenarchitektur unterbleibt.

Das Einstellen der Bestandesdichte unter Feldbedingungen wird dabei meist über eine ausreichende N-Versorgung zur Förderung der Triebanlage oder über Phasen mit N-Limitierung zum Triebabau bewerkstelligt (Goos et al., 1999). In welcher Weise die unterschiedlichen N-Formen Nitrat, Ammonium und Harnstoff zur Steuerung der Bestandesdichte eingesetzt werden können, wird zwar in der Praxis immer wieder diskutiert und findet auch breitflächig Anwendung, ist experimentell aber kaum belegt. Es gibt Hinweise, dass Nitrat und vor allem eine Mischernährung mit Ammoniumnitrat die Bestockung fördert (Wang & Bellow, 1992). Vor allem der Einfluss von Harnstoff auf die Bestockung ist bisher gänzlich unbekannt. Dagegen sind die unterschiedlichen N-Formen intensiv auf ihre Mobilität im Boden, ihren Einfluss auf den pH-Wert, Unterschiede beim Transport in der Pflanze und ihre Assimilation und Re-Translokation untersucht worden. (Marschner, 2012).

Die Stickstoffversorgung spielt auch eine entscheidende Rolle während der generativen Entwicklungsphase von Getreidearten, wenn Aufnahme- und Re-Translokationsprozesse verschiedener N-Formen die Kornqualität beeinflussen. In der Praxis soll die Spätdüngung nach dem Erscheinen der Ähre die N-Versorgung der Gesamtpflanze im Weizen noch einmal verbessern, um so die qualitätsgebende Proteinkonzentration in den Körnern zu erhöhen. Diese letzte Gabe fällt in der Praxis, sofern Feststoffdünger eingesetzt werden, überwiegend in Form von Ammoniumnitrat. Dabei steht bei der Wahl der N-Form die gute Wasserlöslichkeit des Düngemittels im Mittelpunkt, weil der übliche Applikationszeitpunkt oft von einer knappen Wasserversorgung geprägt ist und deshalb Harnstoff bei diesem Denkansatz nicht mehr in Frage kommt. Zusätzlich nimmt die Wurzelaktivität der Getreidearten nach der Blüte deutlich ab. Diese beiden Punkte werden bei der Spätdüngung für die generell geringere Stickstoffnutzungseffizienz verantwortlich gemacht (Raun & Johnson, 1999). Welchen Einfluss die verschiedenen N-Formen auf die Abreife und Umverlagerung von N ins Korn haben, ist dagegen kaum bekannt.

Das Ziel im ersten und zweiten Kapitel dieser Arbeit war es, in Nährlösungsversuchen zu klären, i) welchen Einfluss die unterschiedlichen N-Formen auf die Bestockung von Sommergerste haben, ii) welche Mechanismen den beobachteten Wirkungen zugrunde liegen und iii) ob sich die N-Formen-Effekte auch in Feldversuchen mit Winterweizen reproduzieren lassen und sich somit eine praxistaugliche Methode zur Regulation der Bestandesdichte unter Feldbedingungen ableiten lässt.

Im dritten Kapitel wurde in Nährlösungsversuchen untersucht, ob und in welchem Umfang die unterschiedlichen N-Formen einen Einfluss auf die Proteinkonzentration im Korn haben, welcher mögliche Mechanismus dem zugrunde liegt und ob sich die Beobachtungen auch im Feldversuch wiederfinden lassen und somit eine mögliche Praxisrelevanz abzusehen ist.



## Kapitel 1: Phänotyp und Wirkungsmechanismus unterschiedlicher N-Formen

### Einleitung

Die Bestockung ist eines der wichtigsten Regulative, mit dem sich Getreidearten an die Bedingungen ihrer Umwelt anpassen können. Unter günstigen Bedingungen bestocken Kulturgräser stärker und produzieren somit mehr Biomasse in der vegetativen Entwicklungsphase, die unter anhaltend guten Wachstumsbedingungen auch zu mehr Ährenanlagen und zu deutlich mehr Samen führen. Sind die Wachstumsbedingungen dagegen limitierend, wird die Bestockung eingestellt und im Extremfall nur ein ährentragender Halm mit wenigen Samen ausgebildet. Die Ertragsleistung bricht dann entsprechend ein.

Als man erkannte, dass die Anzahl der Ähren pro Fläche einer der entscheidenden Komponenten des Kornertrags darstellt (Engeldow & Wadham, 1923), rückte das Interesse in den Mittelpunkt des Pflanzenbaus einzelne Ertragskomponenten gezielt über pflanzenbauliche Maßnahmen, wie etwa die N-Düngung, zu beeinflussen. Aber zu dieser Zeit war auf den meisten Standorten die Stickstoffversorgung noch der am meisten limitierende Faktor. Durch das Aufkommen der mineralischen N-Düngung gewann die Manipulation der Ährendichte und somit die Regulation der Bestockung noch weiter an Bedeutung. Man war in der komfortablen Lage auch höhere Bestandesdichten ausreichend mit Stickstoff zu versorgen und somit die Erträge pro Flächeneinheit deutlich zu steigern. Neben den problematischen Begleiterscheinungen von dichter werdenden Beständen, die u.a. ein erhöhtes Lagerrisiko oder eine gesteigerte Disposition gegenüber Pathogenen, wie zum Beispiel manche Pilzkrankheiten, mit sich bringen, rückten Standortfaktoren, wie die Niederschlagsmenge, vermehrt in den Mittelpunkt der pflanzenbaulichen Betrachtungen. Es war nun nicht mehr die Stickstofffreisetzung des Standortes und seiner Bewirtschaftungsform limitierend, sondern der Ertrag wurde vor allem auf Trockenstandorten durch den Wasserhaushalt begrenzt (Peterson, 1965) (Galaktionov et al., 2009).

Während der abnehmenden Halmstabilität und der erhöhten Anfälligkeit gegenüber Pathogenen durch den Einsatz von Wachstumsreglern (Cox & Otis, 1989) und Pflanzenschutzmitteln begegnet werden kann, bietet sich bei der Wasserversorgung auf der einen Seite die zusätzliche Beregnung an, die bei Ertragsgräsern meist ökonomisch nicht rentabel ist, und auf der anderen Seite die Optimierung des Verbrauchers, also eine niedrigere Bestandesdichte. Neben züchterischen Bestrebungen, die Wassernutzungseffizienz zu erhöhen (Reynolds et al., 2012), steht dabei eine Optimierung der an den Standort und das Ertragsziel angepassten Bestandesdichte im Mittelpunkt (Liu et al., 2007).

In den 60er Jahren gab es Bestrebungen, die Bestandesdichte ausschließlich über die Aussaat zu beeinflussen. Dafür versuchte man Sorten zu züchten, die nur wenig oder gar nicht bestockten (monoculm-Typ). Diese Idee fand aber nie nachhaltig Einzug in die Praxis, da sie zwei entscheidende Nachteile aufwies: i) Pflanzen, die nicht mehr bestocken können sind auch nicht mehr in der Lage, sich plastisch zu verhalten, d.h. umweltbedingte Verringerungen einzelner Ertragskomponenten durch die Erhöhung anderer Ertragskomponenten (Bestockungstriebe) zu kompensieren. Fallen Pflanzen über Winter aus, können diese Ausfälle nicht mehr durch die Bestockung kompensiert werden. Umgekehrt kann auch unter ungünstigen Bedingungen keine Anpassung der Pflanzen an diese durch die Reduktion von Trieben erfolgen, da die Pflanze nur aus dem Haupttrieb besteht.

ii) Aber auch die Architektur des Wurzelwerks ist von der Bestockung abhängig. Erst mit der Anlage von Seitentrieben bildet sich das Kronenwurzelsystem aus, das in der späteren Entwicklung der Gräser die Hauptwurzelmasse ausmacht (Klepper et al., 1984).

In der Praxis setzte sich deshalb der inverse Denkansatz durch. Die Saatstärke wurde verringert und die Bestockung wurde genutzt, um eine bestimmte Zielährenzahl pro Quadratmeter zu erreichen (Hanus & Schönberger, 1976) (Heyland & Scheer, 1984). Als Steuerelement für die Bestockung rückte dabei die Höhe der N-Düngung in den Focus (Heyland & Triebel, 1986). Der Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Bestockung wurde dagegen nicht genauer untersucht. Vielmehr zeigten vor allem Feldversuche, dass das Düngen mit den verschiedenen N-Formen zu keinen nennenswerten Unterschieden in der Bestandesarchitektur führte. Dagegen zeigte die eingesetzte N-Menge, gleich in welcher Düngerform sie appliziert wurde, meist eine deutliche Korrelation mit der Pflanzenentwicklung und dem Ertrag. Selbst wenn Kalziumnitrat, Harnstoff mit Nitrifikationsinhibitor als Ammoniumvariante und Harnstoff direkt in Sommerweizen verglichen wurden, war letztendlich nur die der Pflanzen zur Verfügung stehende N-Menge für das Wachstum entscheidend (Goos et al., 1999).

In Feldbeobachtungen zeigte sich allerdings immer wieder, dass eine Düngung vor der Saat mit Harnstoff die Bestockung der Sommergerste nicht auf dieselbe Weise förderte, wie es der Einsatz von Ammoniumnitrat vermochte. Besonders augenfällig wurde dies vor allem in Jahren, in denen sich die Böden im Frühjahr nur zögerlich erwärmten. Wollte man die potenziellen Ammoniakverluste des vor der Saat eingearbeiteten Harnstoffs auf Böden mit einem pH über 6,8 durch den Einsatz eines Ureaseinhibitors (NBPT) reduzieren, bestockte die Sommergerste noch langsamer (Beobachtungen Bauer-Dörrhof und N.U.Agrar GmbH). Aus diesen Beobachtungen heraus wurde im Rahmen einer Bachelorarbeit versucht, diese Praxiserfahrungen in einem Nährlösungsexperiment mit Sommergerste zu reproduzieren. Dabei zeigte sich, dass Nitrat die Bestockung förderte, während Ammonium und vor allem Harnstoff die Bestockung hemmten oder gar komplett unterdrückten (Bauer, 2002). Es konnte weiter gezeigt werden, dass sich diese Beobachtungen nicht durch eine unausgewogene Ernährung mit Mikro- und Makronährstoffen erklären ließen.

In einer darauffolgenden Masterarbeit konnte gezeigt werden, dass der Einfluss der verschiedenen N-Formen auf die Bestockung nicht durch das eventuelle Erreichen toxischer Konzentrationen an Harnstoff oder Ammonium im Gewebe erklärt werden kann (Bauer, 2004). Des Weiteren konnte in dieser Arbeit gezeigt werden, dass die N-Formen nicht nur einen Einfluss auf die Bestockung hatten, sondern auch den Cytokintransport im Xylem beeinflussten. So stimulierte das Angebot von Nitrat nicht nur die Bestockung, sondern auch die Cytokintranslokationsrate im Xylem. Im Gegensatz dazu führte die Anwesenheit von Ammonium zu geringeren Triebzahlen je Pflanze und zu einer deutlichen Abnahme der im Xylem transportierten Cytokinmenge. Stand der Sommergerste ausschließlich Harnstoff als N-Quelle zur Verfügung, stellte sie die Bestockung vollkommen ein, und es konnten kaum noch Cytokine im Xylemsaft detektiert werden.

Das Ziel des ersten Kapitels dieser Arbeit war es, den Mechanismus aufzuklären, über den die unterschiedlichen N-Formen die Bestockung beeinflussen. Dazu wurden Nährlösungsexperimente mit verschiedenen N-Formen und deren Mischformen in Sommergerste durchgeführt, um zuerst die in den vorherigen Arbeiten erhaltenen Ergebnisse zu reproduzieren und zu ergänzen. In weiteren Experimenten sollte geklärt werden, über welchen Mechanismus oder über welche regulatorischen Netzwerke die unterschiedlichen N-Formen die Bestockung beeinflussen oder gar direkt steuern.

## Material und Methoden

Die Versuche zur Klärung, welchen Einfluss unterschiedliche N-Formen auf die Bestockung haben, wurden mit Sommergerste (Sorte Henni) als Modellpflanze durchgeführt. In allen Versuchen wurde das Pflanzenmaterial auf folgende Weise kultiviert:

### *Keimung und Anzucht*

Die mit 400 ml dt<sup>-1</sup> Baytan (Bayer CropScience 75 g L<sup>-1</sup> Triadimenol, 10 g L<sup>-1</sup> Imazalil, 9 g L<sup>-1</sup> Fuberidazol) gebeizten Samen wurden in Sand mit einer Korngröße von 3-4 mm ausgelegt, der zuvor mit gesättigter Kalziumsulfat-Lösung gewaschen wurde. Zur Keimung überschichtete man die Samen mit 1,5 cm des gleichen Sandes und zur Reduktion der Verdunstung und zum Dunkelhalten wurden die Pflanzschalen bis zum Auflaufen der Gerste mit perforierter Alufolie abgedeckt.

Die Pflanzen wurden im Einblattstadium fünf Tage nach der Keimung aus dem Sand mit dest. Wasser ausgewaschen und mit Schaumstoffstreifen in einem Deckel fixiert, der die Keimlinge über einem Eimer mit 2,8 L Nährlösung hielt. Jeder dieser Deckel enthielt 10 Löcher, in die je eine Pflanze eingesetzt wurde. Die erste Nährlösung war ohne Eisen- und Stickstoffdüngung und enthielt folgende Nährstoffkonzentrationen: 1,25 mM Ca, 0,55 mM K, 0,3 mM Mg, 50 µM P, 0,5 µM B, 0,25 µM Mn, 0,25 µM Zn, 0,10 µM Cu und 0,5 nM Mo.

Nachdem sich die Pflanzen von ihren Verwundungen an der Wurzel durch das Auswaschen aus dem Sand erholt hatten, wurden sie nach 3 Tagen auf die in Tabelle 1 aufgeführte stickstofffreie Nährlösung gesetzt.

**Tabelle 1:** Nährstoffkonzentrationen in der N-freien Nährlösung, die in allen Experimenten verwendet wurde. Fe wurde in Form von Fe(III)-EDTA zugesetzt.

Nährstoff	Konzentration
Kalzium	2,5 mM
Chlorid	2,5 mM
Kalium	1,1 mM
Magnesium	0,6 mM
Sulfat	0,5 mM
Eisen	300 µM
Phosphor	100 µM
Bor	1 µM
Mangan	0,5 µM
Zink	0,5 µM
Kupfer	0,2 µM
Molybdän	1 nM

Die N-Formen wurden je nach Experiment und Fragestellung zugegeben und sofern nötig, die Begleitonen ausgeglichen. Die Gesamt-Stickstoffkonzentration in der Nährlösung betrug in allen Varianten 0,50 mM (Tabelle 2), während der Nitratanteil zunehmend durch Harnstoff oder Ammonium ersetzt wurde.

**Tabelle 2:** Zusammensetzung der Nährlösungen mit unterschiedlichen N-Formen.

Variante	Nitrat	Ammonium	Harnstoff
1	0,50 mM		
2	0,38 mM		0,06 mM
3	0,25 mM		0,13 mM
4	0,12 mM		0,19 mM
5			0,25 mM
6		0,50 mM	
7	0,25 mM	0,25 mM	

Um die N-Formen in der Nährlösung stabil zu halten, wurde diese dreimal pro Woche gewechselt. Das reichte allerdings für die harnstoffhaltigen Behandlungen nicht aus. Der Harnstoff hydrolysierte zwischenzeitlich in signifikantem Umfang. Um dies zu unterbinden, wurde in den gekennzeichneten Varianten  $75 \text{ mg L}^{-1}$  des Uraseinhibitors Phenylphosphorodiamidat (PPD) der Nährlösung zugesetzt (Krogmeier et al. 1989). Der pH-Wert des Nährmediums wurde mit Kalziumcarbonat gepuffert, und alle Nährlösungen wurden belüftet.

Alle Versuche wurden in Klimakammern durchgeführt, in denen ein Klima- und Tag-Nacht-Regime von 16 h Licht mit  $25 \text{ °C}$  und 8 h Dunkelheit bei  $20 \text{ °C}$  bei einer konstanten Luftfeuchtigkeit von 60 % herrschte. In den Versuchen wurden die Varianten in je 4 Wiederholungen angelegt und jede Wiederholung war unabhängig voneinander. Die Töpfe wurden randomisiert aufgestellt und die Randomisierung jede Woche neu durchgeführt.

### *Anzahl der Bestockungstriebe*

Es wurden alle sichtbaren, also aus den Halmscheiden herausschauenden Bestockungstriebe und der Haupttrieb gezählt.

### *Trockenmassebestimmung*

Die Pflanzen wurden bei der Ernte in Spross und Wurzel geteilt, in dest. Wasser kurz gewaschen und mit Zellulosetüchern trockengetupft, entweder bei  $60 \text{ °C}$  getrocknet oder gefriergetrocknet und die Trockenmasse gravimetrisch bestimmt.

Für die Bestimmung der Triebgewichte wurden die Pflanzen vor dem Trocknen in die einzelnen Triebe zerlegt. Dafür wurden die Bestockungstriebe aus der Blattscheide herausgelöst. Das Blatt, aus dem sie herausgewachsen waren, wurde dem Haupttrieb zugeschlagen.

### *Nährstoffmessungen*

Alle Nährstoffbestimmungen erfolgten in Gewebeproben, die kurz in dest. Wasser gewaschen, trockengetupft und dann gefriergetrocknet wurden. Die Proben wurden in Achat- oder Zirkon-Mahlbechern in einer Scheibenschwing-Mühle pulverisiert.

Der Gesamtstickstoffgehalt der Proben wurde in einem Verbrennungsautomat (Elementar, vario MAX CN) bestimmt.

Für die Bestimmung der Ammonium- und Harnstoffkonzentration wurden 50 mg Pflanzenmaterial mit 1 mL eiskalter 10 mM Ameisensäure extrahiert, 2 mal homogenisiert und dann abzentrifugiert (16 000 g, 4 °C, 15 min). Die Ammoniumkonzentrationen wurden mit einem säulenlosen HPLC-Verfahren mit dem Fluoreszenzfarbstoff o-Phthalaldehyd (OPA) quantifiziert (Husted et al., 2000).

In demselben Extrakt wurden auch die Harnstoffkonzentrationen mit einer fotometrischen Methode gemessen (Kyllingsbaek, 1975).

Für die restlichen Nährstoffe wurde das Pflanzenmaterial mittels eines Mikrowellenaufschlusses in Salpetersäure gelöst und dann in einem ICP-OES (Thermo) quantifiziert.

### *Gewinnung von Xylemexsudaten*

Zur Gewinnung der Xylemexsudate wurden die Pflanzen nach dem Anbrechen des Tages im Bereich des Hypokotyls mit einem Skalpell in möglichst einem Zug dekapitiert. Die Schnittstelle an der Wurzelseite wurde mit ein paar Tropfen MQ-Wasser gereinigt und mit fusselfreien Papiertüchern trockengetupft. Damit wurde eine durch den Schnitt verursachte Verunreinigung des Xylemsafts mit Zellinhalten verhindert. Um die Xylemexsudate zu sammeln, wurde ein 4 cm langes Stück eines Silikonschlauchs über die Schnittstelle gesteckt, damit sich darin die Exsudate aufstauten. Zur Erhöhung des Wurzeldrucks und somit auch der Exsudatmenge wurden jedem 2,8 L Topf 2,8 mL einer 0,5 M Kaliumsulfat-Lösung zugegeben. Eine genaue Quantifizierung der gewonnenen Exsudatmenge ist nur möglich, wenn der Schlauch dicht auf dem Hypokotylstumpf sitzt. Die eingesetzten Silikonschläuche hatten je nach Entwicklungsstadium und Pflanze einen Durchmesser von 1, 2, 2,5, 3, 3,5, 4, 4,5 oder 5 mm. Die Exsudate wurden alle 30 min mit einer Pasteurpipette abgenommen und bei -20°C gelagert. Das Sammeln der Exsudate wurde über 4 h betrieben. Die Exsudatmenge wurde nach Abschluss der Ernte gravimetrisch bestimmt.

Es wurde bewusst diese Methode zur Gewinnung des Xylemsafts gewählt, da die alternativen Möglichkeiten durch Anlegen von Druck oder Zentrifugalkräften deutliche Kontaminationen mit Phloemsaft zeigen (Atkins & Smith, 2007). Allerdings können sich über den Sammelzeitraum durch die artifiziellen Bedingungen (dekapitierte Pflanze) die Konzentrationen der zu bestimmenden Stoffe im gewonnenen Xylemsaft verändern. Dies sollte mit der Bestimmung der Kaliumtransport-Rate erfasst werden und bei der Datenaufbereitung als Basis für die Normalisierung mit einfließen. Die Kaliumkonzentration wurde im 10-fach mit Salpetersäure verdünnten Exsudat über ICP-OES (Thermo) bestimmt.

### *Hormonmessungen*

Die Cytokininkonzentrationen im Xylemsaft wurden in Anlehnung an Bangerth (1994) bestimmt. Nach dem Einstellen der Proben auf pH 8 mit Ammoniak wurden die Proben mit einer Polyvenylpyrrolidon-Säule (PVPP), die mit Ammoniumacetat auf pH 8 konditioniert wurde, aufgereinigt. Das Eluat wurde mit HCl auf pH 3 eingestellt und dann über eine mit 0,1 M Essigsäure aktivierte C-19 SepPak-Säule (Walters, Milford, Mass. USA) gegeben, an der die Cytokinine binden. Nach dem Waschen mit 4 mL 0,1 M Essigsäure wurde mit 4 mL 30 % (v/v) Methanol in 0,1 M Essigsäure die Fraktion mit dem Zeatin und Zeatinribosid von der Säule eluiert. Danach wurden mit 4 mL 80 % (v/v) Methanol in 0,1 M Essigsäure die Isopentenyl-Adenine und Isopentenyl-Adenosine heruntergelöst. Die Eluate wurden auf drei Messröhrchen aufgeteilt, die je eine Messwiederholung darstellten und unter Vakuum

evaporiert. Danach wurde ein Radioimmuno-Assay (RIA) zur Quantifikation der Hormonmengen durchgeführt (Bohnert & Bangerth, 1988). Die Antikörper für Zeatin/Zeatinribosid und Isopentenyl-Adenin/Isopentenyl-Adenosin stammten von Prof. Bangerth, Universität Hohenheim. Die Antikörper für Benzyladenin/Benzyladenosin kamen von Olchemim Ltd.

### *Xylemtransport von synthetischen Phytohormonen*

Die Gerstenpflanzen wuchsen bis zum 5-Blattstadium in Nährlösung mit 0,5 M Stickstoff als Ammoniumnitrat. 48 h vor der Ernte der Xylemexsudate wurden die Wurzeln dreimal in eine gesättigte Kalziumsulfat-Lösung getaucht, um Reste des Ammoniumnitrats zu entfernen. Die Nährlösungen mit den unterschiedlichen N-Formen wurden mit 75 mg L<sup>-1</sup> des Ureaseinhibitors PPD versehen und jeden Tag gewechselt. 12 h vor der Ernte wurden allen Behandlungen 100 µM Benzyladenin oder Benzyladenosin in die Nährlösung zugegeben. Der pH-Wert wurde über die gesamte Zeit mit Kalziumkarbonat gepuffert. Die Gewinnung der Xylemexsudate, die Quantifizierung der Hormone und des Kaliums wurden wie oben beschrieben durchgeführt.

Da die Varianten, in denen Benzyladenin oder Benzyladenosin zugegeben wurde, deutlich mehr transpirierten, wurden 12 h vor der Ernte der Xylemexsudate die Sprosse mit durchsichtiger Plastikfolie zugedeckt.

Bei den Varianten, in denen die Aufnahme der synthetischen Cytokinine noch durch das Abschneiden von Wurzelspitzen verbessert werden sollte, wurden an 5 seminalen Wurzeln die Wurzelspitzen gekappt. Dabei entfernte man ca. 5 mm.

### *RNA Analyse (Northern)*

Die Gesamt-RNA wurde mittels Phenol-Guanidin aus dem mit flüssigem Stickstoff pulverisierten Pflanzenmaterial extrahiert und mit Lithiumchlorid gefällt (Logemann, Shell, & Willmitzer, 1987). Die RNA (20 µg pro Spur) wurde mittels Elektrophorese in einem MOPS-Formaldehyd-Agarosegel aufgetrennt und auf eine Hybond-N<sup>+</sup> Nylonmembran (Amersham) geplottet und fixiert (80 °C, 2 h). Zur Detektion der Genexpression von IPT3 wurden Homologe dieses Gens aus Sommergerste über eine Blast-Suche in der NCBI-Datenbank gefunden (HU14M17, HF14E20, HI07G09 und HH07M21). Diese wurden als Mischprobe zur Synthese einer <sup>32</sup>P-isotopenmarkierten Sonde herangezogen. Die Hybridisierung erfolgte bei 42 °C mit 50 % (v/v) Formamid, 1 % (w/v) Sarkosyl, 5x SSC und 100 µg mL<sup>-1</sup> Hefe t-RNA. Die Membran wurde zweimal bei 42 °C mit 2x SSC und 0,1 % (w/v) SDS für 20 min und einmal mit 0,2x SSC und 0,1 % (w/v) SDS und zum Schluss noch mit 0,1x SSC und 0,1 % (w/v) SDS für 20 min gewaschen. Danach wurde der Röntgenfilm für 2 Tage bei -70 °C aufgelegt. Die UV-Aufnahme des mit Ethidiumbromid gefärbten Gels wurde als Ladekontrolle verwendet.

### *Statistische Verrechnung*

Die Verrechnung der Daten, die Bestimmung der Mittelwerte und der Standardabweichung, die statistische Auswertung des Signifikanzniveaus mit Fischer LSD und das Erstellen des Compact Letter Displays sowie das Zeichnen der Schaubilder wurde mit dem Statistikpaket R CRAN durchgeführt. Dafür wurden die Erweiterungspakete lattice, gplots, multcomp und agricolae verwendet.

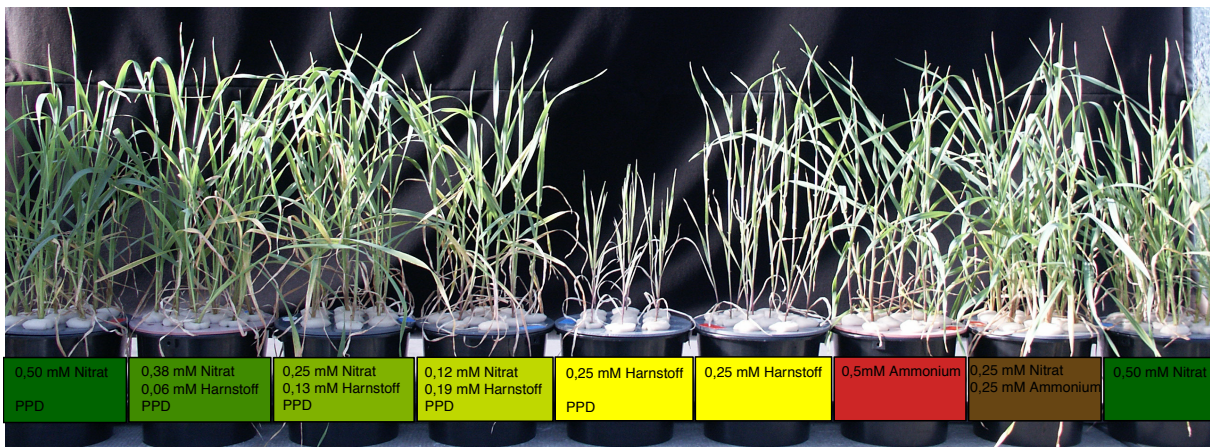
Wurden mehrere Messwerte von Pflanzen desselben Topfs gewonnen, wurden diese gemittelt und nur als eine Wiederholung verrechnet.

## Ergebnis

Das Ziel der Nährlösungsversuche war es, den Mechanismus besser zu verstehen, über den die unterschiedlichen N-Formen auf die Bestockung von Nutzgräsern wirken. In den Nährlösungsversuchen wurde Sommergerste (cv. Henni) ab dem 1-Blattstadium bis zum 7-Blattstadium über die gesamte Zeit der vegetativen Entwicklung mit den unterschiedlichen N-Formen kultiviert. Die Nährlösung war mit Kalziumcarbonat gepuffert, und als N-Quelle wurden 0,5 mM Stickstoff in Form von Nitrat, Ammonium, Harnstoff, Ammoniumnitrat und verschiedenen Verhältnissen von Nitrat und Harnstoff angeboten. Die N-Konzentration in der Nährlösung wurde bewusst niedrig gewählt, um durch eine geringe Edukt-Konzentration und einen Wechsel der Nährlösung alle 2 Tage die Hydrolyse von Harnstoff zu Ammonium oder die Oxidation von Ammonium zu Nitrat gering zu halten. Außerdem wurde ein Ureaseinhibitor (PPD) den Harnstoffvarianten zugesetzt. Um dessen Wirksamkeit zu überprüfen und etwaige Nebenwirkungen auf das Pflanzenwachstum oder physiologische Prozesse auszuschließen, wurde eine Harnstoff-Variante ohne Ureaseinhibitor und eine Nitrat-Variante mit dem Inhibitor eingefügt.

### *Einfluss der N-Form auf die Bestockung*

Bis auf die Varianten, in denen ausschließlich Harnstoff angeboten wurde, präsentierten sich die Pflanzen vital und entwickelten sich homogen. Die Varianten erreichten eine ähnliche Wuchshöhe, bildeten dieselbe Anzahl an Blättern aus und zeigten eine optisch gute Blattgesundheit (Abbildung 1).



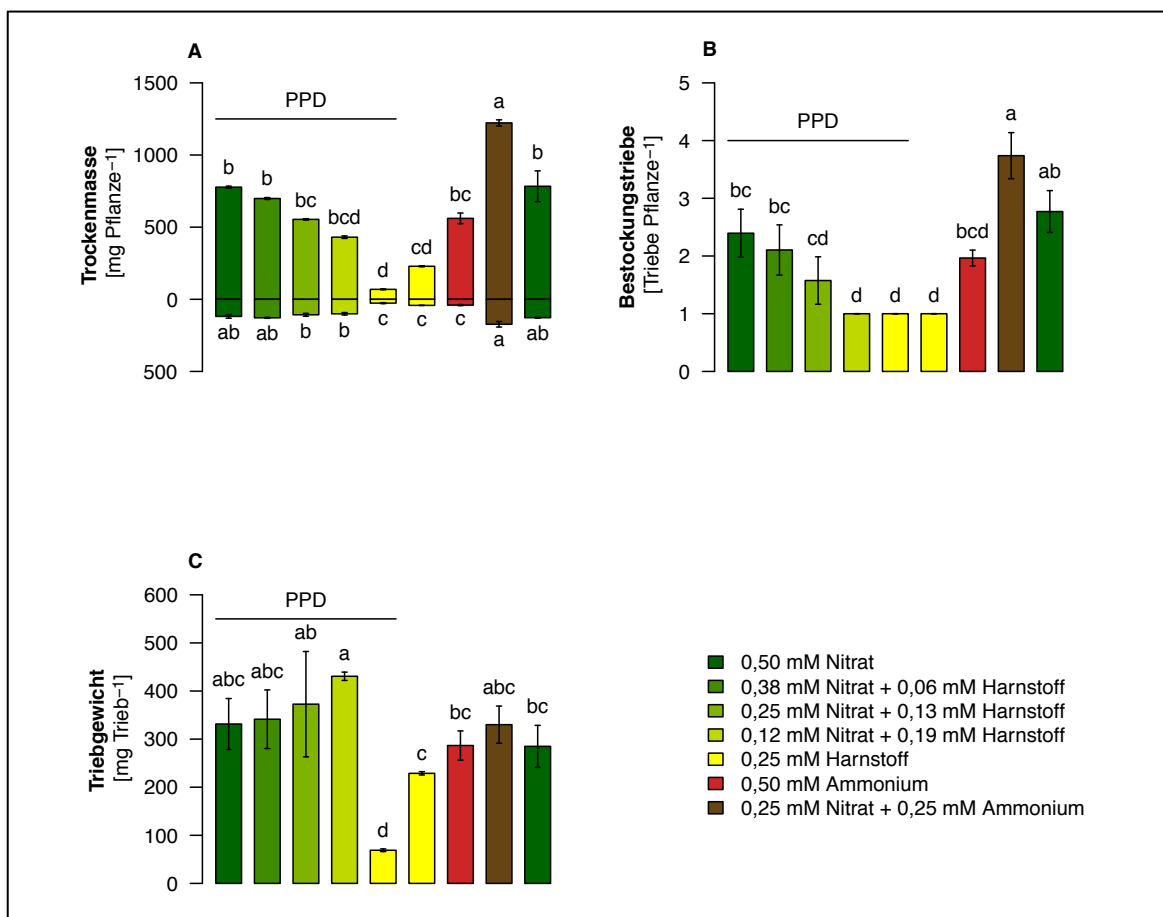
**Abbildung 1:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf das Sprosswachstum und die Entwicklung von Sommergerste. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 40 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert.

Allerdings unterschieden sich die Behandlungen signifikant in der Trockenmassebildung je Pflanze. Diese nahm mit steigenden Harnstoff-Konzentrationen und fallenden Nitrat-Konzentrationen in der Nährlösung signifikant von 777,2 mg Sprossgewicht pro Pflanze in der Nitratvariante mit PPD auf 68,9 mg pro Pflanze in der Harnstoffvariante mit PPD beinahe linear ab. Das Wurzelgewicht nahm ebenfalls in diesen Varianten von 118,8 mg auf 26,7 mg dramatisch ab (Abbildung 2 [A]). Die Kontrollvariante, in welcher der Harnstoff ohne Ureaseinhibitor angeboten wurde, zeigte im Vergleich zu der Harnstoffbehandlung mit PPD sowohl im Spross als auch in der Wurzel tendenziell höhere Trockengewichte. Dies deutet entweder darauf hin, dass in der Variante ohne Inhibitor nennenswerte Mengen an Harnstoff hydrolysiert wurden, oder der Inhibitor hatte selbst einen Einfluss auf das Pflanzenwachstum.

Ein direkter Einfluss des Inhibitors PPD auf die Trockenmassebildung konnte in diesem Versuch ausgeschlossen werden, denn in den Nitratvarianten mit und ohne PPD waren nicht einmal tendenzielle Unterschiede auszumachen. Die höchste Trockenmasse erreichte die Ammoniumnitrat-Variante mit einem Sprossgewicht von 1230 mg und einem Wurzelgewicht von 173,3 mg pro Pflanze. Die Ammoniumvariante lag mit 560,9 mg im Spross und 40,3 mg in der Wurzel zwischen der Nitrat- und der Harnstoffvariante.

Ähnliches konnte man auch bei der Bestockung beobachten (Abbildung 2 [B]). Wurde Nitrat angeboten, legten die Gerstenpflanzen über die Versuchszeit bis zum Erreichen des 7-Blattstadiums 2,4 Triebe je Pflanze an. Die Triebzahl ging dann mit steigenden Harnstoff- und fallenden Nitratkonzentrationen im Nährmedium von 2,4 über 2,1 und 1,5 auf 1,0 beinahe linear zurück. Ab einem Stickstoffangebot, das zu  $\frac{1}{4}$  aus Nitrat und  $\frac{3}{4}$  aus Harnstoff bestand, stellten die Pflanzen die Bestockung vollkommen ein und bildeten nur noch den Haupttrieb. Dasselbe konnte man bei den zu 100% mit Harnstoff ernährten Pflanzen beobachten.

Wie auch bei der Trockenmasse zeigte die Ammoniumnitrat-Variante mit 3,7 Trieben die höchsten Werte. Die Ammoniumvariante bewegte sich auch bei der Bestockung mit 1,9 Trieben zwischen der Harnstoff- und der Nitratvariante. Auch bei der Triebanlage konnte man keinen direkten signifikanten Einfluss des Ureaseinhibitors beobachten. Obwohl die Gerstenpflanzen mit steigenden Harnstoffkonzentrationen in der Nährlösung die Trockenmassebildung stark reduzierten und auch die Bestockung zurückging oder gar ganz



**Abbildung 2:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf [A] die Trockenmassebildung (Spross und Wurzel), [B] die Bestockung und [C] die Trockenmasse der einzelnen Bestockungstriebe einer Pflanze im 7-Blattstadium. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 40 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .



eingestellt wurde, zeigten die Massen der einzelnen Triebe ein umgekehrtes Bild (Abbildung 2 [C]). Die Gewichte stiegen von 331 mg auf 430 mg pro Trieb von der Nitratvariante zur  $\frac{1}{4}$  Nitrat- und  $\frac{3}{4}$  Harnstoffvariante fast linear und signifikant an. Die ausschließlich mit Harnstoff ernährten Pflanzen fielen bei den Triebgewichten aber deutlich ab. Den niedrigsten Wert hatte die Behandlung mit Ureaseinhibitor, die gerade mal 68,9 mg pro Trieb erreichte. Dagegen unterschieden sich die restlichen Varianten in der Trockenmasse nur tendenziell oder überhaupt nicht. Es konnten also keine signifikanten Unterschiede zwischen einer Ammonium-, Ammoniumnitrat-, Nitrat oder „nitratlastigen“ Ernährung ausgemacht werden.

### *Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf den Stickstoffernährungszustand und eine mögliche Ammonium- und/oder Harnstofftoxizität*

Versucht man dem Phänomen der reduzierten Bestockung unter steigenden Harnstoffkonzentrationen in der Nährlösung auf den Grund zu gehen, stellen sich zwei Fragen:

1. Lässt sich das gehemmte Bestockungsverhalten unter Harnstoffernährung durch eine unzureichende Stickstoffversorgung der Pflanze per se erklären?
2. Oder kann die reduzierte Bestockung auf eine Ammonium- oder Harnstofftoxizität im Gewebe zurückgeführt werden?

Um diese Fragen zu beantworten, wurden in Wurzeln und Sprossen der Gesamtstickstoffgehalt sowie die Ammonium- und die Harnstoffkonzentrationen analysiert. Die Werte in Abbildung 3 zeigen exemplarisch die Verhältnisse im 7-Blattstadium der Sommergerste zum Ende der Bestockung. Die Daten, die im 3-Blattstadium zu Beginn der Bestockung und im 5-Blattstadium in der Mitte der Bestockungsphase erhoben wurden, zeigt die Abbildung 31 im Annex. Die Stickstoffkonzentrationen nahmen bei steigenden Harnstoffanteilen in der Nährlösung signifikant ab (Abbildung 3 [A]). Dies konnte man sowohl im Spross als auch in der Wurzel beobachten. So fielen die N-Konzentrationen im Sprossgewebe von 35,8 mg N g<sup>-1</sup> Trockenmasse (TM) in der Nitratvariante auf 14,6 mg N g<sup>-1</sup> TM in der Harnstoffvariante ab. In der Wurzel konnte man eine Verringerung von 39,6 auf 8,9 mg N g<sup>-1</sup> TM beobachten.

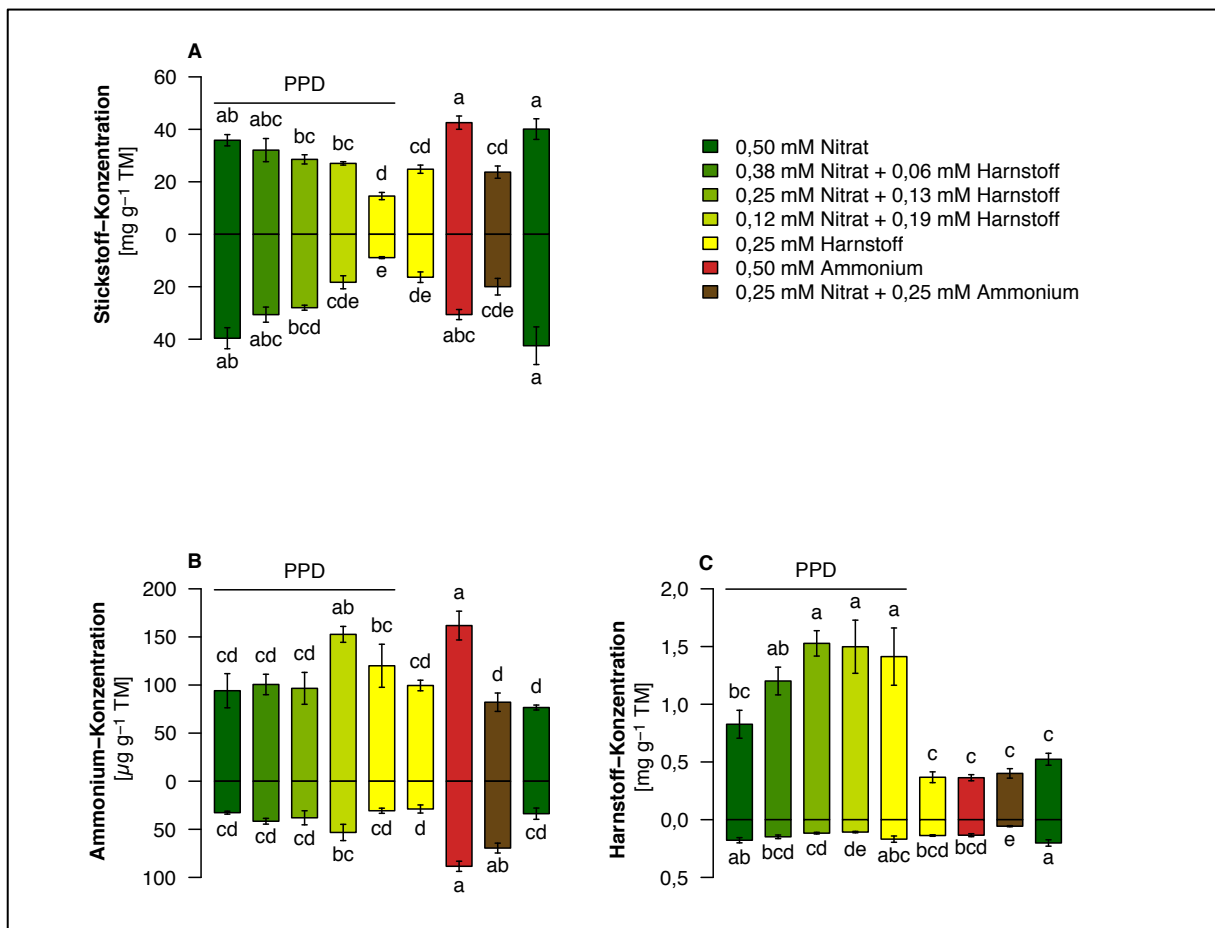
Allerdings zeigte auch die Ammoniumnitrat-Variante, die die höchste Bestockungsleistung zeigte, mit 23,7 mg N g<sup>-1</sup> TM im Spross und 20,0 mg N g<sup>-1</sup> TM in der Wurzel Stickstoffkonzentrationen, die nicht signifikant über den Werten der nicht mehr bestockenden harnstofflastigen Varianten lagen. Ebenfalls konnte keine Korrelation zwischen der Bestockung und den N-Konzentrationen im Wurzel- oder Sprossgewebe der Ammoniumvariante gefunden werden. Die N-Konzentrationen zeigten im Spross der Ammoniumvariante mit 42,6 mg N g<sup>-1</sup> TM die höchsten Werte aller Behandlungen und lagen in der Wurzel mit 30,6 mg N g<sup>-1</sup> TM nur im Durchschnitt aller Varianten.

Wirft man einen Blick auf die N-Formen, die in der Pflanze leicht toxisch werden können, so findet man bei der Ammoniumkonzentration (Abbildung 3 [B]) in Blatt und Wurzel ein inhomogenes Bild. Die mit Nitrat ernährten Pflanzen zeigten Werte von ca. 94 µg g<sup>-1</sup> TM im Spross. Ähnliche Ammoniumkonzentrationen fand man auch mit steigenden Harnstoffmengen in der Nährlösung in den Behandlungen, bei denen ein Viertel oder die Hälfte des angebotenen Stickstoffs vom Harnstoff stammte. Aber schon diese Varianten zeigten deutlich weniger Bestockungstriebe. Nur in der Variante, in der 75% des Stickstoffs aus Harnstoff kamen, stieg die Ammoniumkonzentration im Blatt signifikant auf

152,7  $\mu\text{g g}^{-1}$  TM an. Bezogen die Gerstenpflanzen den Stickstoff ausschließlich aus dem angebotenen Harnstoff, so fielen die Werte mit Ureaseinhibitor mit 120,0  $\mu\text{g g}^{-1}$  TM im Spross auf ein Niveau zurück, das vergleichbar mit dem der Nitratvarianten war. Auffällig war nur, dass die Harnstoffvariante ohne Ureaseinhibitor auf einem ähnlichen Niveau lag. Wie erwartet wurden in den ausschließlich mit Ammonium versorgten Pflanzen mit 161,9  $\mu\text{g g}^{-1}$  TM die höchsten Ammoniumwerte gefunden. Aber auch diese Pflanzen waren noch in der Lage zu bestocken, wenn auch auf einem eher niedrigen Niveau (Abbildung 2 [B]). Dagegen hatte die auf demselben  $\text{NH}_4^+$ -Konzentrationsniveau rangierende 25% Nitrat plus 75% Harnstoffvariante das Bestocken gänzlich eingestellt.

Die Ammoniumkonzentrationen in der Wurzel lagen im Durchschnitt um ca. die Hälfte niedriger als im Spross. Sie zeigten aber bis auf die Ammoniumnitrat-Variante ähnliche Unterschiede zwischen den Behandlungen wie die Ammoniumkonzentrationen im Spross.

Ganz anders sah es bei den gemessenen Harnstoffkonzentrationen aus (Abbildung 3 [C]). Diese lagen im Spross nicht nur drei 10er Potenzen höher als die Ammoniumwerte, sondern folgten auch der steigenden Angebotskonzentration in der Nährlösung von 0,8  $\text{mg g}^{-1}$  TM in der Nitratvariante mit Inhibitor auf 1,5  $\text{mg g}^{-1}$  TM in der Behandlung, in der jeweils 50 % des Stickstoffs aus Nitrat und Harnstoff stammten. Eine weitere Steigerung des Harnstoffangebots in der Nährlösung resultierte nicht mehr in einer Zunahme der Harnstoffkonzentration im Spross. So lagen die Behandlungen, die 50 %, 75 % oder gar 100 % des Stickstoffs in der Nährlösung als Harnstoff zusammen mit dem Ureaseinhibitor bekommen hatten, auf



**Abbildung 3:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die [A] Stickstoffkonzentrationen in Sprossen und Wurzeln, die [B] Ammoniumkonzentration in Sprossen und Wurzeln und die [C] Harnstoffkonzentration in Sprossen und Wurzeln im 7-Blattstadium. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 40 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

demselben Konzentrationsniveau im Gewebe, obwohl die 50 % Harnstoffvariante noch in der Lage war, sich zu bestocken.

In der Wurzel konnte im Vergleich zum Spross nur ca. ein Zehntel der Harnstoffmenge detektiert werden. Diese zeigte sich auch nicht vom Außenangebot beeinflussbar. So fielen die Konzentrationen unerwartet, aber signifikant von  $0,17 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  in der Nitratvariante mit PPD auf  $0,11 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  in der 25 % Nitrat plus 75 % Harnstoffvariante ab. Die Varianten, die mit Harnstoff als einziger N-Form ernährt wurden, zeigten mit  $0,16 \text{ mg Harnstoff g}^{-1} \text{ TM}$  in der Behandlung mit Ureaseinhibitor und  $0,14 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  ohne PPD keine signifikanten Unterschiede und bewegten sich im selben Bereich, der auch in der Nitratvariante mit PPD ( $0,17 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$ ), ohne PPD ( $0,20 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$ ) und der Ammoniumvariante ( $0,13 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$ ) gemessen wurde. Nur die Ammoniumnitrat-Variante mit  $0,06 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  erreichte deutlich niedrigere Werte.

Die Wirkung des Ureaseinhibitors ließ sich dagegen an den Harnstoffkonzentrationen im Blatt deutlich feststellen. So zeigte die Harnstoffvariante mit Inhibitor  $1,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$ , während die Variante ohne PPD signifikant auf  $0,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  abfiel.

Die Harnstoffmessung war der erste Parameter, bei dem man, wenn auch nicht statistisch zu sichern, einen Effekt des Ureaseinhibitors auf die Nitratvariante mit PPD im Vergleich zur reinen Nitratdüngung ausmachen konnte. Die Werte stiegen durch das PPD im Sprossmaterial von  $0,5$  auf  $0,9 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  an. Da auch hier der Einfluss des PPD auf die Harnstoffkonzentration nur im Spross deutlich wurde, stellte sich die Frage, ob der Inhibitor nicht nur in der Nährlösung die Ureaseaktivität hemmte. Es sah vielmehr danach aus, dass er von der Pflanze aufgenommen und in das Sprossgewebe verlagert wurde und auch dort die Hydrolyse des Harnstoffs hemmte.

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen N-Formen in den Ammonium- und Harnstoffkonzentrationen blieben über die gesamte vegetative Entwicklungsphase vom 3- bis 7-Blattstadium der Sommergerste in ähnlicher Form zu beobachten. (Abbildung 31 Annex).

### *Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Makro- und Mikronährstoff-Konzentrationen in der Pflanze*

Ein weiterer Grund für die gehemmte oder gänzlich unterbleibende Bestockung unter steigendem Einfluss von Harnstoff könnte in einer mengenmäßig veränderten Aufnahme der anderen Nährstoffe liegen. Deshalb wurden Nährstoffkonzentrationen sowohl im Spross als auch in der Wurzel gemessen und hier exemplarisch für die Makronährstoffe die Werte für Phosphor (Abbildung 4 [A]) und die kationisch in der Pflanze vorliegenden Elemente Kalium, Kalzium und Magnesium (Abbildung 4 [B-D]) gezeigt.

Überraschenderweise zeigten in Wurzel und Spross alle Behandlungen, in denen Nitrat als N-Quelle vorkam, deutlich höhere Phosphorkonzentrationen als die reinen Harnstoff- und Ammoniumvarianten (Abbildung 4 [A]). Dies war sogar statistisch abzusichern. Einzig bei der Ammoniumnitrat-Variante waren die Unterschiede nur tendenziell. Zu erwarten wäre gewesen, dass die Aufnahme von Phosphat als Anion bei den nitratlastigen Varianten eher verringert und bei der Ammoniumbehandlung eher favorisiert werden sollte. Der Grund für diese Hypothese beruht auf der Beobachtung, dass Pflanzen, die Ammonium als kationische N-Quelle aufnehmen, andere kationische Nährstoffe in geringerem Umfang aufnehmen und stattdessen Anionen referenzieren, da dadurch der Ladungsausgleich leichter zu bewerkstelligen ist (Marschner, 2012).

Eine Erklärung für das unterschiedliche Bestockungsverhalten in Abhängigkeit der N-Formen konnte aber weder in der Phosphorkonzentration im Spross noch in der Wurzel gefunden werden. Die am besten bestockende Ammoniumnitrat-Variante lag im Spross mit  $5,1 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  Phosphor in einem ähnlichen Bereich wie die nicht mehr bestockenden reinen Harnstoff oder harnstofflastigen Varianten, die Werte von  $4,3$  bis  $6,1 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  zeigten und

allesamt auf demselben Signifikanzniveau lagen. Außerdem lagen auch die Varianten mit den niedrigsten Phosphorkonzentrationen deutlich über dem praxisüblichen Ertragsgrenzwert von  $2,5 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  zu Ende der Bestockung BBCH 30/31 (Bergmann, 1993). Etliche Varianten überstiegen sogar deutlich die  $6 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$ , ab denen ein Luxuskonsum beginnt, was aber in Nährlösungsexperimenten nicht unüblich ist.

Bei den Kationen präsentierte sich ein etwas anderes Bild. Es konnte zum Beispiel beim einwertigen Kation Kalium ein stetiger Rückgang der im Blatt gemessenen Konzentrationen mit abnehmenden Nitrat- und steigenden Harnstoffanteilen in der Nährlösung beobachtet werden (Abbildung 4 [B]). Die Kaliumkonzentration verringerte sich hier von  $63,6 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  in der Nitratvariante mit PPD auf  $38,7 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  in der Harnstoffbehandlung mit PPD. Dies kann allerdings ebenfalls nicht den Rückgang der Bestockung erklären. Die gemessenen Werte lagen zum einen allesamt deutlich über dem Ertragsgrenzwert von  $30 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  (Bergmann, 1993). Zum anderen bestockte die Ammoniumvariante noch, die mit  $42,0 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  eine ähnliche Kaliumkonzentration aufwies wie die nicht mehr bestockenden Harnstoffvarianten. Und die Ammoniumnitrat-Behandlung, die die kräftigste Bestockung zeigte, lag mit  $63,0 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  ebenfalls in demselben Bereich wie sämtliche Nitrat- und Nitrat-Harnstoff-Varianten.

Die in den Wurzeln gemessenen Kaliumwerte zeigten nur tendenzielle Unterschiede zwischen den unterschiedlichen N-Formen. Die einzige Auffälligkeit stellten die überraschend niedrigen Konzentrationen im Wurzelmaterial der N-Form Ammonium dar die im Gegensatz zum Spross doch auf eine Kationenkonkurrenz hindeuten können.

Ganz anders reagierten die Konzentrationen der zweiwertigen Kationen auf den Einfluss der unterschiedlichen N-Formen. Beim Kalzium konnte bei den verschiedenen Nitrat- und Harnstoffverhältnissen kaum ein Unterschied im Spross ausgemacht werden (Abbildung 4 [C]). Die Konzentrationen lagen in einem Bereich zwischen  $8,2$  und  $9,3 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$ . Allein die Mischung aus  $\frac{1}{4}$  Nitrat und  $\frac{3}{4}$  Harnstoff zeigte mit  $10,2 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  etwas höhere Werte. In den Varianten, die Ammonium enthielten, konnte man signifikant weniger Kalzium im Sprossmaterial finden. Die Kalziumkonzentrationen sanken bei der Ammoniumnitrat-Mischung auf  $5,0$  und bei der N-Form Ammonium auf  $3,3 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  ab. So lag die Ammoniumvariante als einzige zwar unter dem Ertragsgrenzwert von  $5,0 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  für Sommergerste in BBCH 30/31 (Bergmann, 1993), stellte aber die Bestockung nicht gänzlich ein.

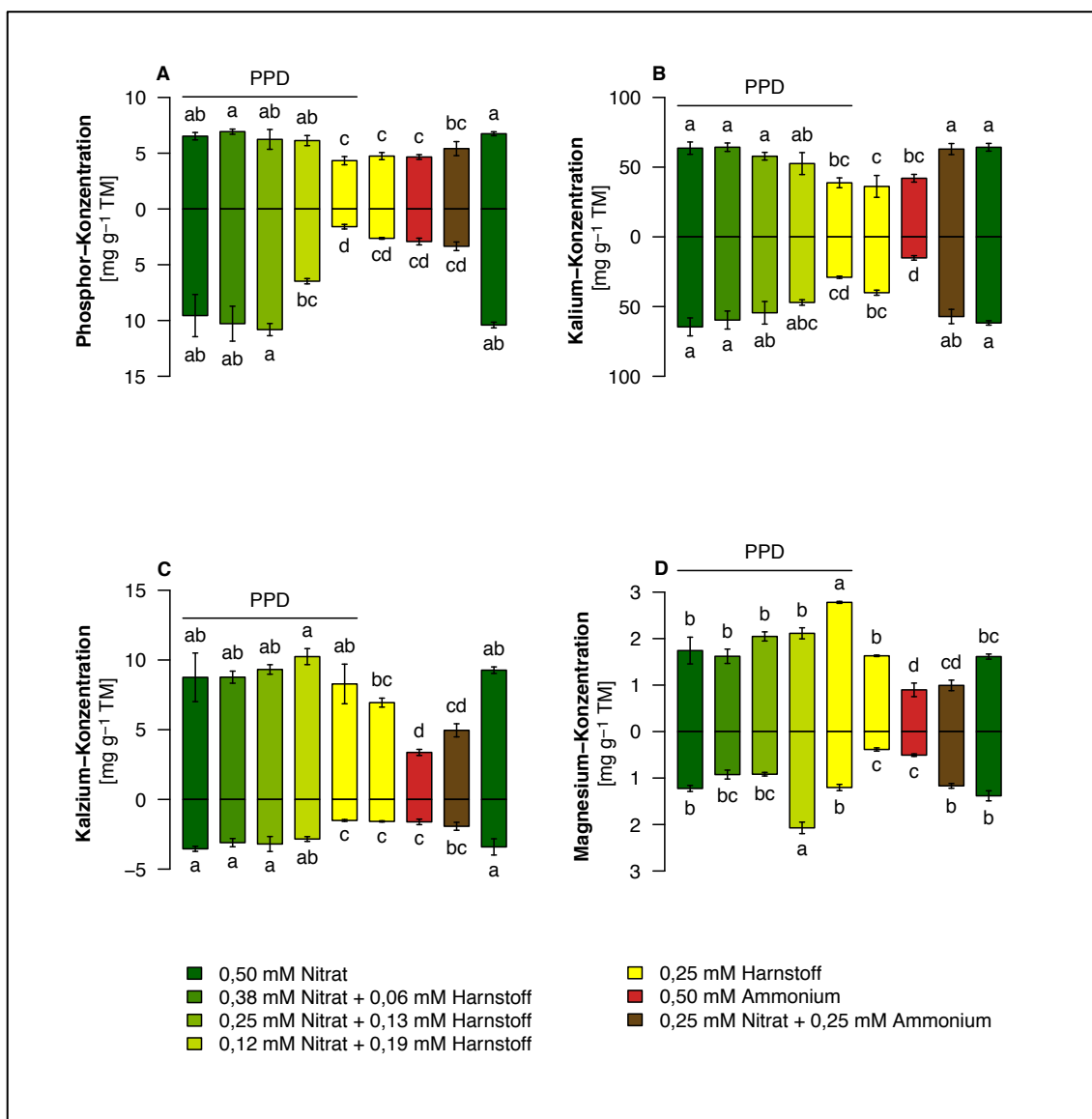
Im Wurzelmaterial konnte man zwei Gruppen mit unterschiedlichen Kalziumkonzentrationen beobachten. Zum einen die Varianten, die aus Nitrat oder einem Nitratharnstoff-Verhältnis bestanden und zum anderen die Varianten, die eine reduzierte N-Form oder Ammoniumnitrat beinhalteten. Bei der ersten Gruppe lagen die Werte in der Wurzel zwischen  $2,8$  und  $3,5 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  (Abbildung 4 [C]), während die Gruppe bestehend aus Harnstoff-, Ammonium- und Ammoniumnitratbehandlungen in ihrer Wurzelversorgung deutlich abfielen und nur Werte im Bereich von  $1,5$  und  $1,9 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  aufwiesen.

Deutlich uneinheitlicher reagierten die Magnesiumkonzentrationen, sowohl im Spross als auch in der Wurzel, auf die angebotenen N-Formen (Abbildung 4 [D]). So konnte man einen tendenziellen Anstieg der Mg-Konzentrationen mit ansteigenden Harnstoffmengen in der Nährlösung von  $1,7$  auf  $2,8 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  im Spross beobachten. In der Wurzel schwankten die Werte bei den unterschiedlichen Nitratharnstoff-Verhältnissen zwischen  $1,2$  und  $2,9 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$ . Eine wirkliche Tendenz war aber nicht auszumachen. Lediglich bei den ammoniumhaltigen Behandlungen ließ sich ein sicherbarer Rückgang der Mg-Konzentration im Blatt auf  $1,0 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  in der Ammoniumnitrat- und  $0,9 \text{ mg g}^{-1} \text{ TM}$  in der Ammoniumvariante beobachten. Diese Werte liegen zwar unter dem Ertragsgrenzwert von

1,5 mg g<sup>-1</sup> TM, scheinen aber keinen offensichtlichen Einfluss auf die Bestockung zu haben, zumal die Ammoniumnitrat-Variante die meisten Bestockungstriebe anlegte.

Auch bei den metallischen Mikronährstoffen Mangan, Kupfer und Zink konnte weder in den Wurzel- noch in den Sprosskonzentrationen eine Erklärung für den Effekt gefunden werden, den die unterschiedlichen N-Formen auf die Bestockung ausübten (Abbildung 32 [A-C] Annex).

Nachdem der Stickstoffernährungszustand, toxische Konzentrationen von Ammonium oder Harnstoff oder Missverhältnisse in der Aufnahme anderer Nährstoffe als Ursache für den Einfluss der unterschiedlichen N-Formen auf die Bestockung ausschieden, stellte sich die Frage, inwieweit die phytohormonelle Regulation eine Antwort auf die beobachteten Phänomene liefern kann.



**Abbildung 4:** Einfluss verschiedener N-Formen auf die Konzentrationen von [A] Phosphor, [B] Kalium, [C] Kalzium und [D] Magnesium in Wurzel und Spross von Sommergerste im 7-Blattstadium. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 40 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte ± Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

### *Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Cytokinintransport-Rate*

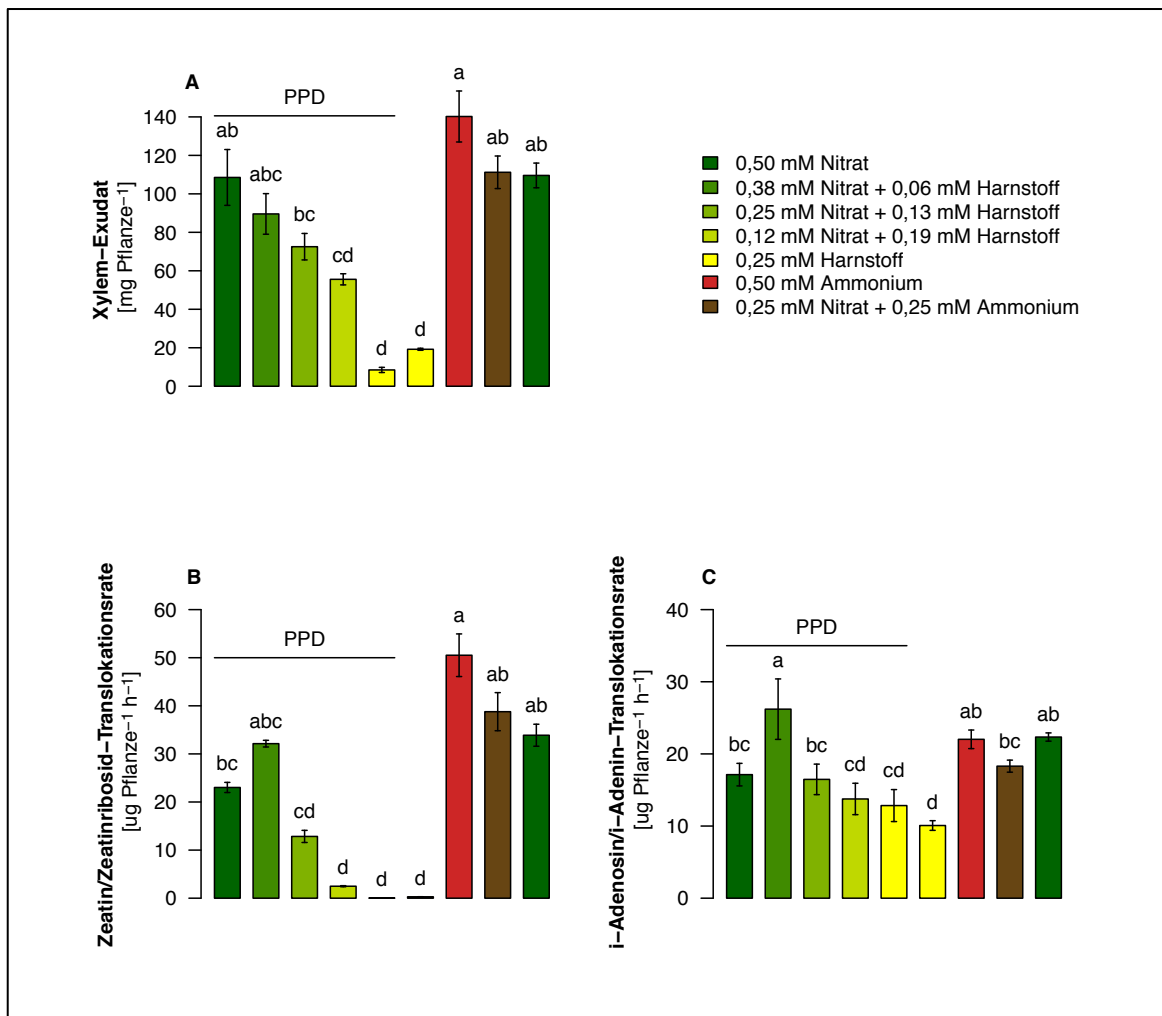
Bei den Phytohormonen wurde das Hauptaugenmerk auf die Klasse der Cytokinine gelegt. Diese sind dafür bekannt, dass sie unter anderem als Signal für die Sprossentwicklung fungieren (Howell et al., 2003). Allerdings waren die Unterschiede zwischen den Konzentrationen in den Sprossproben bei Zeatin/Zeatinribosid und Isopentenyl-Adenin/Isopentenyl-Adenosin marginal und nicht konsistent. Aus diesem Grund wurden diese Hormone aus der Klasse der Cytokinine zu unterschiedlichen Entwicklungsstadien im Xylemexsudat bestimmt.

#### *3-Blattstadium*

Zu Beginn der Bestockung im 3-Blattstadium waren die gewonnenen Xylemexsudate mengenmäßig noch sehr gering (Abbildung 5 [A]). Die einzelnen N-Formen riefen allerdings schon sehr deutliche Unterschiede hervor. Die höchsten Xylemexsudat-Mengen konnten mit  $140,2 \text{ mg Pflanze}^{-1}$  in der Ammoniumvariante gewonnen werden. Die Nitrat- und Ammoniumnitrat-Varianten lagen mit ca.  $109 \text{ mg Pflanze}^{-1}$  knapp darunter, unterschieden sich aber aus statistischer Sicht nicht. Deutlicher wurden die Unterschiede, wenn schrittweise die Nitratanteile in der Nährlösung verringert und die Harnstoffanteile erhöht wurden. Dann fielen die Exsudatmengen von  $108,5 \text{ mg Pflanze}^{-1}$  in der nitraternährten Variante mit PPD auf  $8,5 \text{ mg Pflanze}^{-1}$  bei der Variante mit ausschließlicher Harnstoffernährung mit Inhibitor drastisch ab. Der Ureaseinhibitor hatte auf die Exsudationsleistung der Pflanzen keinen Einfluss, wie man aus dem Vergleich der Nitratbehandlungen mit und ohne PPD ersehen konnte.

Um eine Verfälschung der Cytokininwerte durch die starken Unterschiede in der Exsudationsleistung zwischen den verschiedenen Varianten auszuschließen, wurde nicht die gemessene Konzentration der Cytokinine im Exsudat verglichen, sondern die Transportrate. Diese spiegelt unter den gegebenen Bedingungen am besten die Mengen an Cytokinin wider, die pro Zeiteinheit vom hauptsächlichen Synthesort in der Wurzel in den Spross verlagert wurden. Nach dem Erreichen des 3-Blattstadiums zeigten die Harnstoffvarianten mit  $0,04$  und  $0,29 \text{ } \mu\text{g Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  die mit Abstand niedrigsten Zeatin/Zeatinribosid-Transportraten im Versuch (Abbildung 5 [B]). Mit dem stufenweisen Rückgang der Harnstoffkonzentration in der Nährlösung und dem vermehrten Angebot an Nitrat stiegen auch die Transportraten von  $0,04 \text{ } \mu\text{g Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  in der Harnstoffvariante mit PPD über  $2,5$  und  $12,8$  auf  $32,1 \text{ } \mu\text{g Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  in der Variante mit  $\frac{3}{4}$  Nitrat und  $\frac{1}{4}$  Harnstoff in der Lösung an. Unerwartet war auch, dass die Ammoniumvariante mit  $50,5 \text{ } \mu\text{g Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  die höchsten Transportraten vorwies. Es war also möglich, bei den unterschiedlichen Nitrat-, Nitratharnstoff- und Harnstoffvarianten eine Korrelation zwischen den Zeatin/Zeatinribosid-Transportraten und der Bestockung herzustellen. Allerdings passten die ammoniumhaltigen Varianten nicht in diese Korrelation.

Die Hormonklasse der Cytokinine beinhaltet neben den Zeatinen auch die Isopentenyl-Adenosine. Deren Transportraten zeigten überhaupt keine Koinzidenz mit der Anlage von Bestockungstrieben (Abbildung 5 [C]). Zwar konnte man einen leichten Rückgang der Transportraten bei dem graduellen Übergang von Nitrat zu Harnstoff in der Nährlösung beobachten, aber dieser war bei weitem nicht so deutlich wie bei den Zeatin/Zeatinribosid-Transportraten und auch hier passten die Varianten mit Ammonium oder Ammoniumanteil nicht in die Koinzidenz.



**Abbildung 5:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die [A] Xylemexsudatsleistung, [B] Zeatin- und Zeatinribosid-Transportrate und [C] Isopentenyl-Adenin- und Isopentenyl-Adenosin-Transportrate im 3-Blattstadium von Sommergerste. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 40 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

### 5-Blattstadium

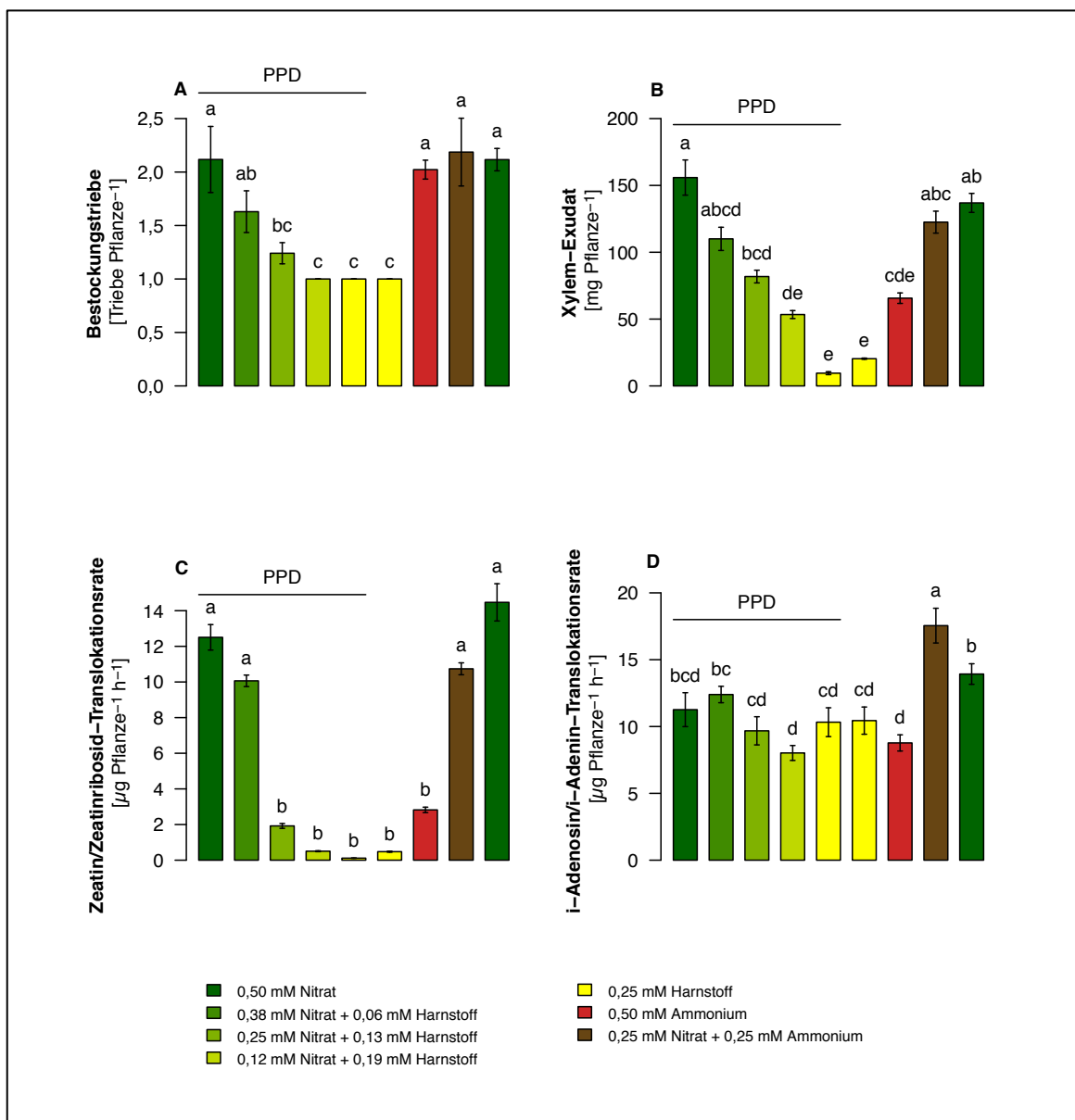
In der Mitte der Bestockungsphase im 5-Blattstadium waren schon die ersten Unterschiede in der Triebanlage zwischen den verschiedenen N-Formen auszumachen (Abbildung 6 [A]). So zeigte sich schon die bestockungshemmende Wirkung des Harnstoffs, indem die Triebzahlen von 2,1 in der Nitratvariante mit PPD mit steigenden Harnstoffanteilen in der Nährlösung über 1,6 und 1,2 auf 1 Trieb Pflanze<sup>-1</sup> in der Variante mit  $\frac{1}{4}$  Nitrat und  $\frac{3}{4}$  Harnstoff und den reinen Harnstoffvarianten abfielen.

Nur die ammoniumhaltigen Behandlungen zeigten zu diesem Zeitpunkt noch keine Unterschiede zu den Nitratvarianten und lagen bei 2,2 Trieben Pflanze<sup>-1</sup> unter Ammoniumnitrat- und 2,0 Trieben Pflanze<sup>-1</sup> unter Ammoniumernährung.

Die Xylemexsudationsleistung wurde auch im 5-Blattstadium deutlich von den N-Formen beeinflusst. Sie fiel von der Nitratvariante über die schrittweise Steigerung der Harnstoffkonzentration in der Nährlösung bis zur reinen Harnstoffvariante von 155,9 auf 9,5 mg Pflanze<sup>-1</sup> beinahe linear und signifikant ab (Abbildung 6 [B]). Die Exsudatmenge der Ammoniumbehandlung nahm aber, verglichen zu den anderen N-Formen, im Vergleich zum

3-Blattstadium deutlich ab. Insgesamt konnte aber die Exsudatmenge deutlich gesteigert werden, was durch die weiter entwickelten Pflanzen zu erklären war.

Deutlich größer wurden die Unterschiede zwischen den N-Formen im Vergleich zum 3-Blattstadium bei der Zeatin/Zeatinribosid-Transportrate (Abbildung 6 [C]). Hier fielen die Transportraten beinahe linear bei dem graduellen Wechsel der N-Formen von Nitrat zu Harnstoff von 12,5 auf 0,1  $\mu\text{g Pflanze}^{-1} \text{h}^{-1}$  ab. Auch bei den ammoniumhaltigen Varianten änderte sich das Bild. Zeigte die Ammoniumbehandlung im 3-Blattstadium noch die höchsten Zeatin/Zeatinribosid-Transportraten, so waren diese im Vergleich zu den anderen N-Formen dramatisch gefallen und erreichten nur noch ein Niveau von 2,8  $\mu\text{g Pflanze}^{-1} \text{h}^{-1}$ , das auf demselben Niveau wie der Wert der 50 % Nitrat- und 50 % Harnstoffvariante liegt. Die Ammoniumnitrat-Behandlung zeigte im Vergleich zu den anderen N-Formen ebenfalls etwas geringere Transportraten.

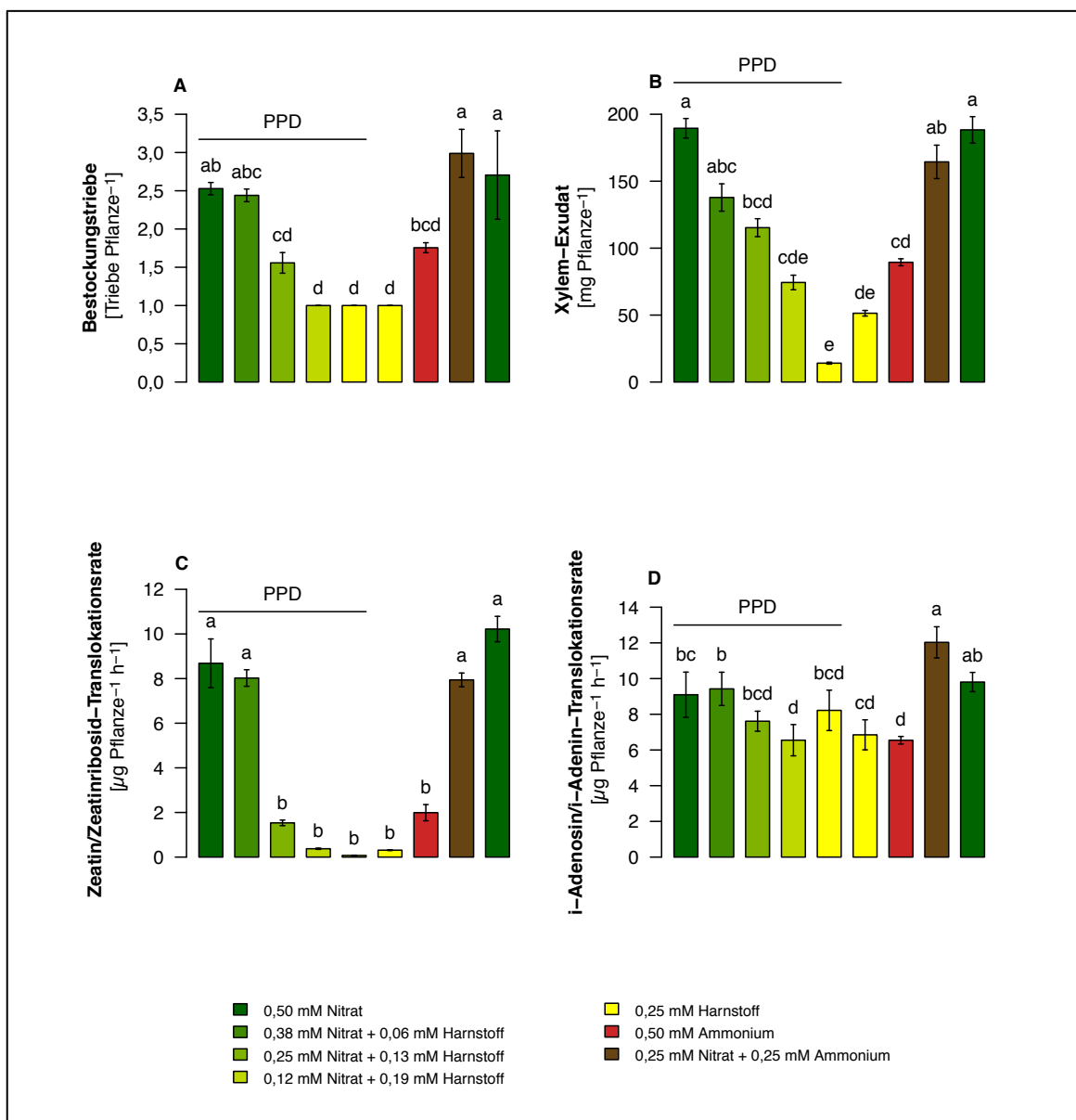




Dagegen zeigten die Isopentenyl-Adenin/Isopentenyl-Adenosin-Transportraten auch im 5-Blattstadium keine klare Abhängigkeit von der N-Behandlung. Bis auf geringe Abweichungen zeigten außer der Ammoniumnitrat-Variante die Pflanzen aller anderen N-Formen ähnliche Translokationsraten. Einen möglichen Effekt dieser Phytohormon-Formen auf die Bestockung ließ sich daher so gut wie ausschließen.

### 7-Blattstadium

Zum Ende der Bestockung wurde der Einfluss der verschiedenen N-Formen auf die Bestockung noch deutlicher (Abbildung 7 [A]). Die Nitratvarianten und die Nitratharnstoff-Mischernährung mit  $\frac{3}{4}$  Nitrat und  $\frac{1}{4}$  Harnstoff hatten noch weitere Bestockungstriebe angelegt und zeigten jetzt 2,5 und 2,4 Bestockungstriebe Pflanze<sup>-1</sup>. Die Behandlungen mit höherem Harnstoffanteil oder Harnstoff als ausschließlicher N-Quelle bestockten nur tendenziell oder hatten die Triebeanlage im Vergleich zum 5-Blattstadium komplett eingestellt.



**Abbildung 7:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die [A] Bestockung, [B] Xylemexsudat-Produktion, [C] Zeatin- und Zeatinribosid-Transportrate und [D] Isopentenyl-Adenin- und Isopentenyl-Adenosin-Transportrate im 7-Blattstadium von Sommergerste. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 40 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

Genau dieselbe Neigung war bei den Pflanzen der Ammoniumbehandlung zu beobachten, die seit dem 5-Blattstadium die Bestockung ebenfalls einstellten und somit eine unveränderte Triebzahl zeigten. Nur wenn zu dem Ammonium noch Nitrat in der Nährlösung zusätzlich angeboten wurde, waren die Gerstenpflanzen in der Lage weitere Triebe anzulegen und kamen dann auf 3,0 Triebe Pflanze<sup>-1</sup>.

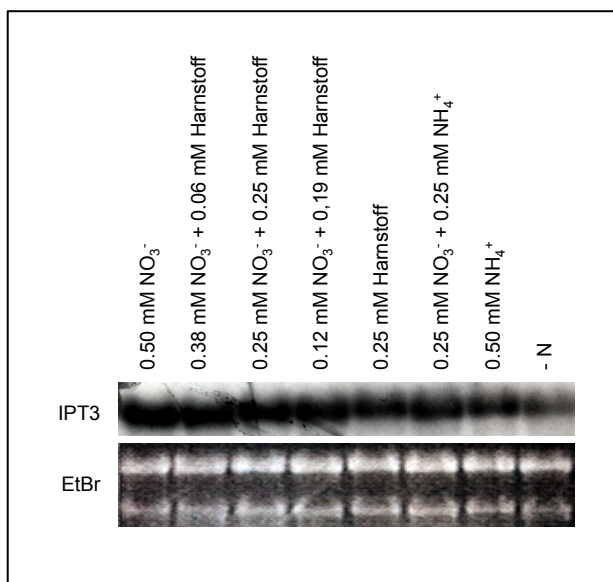
Die Xylemexsudat-Erträge der einzelnen Varianten zeigten auch keine wesentlichen Änderungen im Verhältnis zueinander (Abbildung 7 [B]). Nur die Menge im Sammelintervall stieg noch einmal deutlich an und schwankte im gesamten Versuch zwischen 14,1 mg Pflanze<sup>-1</sup> in der Harnstoffvariante mit PPD und 189,5 mg Pflanze<sup>-1</sup> in der Nitratvariante mit PPD.

Auch bei den Zeatin/Zeatinribosid-Transportraten waren keine wesentlichen Veränderungen zwischen den Varianten zu beobachten (Abbildung 7 [C]). Die Transportraten verringerten sich tendenziell im Vergleich zu den Werten im 5-Blattstadium. Die Werte zeigten auch zum Ende der Bestockung noch einen deutlich parallelen Verlauf mit den Bestockungstrieben, wiederum mit Ausnahme der Ammoniumnitrat-Variante.

Die Isopentenyl-Adenin/Isopentenyl-Adenosin-Transportraten zeigen auch im 7-Blattstadium keine offensichtliche Beeinflussung durch die angebotenen N-Formen (Abbildung 7 [C]). Wie schon im 5-Blattstadium wiesen die Pflanzen der Ammoniumbehandlung die niedrigste und die der Ammoniumnitrat-Behandlung die höchste Translokationsrate auf.

### *Cytokinin de novo Synthese*

Nachdem von allen gemessenen Parametern die Zeatin/Zeatinribosid-Transportrate mit der Bestockung der Pflanzen die engste Beziehung zeigte, stellt sich die Frage, ob die N-Formen die Cytokininsynthese in der Wurzel beeinflussen. Um dies zu untersuchen, wurde das Expressionsniveau der Isopentenyltransferase3 (IPT3) in Wurzelproben über eine Northern Analyse untersucht. Die Isopentenyltransferase ist das Schlüsselenzym bei der Neusynthese und das von ihr gebildete Produkt der Ausgangsstoff aller biologisch aktiven Cytokinine.



**Abbildung 8:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf das Expressionsniveau eines IPT3-Homologs in Sommergerstenwurzeln. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 40 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert. Die EtBr-Färbung des Gels dient als Ladungskontrolle.

Gegenüber der Kontrolle ohne N-Düngung zeigten alle Stickstoffbehandlungen eine deutliche Zunahme des Expressionsniveaus der IPT3-RNA (Abbildung 8). Die Unterschiede zwischen den N-Formen waren allerdings unerwarteterweise gering. Es ließ sich zwar mit zunehmenden Nitratkonzentrationen in der Nährlösung auch eine Zunahme des Expressionsniveaus beobachten, dies war aber so gering, dass sich dadurch die Unterschiede in der Bestockung nicht schlüssig erklären ließen.

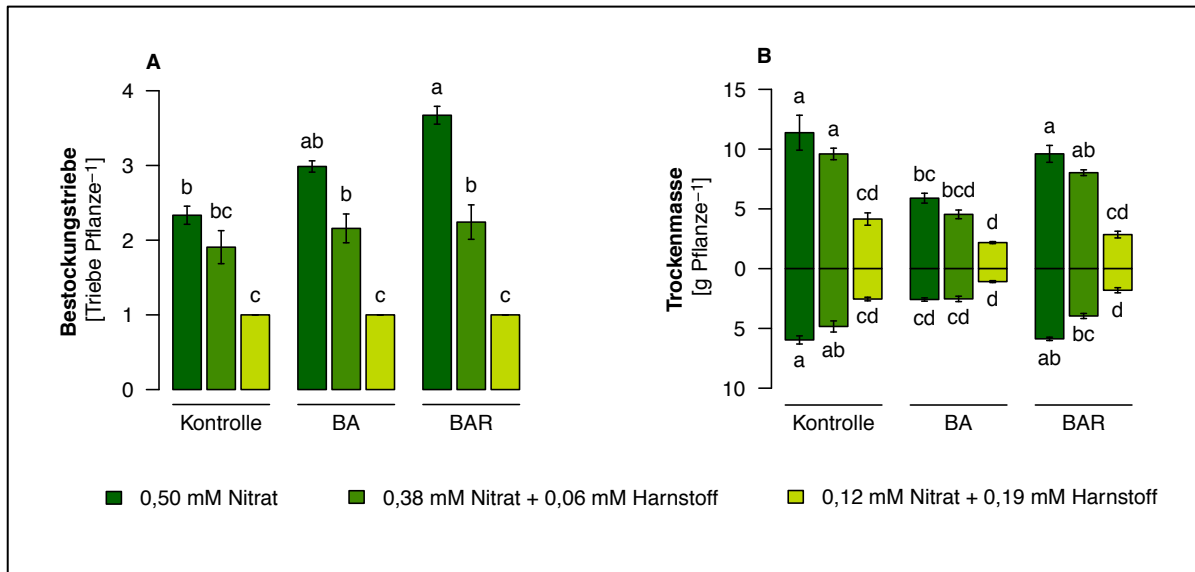
Nachdem die de-novo Synthese als Erklärung für die unterschiedlichen Zeatin/Zeatinribosid-Transportraten unter dem Angebot der verschiedenen N-Formen weniger wahrscheinlich erschien, stellte sich die Frage, ob die Transportraten im Xylem durch einen anderen Prozess beeinflusst wurden oder ob die Cytokinine auch wirklich den Einfluss der verschiedenen N-Formen auf die Bestockung ausübten. Um der Beantwortung dieser Fragen etwas näher zu kommen, wurde in einem weiteren Versuch geklärt, ob man mit der Applikation von exogenem Cytokinin auch in Varianten, die N-formenbedingt keine Bestockung mehr zeigten, die Bestockung wiederherstellen oder erhöhen kann.

### *Einfluss von exogenem Cytokinin auf die Bestockung*

Als hydroponisch kultivierte Gerstenpflanzen das 3-Blattstadium erreicht hatten, wurden der Nährlösung 10  $\mu\text{M}$  eines Cytokinins zugegeben. Dazu wurden zum einen Benzyladenin (BA) als aktive Form und zum anderen Benzyladenosin-Ribosid (BAR) als ribosilierte Form von Benzyladenin eingesetzt. Als Stickstoffquelle wurden den Pflanzen 0,50 mM N als Nitrat,  $\frac{3}{4}$  Nitrat und  $\frac{1}{4}$  Harnstoff oder  $\frac{3}{4}$  Harnstoff und  $\frac{1}{4}$  Nitrat zur Nährlösung angeboten. Pflanzen mit Cytokininzugabe zur Nährlösung verdunsteten, ungeachtet der angebotenen N-Form, deutlich mehr Wasser aus der Nährlösung als die Pflanzen mit gleicher N-Form ohne Hormonzugabe, und sie bildeten auch deutlich längere Wurzelhaare aus. Das war ein erstes Zeichen, dass sowohl das Benzyladenin (BA) als auch das Benzyladenosin (BAR) in der Pflanze eine Reaktion auslöste. Verlängerte Wurzelhaare konnten auch bei Arabidopsis beobachtet werden, bei denen ein hoher Cytokininpool in der Pflanze durch die Überexpression einer Isopentenyltransferase (IPT) bewerkstelligt wurde (Kuderova, et al., 2008).

Auch auf die Bestockung hatten beide Cytokininformen eine positive Wirkung (Abbildung 9 [A]). So stieg die Anzahl der gebildeten Bestockungstriebe in den Nitratvarianten von 2,3 in der Kontrolle auf 3,0 in der BA-Variante an. Statistisch zu sichern war die bestockungsfördernde Wirkung der Cytokiningabe im Vergleich zur Kontrolle aber nur in der BAR-Variante die mit 3,7 Trieben deutlich stärker bestockte. Überraschenderweise gelang es nicht, die Bestockung durch die Cytokiningabe in den Varianten mit der Harnstoffnitrat-Mischernährung anzuregen. Zwar bestockten die Pflanzen, die als Stickstoffquelle  $\frac{3}{4}$  Nitrat und  $\frac{1}{4}$  Harnstoff zur Verfügung hatten, mit 1,9 Trieben Pflanze<sup>-1</sup> in der Kontrolle etwas geringer als die ausschließlich mit Nitrat ernährten Pflanzen, doch es war weder mit Benzyladenin (2,1 Trieben Pflanze<sup>-1</sup>) noch mit der ribosilierten Form Benzyladenosin (2,2 Trieben Pflanze<sup>-1</sup>) möglich, die bestockungshemmende Wirkung des Harnstoffs in der Nährlösung signifikant zu überkommen. In Übereinstimmung mit dem vorhergehenden Versuch bestockten die Varianten bei einer N-Ernährung, die aus einem Teil Nitrat und drei Teilen Harnstoff bestand, überhaupt nicht mehr. Die Pflanzen bildeten also nur den Haupttrieb. Die Anlage von Nebentrieben konnte mit den angebotenen Cytokininformen nicht einmal tendenziell gefördert werden, denn alle drei Varianten bildeten nur den Haupttrieb und in den Blattscheiden war kein Ansatz eines sich streckenden Bestockungstriebes zu finden.

Unerwarteterweise reagierte das Trockengewicht sowohl im Spross als auch bei der Wurzel negativ auf die Cytokininzugabe. Vor allem Benzyladenin (BA) führte zu einer starken Verringerung der Wurzel- und Sprossbildung (Abbildung 9 [B]). Wurden nur 5  $\mu\text{M}$  BA oder BAR in der Nährlösung angeboten, zeigte sich bei der Bestockung nur eine tendenzielle Zunahme der Anzahl der Triebe, und die Trockenmasse unterschied sich im Vergleich zur Kontrolle nicht.



**Abbildung 9:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen und 10  $\mu\text{M}$  des Cytokinins Benzyladenin (BA) und Benzyladenosin (BAR) auf die [A] Bestockung und die [B] Trockenmasse von Sommergerste. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 30 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen und Cytokinen weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

Nachdem sich in allen in dem Langzeitversuch getesteten Nitrat- und Harnstoffnitrat-Varianten die Wurzelhaarlänge und die Verdunstung unter der Zugabe von BA und BAR vergrößerte, lag die Vermutung nahe, dass die Cytokinine zwar von der Wurzel aufgenommen und auch in den Spross verlagert wurden. Allerdings könnte dies in den harnstoffhaltigen Varianten in zu geringem Umfang geschehen sein, sodass die Bestockung damit unbeeinflusst blieb.

### *Einfluss der N-Formen auf die Verlagerung von Cytokinen im Xylem*

Um zu klären, ob das BA und BAR von der Wurzel aufgenommen und in den Spross transportiert wurde, wurde die Transportrate der beiden Cytokine im Xylem gemessen. Damit sich die Pflanzen möglichst homogen entwickelten, wurden diese bis zum 5-Blattstadium mit Ammoniumnitrat als N-Quelle herangezogen. Die Inkubationszeiten mit den N-Formen und den Cytokinen wurde möglichst kurz gehalten, um sekundäre Veränderungen weitgehend auszuschließen. Die Pflanzen wurden 48 Stunden vor der Xylemexsudat-Gewinnung von Ammoniumnitrat-Ernährung auf 0,5 mM Stickstoff entweder in Form von Nitrat, Ammonium oder Harnstoff umgesetzt. Wurde die Inkubationszeit um 12 Stunden kürzer gewählt, zeigten die im Xylemsaft gemessenen BA- und BAR-Konzentrationen eine deutlich stärkere Schwankungsbreite. 12 Stunden vor der Ernte wurden den unterschiedlichen Varianten jeweils 100  $\mu\text{M}$  Benzyladenin (BA) oder Benzyladenosin (BAR) zugegeben. Da selbst in dem Kurzzeit-Experiment die cytokininbehandelten Pflanzen, vor allem in der Ammonium-, aber auch tendenziell in der Nitrat- und Harnstoffbehandlung deutlich mehr verdunsteten (Abbildung 33 [A] Annex) und bei der Ernte keine

Xylemexsudate mehr produzierten, wurden bei allen Behandlungen die Sprosse mit einer transparenten Plastikfolie überdeckt, um den Transpirationsverlust zu verringern. Trotz dieser Maßnahme war es immer noch möglich, deutliche Unterschiede in der Xylemexsudationsleistung nach externer Hormonzugabe zu beobachten (Abbildung 10 [A]). Die Behandlungen ohne Cytokinine zeigten mit durchschnittlich  $14,6 \text{ mg Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  die höchste Xylemexsudationsleistung. Wurde BA zugesetzt, wurden in allen N-Formen im Mittel mit  $9,5 \text{ mg Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  signifikant niedrigere Werte im Vergleich zur Kontrolle gemessen. In der Anwesenheit von BAR, verringerten sich die Transportraten noch auf durchschnittlich  $8,1 \text{ mg Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

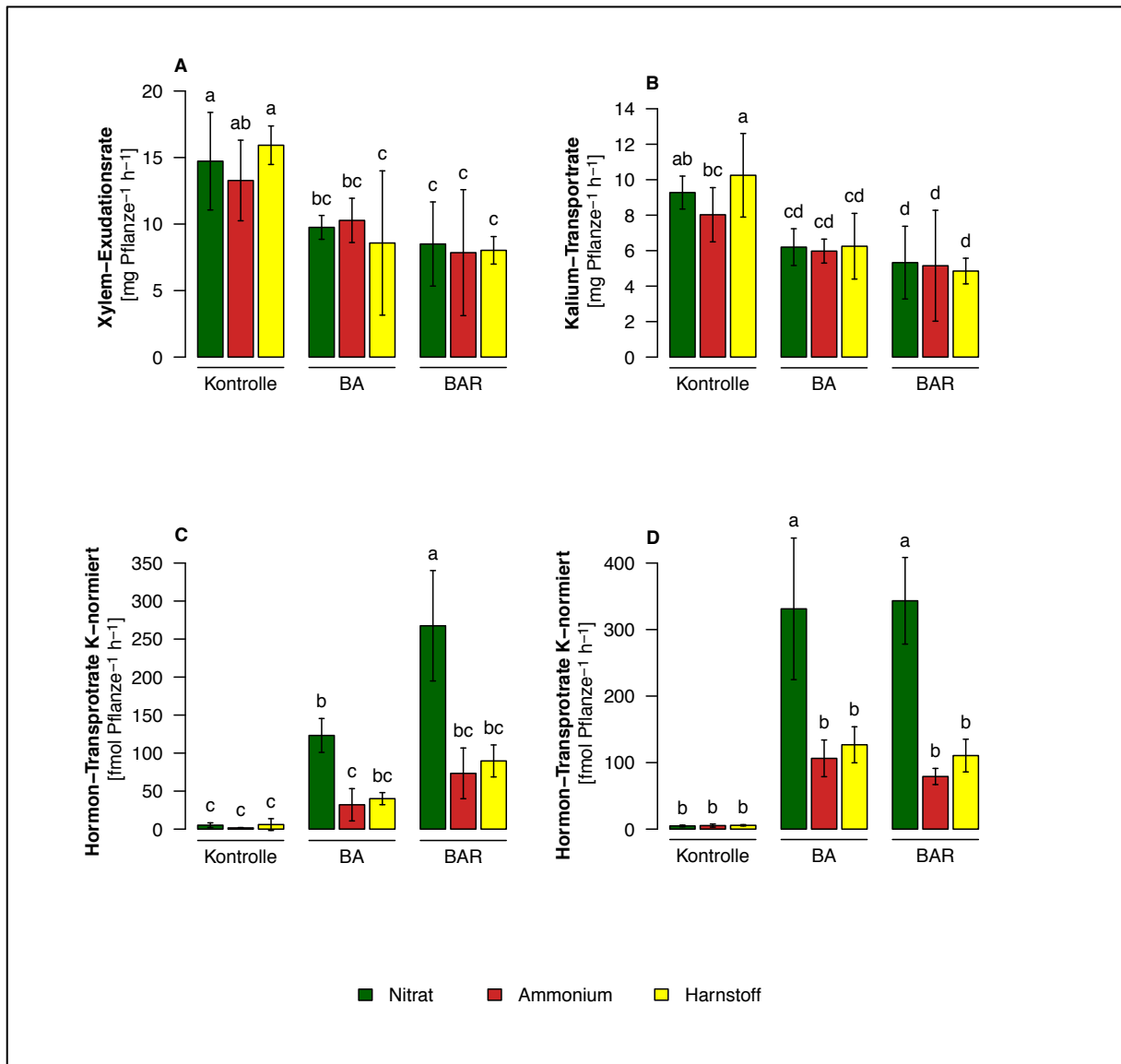
Die Xylemexsudations-Rate hängt vom Wurzelndruck einer Pflanze ab (Marschner, 2012). Um auszuschließen, dass mit den verschiedenen N-Formen und der Zugabe der beiden Hormone der Wurzelndruck nicht ungleich beeinflusst wird, wurde neben der Exsudationsrate auch die Transportrate von Kalium im Xylem bestimmt. Relative Unterschiede in den K-Translokationsraten spiegelten die Unterschiede in den gewonnenen Xylemexsudat-Mengen wider (Abbildung 10 [B]).

Die in den Exsudaten gemessenen BA- und BAR-Konzentrationen wurden als Translokationsraten angegeben, um Konzentrations- oder Verdünnungseffekte, die aufgrund von unterschiedlichen Exsudationsmengen entstehen können, herauszurechnen. Außerdem wurden die Transportraten zusätzlich mit Hilfe der Kalium-Transportraten normalisiert. Die Normalisierung führte zu keiner signifikanten Änderung der Verhältnisse der gemessenen Hormontranslokationsraten der Versuchsvarianten zueinander. Aber sie minimierte die Schwankungsbreite der erhobenen Datenpunkte einer Behandlung und führte dadurch zu geringeren Standardabweichungen und ermöglichte das statistische Absichern der Unterschiede zwischen den Behandlungen.

Wie nicht anders zu erwarten war, konnten in der Kontrolle ohne jegliche Cytokininzugabe nur sehr geringe Werte von BA/BAR zwischen  $1,6$  und  $6,0 \text{ fmol Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  gefunden werden (Abbildung 10 [C]). Setzte man der Nährlösung für 12 Stunden  $100 \mu\text{M}$  Benzyladenin (BA) zu, erhöhten sich in der Nitratvariante die Translokationsraten deutlich auf  $123,2 \text{ fmol Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . Diese Beobachtung wurde allerdings nicht in den Behandlungen mit den reduzierten N-Formen Ammonium und Harnstoff gemacht. Diese zeigten im Vergleich zum Nitrat mit  $32,0 \text{ fmol Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  in der Ammonium- und  $40,1 \text{ fmol Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  in der Harnstoffvariante 3- bis 4-mal geringere Transportraten. Bot man in der Nährlösung den Pflanzen statt Benzyladenin die ribosylierte Form Benzyladenosin (BAR) an, stiegen die gemessenen BA/BAR-Translokationsraten noch einmal deutlich an. Unter Nitraternährung wurden  $267,5 \text{ fmol Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  im Xylem transportiert. Auch hier zeigten die Ammonium- und Harnstoffvarianten mit  $73,4$  und  $89,7 \text{ fmol Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  auch um 3 bis 4 Mal geringere Raten im Vergleich zur Nitratbehandlung. Es zeigte sich also, dass im Gegensatz zu Nitrat die N-Formen Ammonium und Harnstoff die Cytokininaufnahme oder -verlagerung hemmten. Außerdem schien BAR besser von der Wurzel aufgenommen und im Xylem verlagert zu werden als BA.

Um dies genauer zu untersuchen, wurden bei jeder Pflanze 5 Wurzelspitzen an den seminalen Wurzeln abgeschnitten. Damit sollte sichergestellt werden, dass beide Cytokininformen ähnlich gut in die Wurzel gelangen konnten. Interessanterweise zeigte sich, dass durch das Abschneiden der Wurzelspitzen die Unterschiede in der Translokationsrate von BA und BAR zwischen den Cytokininvarianten verschwanden (Abbildung 10 [D]). Aber die Unterschiede zwischen den N-Formen blieben in demselben Umfang erhalten. So konnte man bei der Nitratbehandlung eine BA- bzw. BAR-Transportrate von durchschnittlich  $337 \text{ fmol Pflanze}^{-1} \text{ h}^{-1}$  finden. Bei den reduzierten N-Formen waren die Transportraten im

Mittel mit 93 fmol Pflanze<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> bei Ammonium oder 119 fmol Pflanze<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> bei Harnstoff ebenfalls wieder 3 bis 4 Mal geringer als in der Nitratvariante.



**Abbildung 10:** Einfluss der N-Formen Nitrat, Ammonium und Harnstoff auf die Translokationsraten von Benzyladenin (BA) oder Benzyladenosin (BAR) im Xylem. Gerstenpflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 25 Tage auf Nährlösung mit 0,5 mM N als Ammoniumnitrat weiterkultiviert. Die Pflanzen wurden 48 h vor der Sammlung der Xylemexsudate auf 0,5 mM N in Form von Nitrat, Ammonium oder Harnstoff umgesetzt. 12 h vor der Ernte wurden den Nährlösungen 100µM BA oder BAR zugesetzt. [A] Xylem-Exsudationsrate, [B] Kalium-Transportrate im Xylem, [C] BA- und BAR-Transportrate im Xylem und die [D] BA- und BAR-Transportrate im Xylem nachdem Wurzelspitzen abgeschnitten wurden, um den Eintritt von BA und BAR ins Xylem zu erleichtern. Säulen repräsentieren Mittelwerte ± Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

## Diskussion

In Rahmen der vorliegenden Arbeiten konnte gezeigt werden, dass die unterschiedlichen N-Formen Nitrat, Ammonium und Harnstoff, aber auch die Mischformen wie Ammoniumnitrat und Harnstoffnitrat das Ausmaß der Bestockung bei Sommergerste beeinflussen. Während die Zugabe von Nitrat und vor allem Ammoniumnitrat zur Nährlösung die Bestockung deutlich förderte, hemmten die reduzierten N-Formen diese drastisch. Ein bestockungsfördernder Effekt von Stickstoff, vor allem in Form von Ammoniumnitrat ist in der Literatur in zahlreichen Quellen zu finden. In diesen Studien wurde vorwiegend Weizen in Nährlösung kultiviert und mit Nitrat, Ammonium oder Ammoniumnitrat versorgt. Dabei stand neben dem Einfluss der eingesetzten N-Form auf die Bestockung (Heberer & Bellow, 1989, Bellow & Heberer, 1990 und Wang & Bellow, 1992) auch der Effekt der N-Formen auf die Aufnahme anderer Nährstoffe (Wang & Bellow, 1996 und Cox & Risenauer, 1973) oder den Phytohormonhaushalt (Chen et al., 1998) im Mittelpunkt der Betrachtungen. Die höchsten in der Literatur berichteten Triebzahlen erreichten dabei, wie auch in der vorliegenden Arbeit, die Ammoniumnitrat-Varianten. Die geringste Bestockung war, bis auf eine Ausnahme, grundsätzlich bei einer ausschließlichen Ammoniumernährung vorzufinden. In der Ausnahme, in der die Ammoniumvariante ebenfalls deutlich bestockte, geht aber nicht klar hervor inwieweit das Ammonium zwischen den Nährlösungswechseln nicht doch zu Nitrat oxidiert wurde und somit ein zeitlich wiederkehrendes Angebot an Ammoniumnitrat in der Nährlösung gegeben war (Chen et al., 1998). Dies würde die deutlich stärkere Bestockung der Ammonium- im Vergleich zur Nitratvariante erklären, die im Gegensatz zu den oben genannten Berichten und dieser Arbeit steht.

Als Erklärung für eine geringere Bestockungsleistung und den Rückgang der Trockenmasse in den Nitratvarianten im Vergleich zu einem Ammoniumnitrat-Angebot, die in dieser Arbeit und der aufgeführten Literatur beobachtet wurde, könnte die energetisch deutlich ungünstigere Nitratassimilation im Vergleich zu der von Ammonium dienen (Cox & Risenauer, 1973 und Reisenauer, 1978). Diese sollte dann allerdings vor allem unter den lichtlimitierenden Bedingungen der Klimakammer zu beobachten sein. Allerdings sollte nach dieser Theorie zumindest auch die Ammoniumvariante eine deutlich bessere Trockenmassebildung zeigen, da sie deutlich weniger Energie für den Einbau des  $\text{NH}_4^+$  in die Aminosäuren benötigt als die Nitratvarianten. Zudem ist unter Feldbedingungen die Besonnung der Bestände deutlich besser als in den Klimakammern und somit sollte dieser Aspekt unter Praxisbedingungen eher in den Hintergrund treten. Aus diesem Grund wurde in der Arbeit dieser Aspekt nicht weiter untersucht.

Für die bestockungshemmende Wirkung des Harnstoffs ließen sich in der Literatur keine Untersuchungsansätze finden, die man zur Beurteilung oder Bewertung der in dieser Arbeit gewonnenen Daten direkt nutzen könnte. Allerdings wird im Zusammenhang mit der Ammonium- oder Harnstoffernährung immer wieder über das Auftreten von Symptomen, die mit gehemmtem Pflanzenwachstum einhergehen, berichtet, die durch eine Ammonium- oder Harnstofftoxizität erklärt wurden.

### *Wachstumshemmung durch Ammonium*

In einigen Veröffentlichungen wird gezeigt oder geschlussfolgert, dass das Pflanzenwachstum durch eine Ammoniumtoxizität deutlich reduziert werden kann (Reisenauer, 1978, Gerendás et al., 1997, Magalhaes et al., 1992 und Perarson & Steward, 1993). Nur wenige Pflanzenarten, wie zum Beispiel Koniferen zeigten bei reiner Ammonium- im Vergleich zu einer Ammoniumnitrat-Ernährung keine Wachstumsdepression. Sie diskriminieren Nitrat

gegenüber Ammonium sogar bei der Aufnahme aus dem Boden (Kronzucker et al., 1997). Die Gründe für Wachstumsdepressionen, die durch ein ausschließliches Ammoniumangebot ausgelöst werden, könnten auf unterschiedlichen Effekten der Ammoniumernährung basieren:

(i) Die Gründe für die schlechtere Bestockung und das geringere Biomassewachstum gegenüber Nitrat- und Ammoniumnitrat-Varianten könnte an der Versauerung des Mediums liegen, da bei der  $\text{NH}_4^+$ -Aufnahme Protonen abgegeben werden (Baker et al., 1966 und Marschner, 2012). Allerdings wurde die Nährlösung in den gezeigten Versuchen mit Kalziumkarbonat gepuffert und die pH-Werte sanken auch bei Pflanzen im 7-Blattstadium in den 2 Tagen bis zum nächsten Nährlösungswechsel nie unter 6,5 ab. Somit sollte es möglich sein, den pH-Wert als Erklärungsansatz für die gehemmte Bestockung unter Ammonium- und Harnstoffeinfluss in den hier gezeigten Versuchen auszuschließen.

(ii) Eine weitere Möglichkeit könnte das Absinken des pH-Wertes im apoplastischen Raum durch die Ammoniumaufnahme sein (Gerendás et al., 1997 und Bligny et al., 1997). Dies kann aber in der Arbeit für die Harnstoffvarianten weitestgehend ausgeschlossen werden, da zum einen der zugesetzte Ureaseinhibitor sogar in der Pflanze seine Wirkung zeigte, was die erhöhten Harnstoffkonzentrationen im Spross nahelegen und somit von einer Aufnahme von Harnstoff ausgegangen werden kann, die keine Protonenabgabe mit sich zieht. Zum anderen waren die Konzentrationen an kationischen Mikronährstoffen in der Wurzel im Vergleich zur Nitraternährung zwar niedriger, aber sie lagen immer noch deutlich über den angestrebten Versorgungszuständen (Bergmann & Neubert, 1976). Diese hohen Konzentrationen an metallischen Mikronährstoffen deuten eher auf ein Ausfallen der Mikronährstoffe im Wurzelapoplasten hin und wären bei einem niedrigen apoplastischen pH-Wert eher unwahrscheinlich. Im Gegensatz dazu führte die Ammoniumernährung bei den Mikronährstoffen mit Ausnahme von Zink eher zu geringeren Anreicherungen in der Wurzel, was auf einen abgesenkten pH-Wert im Zwischenzellraum hindeuten könnte. Es besteht also die Möglichkeit, dass ein saurer apoplastischer pH-Wert dazu beitrug, dass die Ammoniumbehandlungen weniger bestockten und Biomasse bildeten als die nitratversorgten Varianten. Allerdings kann man diesen Effekt für die Harnstoffvarianten ausschließen. Vielmehr wiesen diese Beobachtungen deutlich darauf hin, dass in den Versuchen die Harnstoffvarianten den Zellen die Möglichkeit boten, den Stickstoff auch als Harnstoff aufzunehmen, was den apoplastischen pH-Wert nicht beeinflusst.

(iii) Ein weiterer Erklärungsansatz könnte eine Limitierung der Kohlenhydratversorgung sein, welche beim Einbau von Ammonium in Aminosäuren in den Wurzeln entsteht. Eine Depletierung von Kohlenhydraten könnte theoretisch einen Anstieg der Ammoniumkonzentrationen im Wurzelgewebe auslösen (Kronzucker et al., 1998). Diese Möglichkeit scheidet bei den hier erhaltenen Daten eher aus. Ansonsten müsste die Ammoniumnitrat-Variante ähnliche Symptome zeigen. Denn hier müsste die limitierende Photosyntheseleistung in den Klimakammern gleich doppelt zuschlagen. Zum einen durch den Energieverbrauch der Nitratreduktion und zum anderen durch die limitierte Lieferung des 2-oxo-Glutarats für den Aminosäureaufbau.

(iv) Auch eine zu hohe Konzentration von Ammonium im Sprossgewebe könnte für das retardierte Wachstum in den Ammonium- oder auch den Harnstoffvarianten eine mögliche Erklärung sein. Allerdings waren die höchsten Ammoniumkonzentrationen im Versuch, die in der Ammoniumvariante mit  $161,9 \mu\text{g g}^{-1}$  TM gefunden wurden, nur 0,6-fach höher als in der Nitratvariante. Im Vergleich dazu fand man in Studien, die die Ammoniumtoleranz in Maissorten untersuchten, erst eine Wachstumsreduktion, wenn die Ammoniumwerte im Sprossgewebe das 2- bis 4-fache der in Nitratvarianten festzustellenden Konzentrationen



erreichten (Schrotemeyer et al., 1996). Aber auch in Tomate und Raps wurden unter einer Ammoniumernährung deutlich höhere  $\text{NH}_4^+$ -Konzentrationen gemessen, bevor die Pflanzen das Wachstum verlangsamten und weniger Biomasse bildeten (Schjoerring et al., 2002).

Es kann also gefolgert werden, dass weder toxische Ammoniumkonzentrationen im Gewebe noch pH-Effekte in der Nährlösung oder im Apoplasten, die durch die Ammoniumaufnahme oder die limitierte Bereitstellung von C-Skeletten entstanden sein könnten, die bestockungshemmende Wirkung der Ammonium- und Harnstoffbehandlungen erklären können.

### *Harnstofftoxizität*

Bei der Verwendung von Harnstoff als alleiniger N-Quelle in der Nährlösung oder zur Blattapplikation finden sich in der Literatur Vermutungen und Beobachtungen, dass im Pflanzengewebe rasch physiologisch toxische Konzentrationen erreicht werden, die das Pflanzenwachstum hemmen oder die Blattfläche schädigen (Krogmeier et al., 1989 und Luo et al., 1993). So zeigte eine Publikation, in der Weizen und Hirse im Feld ausschließlich mit Harnstoff in Verbindung mit Ureaseinhibitoren (PPD und NBPT) gedüngt wurden, dass die Blattnekrosen und die Harnstoffkonzentrationen in den Blättern bei dem Zusatz von diesen Inhibitoren deutlich erhöht waren (Krogmeier et al., 1989). Allerdings lagen die im Weizen gemessenen Harnstoffkonzentrationen in den symptombefallenen Blättern mit 0,5 % ( $5 \text{ mg g}^{-1}$ ) mehr als 3-mal höher als die in dieser Arbeit in Sommergerste gemessenen höchsten Werte (Abbildung 3 [C]). Wird der Harnstoff mit Ureaseinhibitor (PPD) auf die Blätter von Sojabohnen appliziert, traten die ersten Nekrosen erst auf, als die Harnstoffkonzentrationen im Blatt Werte über 0,1% erreichten. Deutlicher wurden die Symptome, wenn Konzentrationen über 0,4% in der Trockenmasse gemessen wurden (Krogmeier et al., 1989). Allerdings beobachtet man in der Praxis, dass Soja auch deutlich schneller auf Blattdüngungsmaßnahmen mit Nekrosen reagiert im Vergleich zum Weizen.

Weitere Arbeiten, die sich mit der Ernährung von verschiedenen Blattgemüsen mit Harnstoff in Nährlösung befassten, zeigten eine Veränderung des Wuchses, die auf den drastischen Abfall des pH-Werts in der Nährlösung zurückgeführt wurde (Luo et al., 1993). Der Abfall des pH-Werts lässt darauf schließen, dass der Harnstoff zum überwiegenden Teil nicht mehr als Harnstoff von den Pflanzen aufgenommen wurde, sondern als Ammonium oder noch wahrscheinlicher sogar als Nitrat. Die Versauerung des Mediums kann nämlich nicht durch die Hydrolyse des Harnstoffs zu Ammonium erklärt werden, was sogar einen Anstieg des pHs bewirken müsste, sondern durch die Oxidation von Ammonium zu Nitrat, wobei deutlich mehr Protonen freigesetzt werden.

Der Vergleich der Harnstoffkonzentrationen, die in dieser Studie in Sommergerste gefunden wurden, mit Literaturwerten aus Weizen, Sorghum und Soja, lassen somit keinen Rückschluss auf das Erreichen toxischer Harnstoffkonzentrationen im Blattgewebe zu.

Überraschenderweise erhöhte die Zugabe des Ureaseinhibitors PPD, unabhängig davon welche N-Form angeboten wurde, die Harnstoffkonzentrationen im Spross (Abbildung 3 [C]). Das legt nahe, dass der Inhibitor nicht nur die Ureaseaktivität in der Nährlösung hemmte, sondern auch von der Wurzel aufgenommen in den Spross verlagert wurde und auch dort die Hydrolyse in erheblichem Umfang verringerte.

Dass die gemessenen Harnstoffkonzentrationen im Spross grundsätzlich höher waren als in der Wurzel passt in das Bild, das die Literatur vermittelt. Physiologische Versuche zeigten, dass der Harnstofftransport in den Spross mit der Transpiration korreliert (Wilson & Walker, 1988), (Wilson et al., 1988). Dies kann darauf zurückzuführen sein, dass vor allem bei hohen Harnstoffkonzentrationen in der Nährlösung der Harnstofftransport über

Aquaporine vermittelt werden kann (Liu et al., 2003). In den Behandlungen ohne Harnstoffanteil und ohne Ureaseinhibitor lagen die Harnstoffkonzentrationen auf einem konstant niedrigen Niveau, das zwischen 0,36 und 0,52 mg g<sup>-1</sup> TM schwankte (Abbildung 3 [C]). Dieser Harnstoff kam höchstwahrscheinlich aus dem Ornithinzyklus. In dikotylen Pflanzen scheinen diese „Basiswerte“ deutlich höher zu liegen, wie Untersuchungen in Tomaten zeigten, die unter Ammoniumnitrat in Nährlösung wuchsen und ca. 1,2 mg Harnstoff g<sup>-1</sup> TM aufwiesen (Nicoulaud & Bloom, 1998). Dagegen findet man in der Literatur für monocotyle Pflanzen deutlich niedrigere Harnstoffkonzentrationen. So fand man in Reis, wenn als N-Quelle in der Nährlösung Ammoniumnitrat zur Verfügung stand, nur Konzentrationen von 0,19 mg g<sup>-1</sup> TM, was ca. der Hälfte im Vergleich zu den hier vorliegenden Werten entspricht (Gerendas & Sattelmacher, 1998). Allerdings wurde bei dem Reisexperiment noch zusätzlich Nickel zugegeben, um die Ureaseaktivität zu steigern und es konnte nicht ganz ausgeschlossen werden, dass Harnstoff bei der verwendeten Heißwasserextraktion thermisch hydrolysierte.

Die in dieser Arbeit gemessenen Harnstoffkonzentrationen liegen also deutlich unter den Werten, die in der Literatur beim Weizen als kritisch bewertet wurden und somit lässt sich eine Harnstofftoxizität als Erklärung der reduzierten Bestockung mit steigendem Harnstoffangebot in der Nährlösung als unwahrscheinlich bewerten. Unterstrichen wird diese Schlussfolgerung auch durch die Beobachtung, dass die noch bestockende Variante mit einem N-Angebot bestehend aus 50 % Nitrat und 50 % Harnstoff die gleichen Harnstoffkonzentrationen im Blatt aufwies wie die Varianten mit deutlich höherem Harnstoffanteil in der Nährlösung, die das Bestocken gänzlich eingestellt hatten (Abbildung 2 [B] und Abbildung 3 [C]).

### *Unausgewogene Aufnahme von anderen Nährstoffen*

Werden Ammonium oder Nitrat über einen längeren Zeitraum als ausschließliche N-Quelle angeboten, so kann es zu Verschiebungen bei der Aufnahme von anderen kationischen und anionischen Nährstoffen kommen. So zeigte ein Nährlösungsexperiment mit Weizenkeimlingen, dass diese unter Nitratangebot vermehrt Kalzium, Magnesium und Kalium aufnahmen. Dagegen führte die Ernährung mit steigenden Ammoniumanteilen im Medium zu einem Rückgang in der Aufnahme von Kalzium und Magnesium (Cox & Risenauer, 1973). Genau dieselben Beobachtungen konnten auch in der vorliegenden Studie gemacht werden. Als Erklärung für den Rückgang der Bestockung bei Ernährung mit reduzierten N-Formen kann diese Beobachtung aber nicht dienen. Die gemessenen Konzentrationen an Phosphor, Kalium, Magnesium und Kalzium (Abbildung 4) lagen allesamt über den praxisüblichen Ertragsgrenzwerten für die unterschiedlichen Nährstoffe (Bergmann, 1993).

Nachdem weder Effekte auf den pH-Wert noch toxische Konzentrationen im Gewebe von Ammonium und Harnstoff oder Verschiebungen in der Aufnahme anderer Nährstoffe die verringerte Anlage von Nebentrieben unter Harnstoff- oder Ammoniumernährung erklären konnten, stellt sich die Frage, inwieweit die N-Formen auf den Hormonhaushalt der Pflanze wirkten.

### *Hormonelle Regulation*

Das Hauptaugenmerk in dieser Arbeit wurde bei den Phytohormonen auf die Cytokinine gelegt, da diese bei der Regulation des Austreibens von Seitentrieben in monocotylen wie auch in dicotylen Pflanzen beteiligt sind (Müller & Leyser, 2011 und Howell et al., 2003) und auch bei der Anlage von Meristemen, also der Anlage von Seitentrieben, eine entscheidende Rolle spielen (Su et al., 2011). Darüber hinaus wirken Auxine als Gegenspieler der Cytokinine, indem sie eine hemmende Wirkung auf die Bestockung ausüben. Diese wird über das Phänomen der apikalen Dominanz erklärt. Das heißt, der Haupttrieb bildet am meisten Auxine und deren basipetaler Transport unterdrückt das Auswachsen der Meristeme der Seitentriebe. Auxin wird hauptsächlich im Meristem des Haupttriebs gebildet und hier überwiegend in den Bereichen, die zu jungen Blättern ausdifferenziert wurden (Ljung et al., 2001). Entfernt man das Meristem des Haupttriebs fangen die Nebentriebe an zu wachsen. Wird jedoch Auxin auf die Schnittstelle des entfernten Meristems appliziert, stellt sich das Seitentriebwachstum wieder ein (Thimann & Skoog, 1933). Ein verstärktes Auswachsen der Seitenknospen war aber auch bei dem Einsatz des Auxintransport-Inhibitors 2,3,5-Tri-Iodobenzolsäure (TIBA) zu beobachten (Langer et al., 1973, Snyder, 1949, Panigrahi & Audus, 1966 und Harrison & Kaufman, 1980). Dieser Inhibitor unterbindet den basipetalen polaren Transport des Auxins vom Meristem im Stängel abwärts. Allerdings kann die hemmende Wirkung auf die Triebanlage und die Bestockung nicht direkt vom Auxin ausgehen, denn für eine direkte Wirkung müsste es eine Möglichkeit geben, dass das Auxin sich stängelaufwärts in die Knospe des neuen Bestockungstriebs bewegen könnte und das ist offensichtlich nicht gegeben (Sach & Thimann, 1967 und Brooker et al., 2003).

Dagegen ist eine direkte Wirkung der Cytokinine auf das Auswachsen der Seitenknospen zu beobachten. Experimente, in denen Cytokinine direkt auf die Knospen appliziert wurden, führten zu deren Auswachsen, unabhängig davon, ob ein Meristem am Haupttrieb vorhanden war oder ob externes Auxin auf den Haupttrieb appliziert wurde (Wickson & Thimann, 1958, Faiss et al., 1997 und Chatfield et al., 2000). Somit liegt es nahe, dass die Cytokinine das Austreiben der Seitenknospen direkt beeinflussen. Bei der apikalen Dominanz, die durch das Auxin geregelt wird, steuert das im Stängel abwärts transportierte saure Hormon die Cytokininsynthese. Diese Wirkung wird über das AUXIN RESISTANT1 (AXR1) Gen reguliert (Nordstrom et al., 2004). Somit lag es nahe, in einem ersten Schritt mit den Cytokinin die in der Signalkette dem Knospenaustrieb am nächsten gelegene Hormonklasse in den N-Formenversuchen zu analysieren.

In den vorliegenden Versuchen konnte gezeigt werden, dass die reduzierte oder gar eingestellte Bestockung unter harnstoff-, ammonium-betonter Ernährung im Vergleich zur nitrat- oder nitratlastigen Ernährung grundsätzlich mit einem Absinken der Zeatin/Zeatinribosid-Transportrate im Xylem einherging. Die Bestockung folgte sogar proportional den gemessenen Zeatin/Zeatinribosid-Transportraten (Abbildung 5, Abbildung 6 und Abbildung 7). Zu Beginn der Triebanlage im 3-Blattstadium war die Korrelation noch nicht ausgeprägt (Abbildung 5 [A&C]). Vor allem die ammoniumhaltigen Varianten folgten in diesem Stadium dem „Trend“ überhaupt nicht. Ein Grund dafür könnte sein, dass die ammoniumernährten Pflanzen in der Entwicklung etwas zurücklagen und somit noch nicht ganz in der Bestockungsphase angekommen waren. Dies ließ sich aber mit dem groben Maßstab des Erreichens des 3-Blattstadiums nicht genau feststellen. Befanden sich die Gerstenpflanzen dagegen in der Mitte der Bestockungsphase im 5-Blattstadium oder am Ende der Triebanlage im 7-Blattstadium, war der Zusammenhang zwischen Bestockung und der Zeatin/Zeatinribosid-Translokationsrate in allen Varianten deutlich ersichtlich (Abbildung 6 und Abbildung 7).

Dass das Austreiben der Seitentriebe durch Zeatine gefördert wird, zeigte sich auch in einem Weizenversuch, in dem das basale Ende eines Haupttriebs mit einer noch nicht gestreckten Seitentrieb-Knospe in einer Nährlösung kultiviert und die Triebstreckung bonitiert wurde. Es zeigte sich, dass die Zeantinvorstufe Kinetin die Triebstreckung deutlich förderte (Langer et al., 1973). Auch in Hafer ließen sich mit einer ähnlichen Versuchsanstellung vergleichbare Beobachtungen machen (Harrison & Kaufman, 1980).

Interessanterweise zeigten aber in den Versuchen die Isopentenyl-Adenin/Isopentenyl-Adenosin-Transportraten keine Beziehung zur Triebanlage und ließen sich auch nicht durch die verschiedenen N-Formen in ihrer Verlagerungsrate beeinflussen. Es sieht so aus, als ob die unterschiedlichen Substanzen, die unter dem Begriff der Cytokinine zusammengefasst werden, nicht dieselbe Regulation und Wirkungsweise haben, obwohl sowohl Isopentenyl-Adenin, als auch das aktive *trans*-Zeatin und Dehydrozeatin aus demselben Syntheseweg stammen (Hirose et al., 2008). Einzig das als biologisch weniger aktiv geltende *cis*-Zeatin wird über einen anderen Synthesepfad aus demselben Edukt hergestellt (Hirose et al., 2008). Allerdings lässt sich aus Pfropfversuchen, in denen Wurzeln und Sprosse von Wildtyp-Arabidopsis und der Quadruplemutante *atipt1;3;5;7* kombiniert wurden, ersehen, dass das Isopentenyl-Adenin und das *trans*-Zeatin eine Art „Arbeitsteilung“ vornehmen (Matsumoto-Kitano et al., 2008). Die *atipt1;3;5;7* Mutante ist sowohl in der Wurzel auch im Spross im ersten Schritt der Cytokininsynthese gehemmt, indem vier Homologe der Isopentenyltransferase (IPT) inaktiviert wurden. Die Mutanten wiesen sowohl im Spross als auch in der Wurzel nur sehr geringe Konzentrationen an Isopentenyl-Adenin und *trans*-Zeatin auf. So konnte beobachtet werden, dass ein wt-Spross die Isopentenyl-Adeninkonzentration in der *atipt1;3;5;7*-Wurzel anheben konnte. Dies deutet darauf hin, dass das Isopentenyl-Adenin im Spross synthetisiert und von dort in die Wurzel transportiert wird. Hingegen vermochten Wildtyp-Wurzeln die *trans*-Zeatinkonzentration im *atipt1;3;5;7*-Spross anzuheben. *trans*-Zeatin wird also überwiegend in der Wurzel synthetisiert, um dann in den Spross verlagert zu werden (Matsumoto-Kitano et al., 2008). Dieses Phänomen konnte auch schon in etlichen Arbeiten zuvor beobachten werden, wenn auch nicht ganz so eindeutig (Faiss et al., 1997, Beveridge et al., 1997 und Corbesier et al., 2003).

Somit ist es nicht ganz unerwartet, dass in den Xylemexsudaten, die aus der Wurzel stammen, keine deutlichen Unterschiede in der Isopentenyl-Adenin/Isopentenyl-Adenosin-Transportrate durch die verschiedenen N-Formen in der Nährlösung zu finden waren (Abbildung 5 [C], Abbildung 6 [D] und Abbildung 7 [D]). Denn sie werden nicht in der Wurzel gebildet. Einzig die Transportraten, die auf dem gleichen Niveau lagen wie die der Zeatin/Zeatiriboside, verwundern etwas. Denn woher sollen diese Mengen stammen, wenn sie nicht in der Wurzel synthetisiert wurden.

Stellt sich zum Schluss nur noch die Frage, wie die N-Formen auf die Zeatinverlagerung im Xylem wirken. Es konnte beobachtet werden, dass die Cytokinine im Wurzelgewebe von Sonnenblumen positiv mit der Höhe der Stickstoffernährung korrelierten (Wagner & Michael, 1971). Außerdem wurde berichtet, dass auch die Verlagerung von Cytokininen im Xylem eng an die Höhe der Stickstoff-/Nitratversorgung gekoppelt war (Takei et al., 2001 und Rahayu et al., 2005). Diese Beobachtungen führten zu der Hypothese, dass die Cytokinine eine Art Kommunikationsweg darstellen, über den die Sprossentwicklung an die Stickstoffversorgung im Boden anpasst wird (Dodd & Beveridge, 2006). Diese Hypothese lässt sich allerdings durch die Beobachtungen in dieser Arbeit nicht stützen. Denn in den Nährlösungsexperimenten führten nur die Nitrat- und Ammoniumnitrat-Varianten zu einer vermehrten Bestockung, während das Angebot von Harnstoff und Ammonium die Triebanlage deutlich reduzierte oder gar einstellte, obwohl die N-Versorgung in der Pflanze

nicht limitierend war. Es ist also offensichtlich, dass nicht allein die N-Menge für die Cytokinintranslokation in den Spross und somit auch die Sprossentwicklung zuständig ist, sondern auch die angebotene N-Form eine entscheidende Rolle spielt. So zeigten Nährlösungsexperimente in Tomate (Rahayu et al., 2005) und Tabak (Walch-Liu et al., 2000), dass die Cytokininmenge im Xylemexsudat bei einem Nitratangebot weit höher war im Vergleich zu einem Ammoniumangebot. Außerdem ist bei der Cytokininsynthese in Arabidopsis eine Isoform des Schlüsselenzyms Isopentenyltransferase, nämlich AtIPT3, unter Nitrat in seinem Expressionsniveau deutlich hochreguliert (Miyawaki et al., 2004 und Takei et al., 2004). Eine Induktion von IPT3-Homologen in Gerste durch Nitrat konnte aber in dieser Arbeit nicht gezeigt werden (Abbildung 8), obwohl sich die Translokationsrate des Zeatin/Zeatinribosids im Xylem deutlich erhöhte (Abbildung 5 [B], Abbildung 6 [C] und Abbildung 7 [C]). Leider konnten keine Veröffentlichung gefunden werden, in denen der Einfluss von Nitrat auf die Regulation der Isopentenyltransferase in Gräsern untersucht wurde. Es könnte also sein, dass entweder, wie gezeigt, die IPT3-Homologe in Gerste nicht auf ein Nitratangebot reagieren oder dass die nitratstimulierbare Cytokininsynthese in Gerste durch ein anderes IPT-Homolog geregelt wird, das mit der Gensonde, die auf eine konservierte Sequenz in pflanzlichen IPTs ausgerichtet war, nicht erfasst werden konnte. Außerdem könnte man auch mutmaßen, dass die nitratabhängige Regulation der Cytokininsynthese bei Gerste durch das zweite bei der *trans*-Zeatinsynthese beteiligte Schlüsselenzym CYP735A geregelt sein könnte.

Um zu zeigen, dass die Bestockungshemmung durch die Harnstoffernährung wirklich von einer deutlich reduzierten Cytokininversorgung der Seitenknospen ausgeht, wurde versucht, die Bestockung in den Harnstoffnitrat-Mischvarianten durch die Zugabe von Cytokinin in der Nährlösung wieder anzuregen (Abbildung 9). Dafür wurde das synthetische Cytokinin Benzyladenin (BA) und die ribosilierte Form Benzyladenosin (BAR) eingesetzt. Vor allem von Benzyladenosin (BAR) ist bekannt, dass es zur Stimulierung der Bestockung eingesetzt werden kann (Wang & Bellow, 1996). Die Bestockung ließ sich allerdings dadurch nur in der Nitratvariante deutlich steigern. Mit steigenden Harnstoffanteilen in der Nährlösung konnten auch die extern zugegebenen Cytokinine die Seitenknospen nicht mehr zur Streckung bringen (Abbildung 9 [A]). Die Nitratvariante zeigte durch die vermehrte Bestockung unter den angebotenen synthetischen Cytokinin deutlich, dass sowohl BA als auch BAR über die Wurzel aufgenommen wurden und in den Spross gelangten. Dass mit steigenden Harnstoffanteilen in der Nährlösung sowohl BA als auch BAR die Bestockung nicht fördern konnten, lässt den Schluss zu, dass deren Transport in den Spross durch diese N-Form gehemmt oder gar unterbunden wurde.

### *Zeatin/Zeatinribosid-Transport im Xylem*

Die Wurzel ist der wichtigste Syntheseort für Zeatin und es ist gut belegt, dass Zeatin zusammen mit anderen Cytokinin mit dem Transpirationsstrom über das Xylem in den Spross gelangt (Srivastava, 2002). Allerdings gibt es schon seit länger Zeit Hinweise, dass die Pflanze die Menge des im Xylem transportierten Zeatin nicht ausschließlich über die Neusynthese in der Wurzel reguliert. So konnte in Kichererbse und Bohne gezeigt werden, dass die Zeatinkonzentration kurz nach dem Entfernen des Meristems vom Haupttrieb deutlich anstieg (Bangerth, 1994). Die Konzentration im Xylem konnte durch die Applikation von Auxin auf die Schnittstelle des Haupttriebs wieder abgesenkt werden. Aber auch bei Mutanten, die ein Defizit in der Synthese von Strigolactonen, die als direkte Gegenspieler der Zeatine fungieren, aufwiesen, wurden deutlich reduzierte Zeatinkonzentrationen im Xylem nachgewiesen, die nicht direkt durch die Zeatinsynthese erklärt werden konnten (Foo et al., 2007). Es gibt aber auch deutliche Hinweise, dass Cytokinine, ähnlich wie Auxin,

basipetal transportiert werden können. Dies konnte in Arabidopsis mit der Hilfe von radioaktiv markierten Hormonen und eines Ansatzes gezeigt werden, in dem die symplastischen Verbindungen im Phloem blockiert wurden (Bischopp et al., 2011).

Für einen genaueren Blick auf den Cytokinintransport im Xylem unter dem Einfluss verschiedener N-Formen wurden in einem Kurzzeit-Aufnahmeversuch für 48 h die N-Formen Nitrat, Ammonium und Harnstoff und für 12 h das synthetische Cytokinin Benzyladenin (BA) und die dazugehörige ribosylierte Form Benzyladenosin (BAR) angeboten (Abbildung 10). Der Vergleich zwischen der ribosylierten und der nichtribosylierten Form wurde vor dem Hintergrund angestellt, dass in Xylemexsudaten vermehrt ribosylierte Formen gefunden wurden (Yong et al., 2000) (Morris et al., 2001, Takei et al., 2001, Kuroha et al., 2002 und Kudoyarova et al., 2007). Es liegt also nahe, dass die Cytokininriboside die Transportform im Xylem darstellen. Tatsächlich wurden auch in dem vorliegenden Versuch höhere Transportraten im Xylem nach dem Angebot von BAR gefunden. Allerdings waren die Transportraten für die ribosylierte wie auch für die nicht-ribosylierte Form nach Nitratkonditionierung der Pflanzen 2- bis 3-mal höher als in den Pflanzen, denen 48 Stunden lang Ammonium oder Harnstoff angeboten wurde. Es lässt sich daraus ableiten, dass Ammonium und Harnstoff die Verlagerung von Cytokinin von der Wurzel in den Spross negativ beeinflussten, was auf eine aktive Be- oder Entladung des Xylems hindeutet, wenn man davon ausgeht, dass die beiden Cytokinine von der Pflanze über die Wurzel aufgenommen wurden.

Bisher sind zwei Familien von Transportern bekannt, die in der Lage sind Cytokinine zu transportieren. Die eine umfasst die Purinpermeasen (PUP), die eine Affinität zu vielen verschiedenen Molekülen zeigen, unter anderem auch zu etlichen Cytokinen (Gillissen et al., 2000). Es konnte gezeigt werden, dass PUP1 und PUP2 Adenine und Cytokinine transportieren können. In derselben Veröffentlichung suggerierten Expressionsstudien, dass PUP1 und PUP2 beim Langstreckentransport von Cytokinen eine Rolle spielen könnten (Bürkle et al., 2003). Die zweite Genfamilie, in der Cytokinintransport zu beobachten war, sind die Equilibrate Nucleoside Transporter (ENT). Es konnte beobachtet werden, dass die Arabidopsis-Mutanten *ent3* und *ent8* eine geringere Aufnahmeeffizienz von Cytokinen in die Zellen zeigten (Sun et al., 2005). In Reis deutet einiges darauf hin, dass OsENT2 am Langstreckentransport von Cytokinen beteiligt sein könnte (Hirose et al., 2005). Ähnliche Beobachtungen konnten auch in Arabidopsis für ENT6 gemacht werden (Hirose et al., 2008). Allerdings deuten die schwachen Phänotypen von PUP- und ENT-Mutanten darauf hin, dass sie keine entscheidende Rolle in der Regulation des Cytokininhaushalts und -transports in der Pflanze spielen (El-Showk et al., 2013). Diese Schlussfolgerung wird zusätzlich noch durch die breite Substrataffinität dieser Transporterfamilien unterstrichen. Denn es ist davon auszugehen, dass Cytokinine mit ihren außerordentlich wichtigen Steuerungsaufgaben in der Pflanze durch sehr spezifische Transportproteine transportiert werden, wie das auch bei anderen Phytohormonen, insbesondere dem Auxin, zu beobachten ist.

Zu überraschenden Beobachtungen führte die Idee, die N-formenabhängige Regulation der Xylembeladung mit BA und BAR durch das Abschneiden von Wurzelspitzen zu umgehen. Zwar konnte etwas mehr des synthetischen Hormons in allen Varianten im Xylem beobachtet werden, aber die Repression des Transportes unter Ammonium und Harnstoff blieb erhalten. Diese Beobachtung gibt einen zusätzlichen Hinweis darauf, dass die Hypothese, dass die N-Formen Ammonium und Harnstoff einen hemmenden Einfluss auf die Beladung des Xylems mit Cytokinen haben. Allerdings stellt das Abschneiden von Wurzelspitzen einen großen Eingriff in die Pflanze dar, der artifizielle Bedingungen schafft und deshalb sollten die Ergebnisse dieses Versuchs nicht überbewertet werden.

## Zusammenfassung

Mit den Versuchen dieses Kapitels konnte gezeigt werden, dass nicht nur, wie bisher beschrieben, die angebotene Stickstoffmenge, sondern auch die Form des angebotenen N die Bestockung in Sommergerste beeinflusst. So fördert Nitrat die Triebanlage, während Harnstoff und Ammonium diese unterdrücken.

Die Effekte der N-Formen sind weder durch die Stickstoffversorgung der Pflanzen, noch durch die von den N-Formen bedingten pH-Effekte, toxische Konzentrationen von Ammonium und Harnstoff im Gewebe oder Verschiebungen bei der Aufnahme anderer Nährstoffe zu erklären.

Es konnte gezeigt werden, dass die N-Formen die Transportraten von Zeatin/Zeatinribosid im Xylem beeinflussen und diese mit der Triebanlage positiv korrelieren. So stimulierte Nitrat die Zeatinverlagerung im Xylem während Harnstoff und Ammonium diese hemmten.

Die durch die N-Formen beeinflussten Transportraten von Cytokinen wurden wohl weniger durch die Neusynthese von Cytokinin in der Wurzel hervorgerufen. Vielmehr konnte gezeigt werden, dass auch der Xylemtransport extern zugegebener synthetischer Cytokine, wie Benzyladenin und Benzyladenosin, durch Nitrat gefördert und durch Ammonium und Harnstoff gehemmt wurde.

Auf Grundlage der gezeigten Daten liegt die Schlussfolgerung nahe, dass die verschiedenen N-Formen die Beladung von Zeatin/Zeatinribosid in das Xylem beeinflussen. Dies ließ sich hier allerdings nur physiologisch zeigen, da bis dato noch keine Cytokinexporter für die Xylembeladung in Pflanzen bekannt und charakterisiert sind.

## Kapitel 2: Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Bestockung im Feldversuch

### Einleitung

In Kapitel 1 konnten Hinweise gefunden werden, dass Nitrat die Bestockung von Gerstenpflanzen über eine erhöhte Zeatin/Zeatinribosid-Transportrate im Xylem fördert. Dagegen hemmen vor allem Harnstoff, aber auch Ammonium die Bestockung, indem diese den Xylemtransport von extern angebotenen Cytokininern signifikant reduzierten. Dabei wurden die Bedingungen so gewählt, dass die angebotenen N-Formen möglichst stabil über den gesamten Versuchszeitraum in der Nährlösung vorlagen. Um den mikrobiellen Abbau von Harnstoff zu unterdrücken, wurde der Ureaseinhibitor PPD eingesetzt. Somit stellt sich die Frage, ob sich die unterschiedliche Wirkung der angebotenen N-Formen auch unter Feldbedingungen reproduzieren lassen, obwohl man die N-Formen im Boden deutlich schlechter kontrollieren kann.

Allerdings ist die Regulation der Bestockung gerade unter Feldbedingungen extrem wichtig. Der Kornertrag bei Getreiden setzt sich aus den Ertragskomponenten Pflanzen pro Quadratmeter, Ähren pro Pflanze, Ährchen pro Ähre, Körner je Ährchen und dem Korngewicht zusammen (Slafer, 2003). Um das standortspezifische Ertragspotential unter den Klimabedingungen eines Jahres in möglichst hohem Umfang auszunutzen, ist es wichtig, die Ertragsarchitektur an diese anzupassen. Dazu steht als erste Möglichkeit die Wahl der Aussaatstärke zur Verfügung, um eine bestimmte Anzahl von Pflanzen pro m<sup>2</sup> einzustellen. Zu diesem Zeitpunkt ist allerdings noch nicht abzusehen, wie sich die Wachstumsbedingungen im Jahresverlauf entwickeln und welche Zielährenzahzahl zum Erreichen des optimalen Ertrags benötigt wird. Aus diesem Grund wird die Saatstärke etwas höher gewählt, dass man sich alle Optionen offen hält (Hay & Kirby, 1991). Nach der Aussaatstärke liegt das weitaus größte Potential zur Optimierung der Ährendichte in der Beeinflussung der Bestockung und des revers laufenden Prozesses der Triebreduktion. Andere Ertragskomponenten, wie etwa die Anzahl der Spindelstufen, das Einkörnen der Ährchen (Ausgebildete Körner pro Spindelstufe) und das Korngewicht, lassen sich durch Kulturmaßnahmen deutlich schwerer oder gar nicht steuern.

Die Bestockung lässt sich indirekt durch eine Vielzahl von Maßnahmen zur Bestandesführung beeinflussen: i) Mechanisch lässt sich die Bestockung durch die althergebrachten Arbeitsgänge des Walzens und Striegeln stimulieren. Durch das Walzen wird die apikale Dominanz gebrochen und so das Austreiben der Seitentriebe eingeleitet. Zusätzlich wird der Boden angedrückt, was sich vor allem bei lockeren Böden und Manganmangel positiv auf die Bestockung auswirkt. Beim Striegeln werden die Pflanzen verletzt, wodurch es zur vermehrten Bildung von Kronenwurzeln kommt und die Bestockung ebenfalls forciert wird (Heyland, 1996). Aber auch mit der ii) Düngung ist man in der Lage, die Bestockung zu fördern. In der Literatur findet man zahlreiche Hinweise, dass die gedüngte Stickstoffmenge die Triebanlage fördert (McKenzie, 1998 und Cruz & Boval, 2000). In Kapitel 1 dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass dieser Effekt hauptsächlich auf das Nitrat zurückzuführen ist. Auch die Düngung mit Phosphor hat eine deutlich bestockungsfördernde Wirkung wie unter anderem in Reissetzlingen gezeigt wurde. (Luquet et al., 2005). Aber auch Mikronährstoffe können das Bestockungsverhalten beeinflussen, wie zum Beispiel Mangan. So zeigen Manganmangel-Pflanzen deutlich weniger Bestockungstriebe, wahrscheinlich weil sie im Auxinabbau gehemmt sind und somit eine stärkere apikale Dominanz aufweisen (Srivastava, 2002).



Neben der Düngung können auch iii) Wachstumsregler die Bestockung beeinflussen. Substanzen wie Chlormequatchlorid oder Mepiquatchlorid hemmen die Gibberellinsynthese am Anfang des Biosynthesewegs, während Prohexadion-Ca und Trinexapac-Ethyl diese sehr spät beeinflussen (Srivastava, 2002). In der Literatur findet man unter der Anwendung von Chlormequatchlorid (Craufurd & Cartwright, 1989) und Mepiquatchlorid (Woodward & Marshall, 1988 und Crook & Ennos, 1995) eine deutliche Stimulation der Bestockung (Kriby, 1984). Dagegen führt der Einsatz von Prohexadion-Ca oder Trinexapac-Ethyl (Padhye & Groninger, 2009) zu geringeren Triebdichten. Dies ist aus eigenen Praxisbeobachtungen im Gegensatz zur Wirkung von Chlormequatchlorid und Mepiquatchlorid nicht durch den Einfluss auf die Bestockung zu erklären, sondern durch eine deutlich forcierte Triebreduktion.

Aber auch iv) Fungizide, wie zum Beispiel manche Azole, oder v) Herbizide wie z.B. gräserwirksame Sulfonylharnstoffe fördern die Bestockung ebenfalls. Hingegen sieht es so aus, als ob Fungizide und Herbizide aus der Klasse der Pyrimidine die Triebreduktion fördern (Schönberger et al, 2006 und Schönberger, 2007). Trotz dieser Vielzahl an Möglichkeiten ist es in der Praxis schwer, eine optimale Triebzahl in einem Bestand einzustellen. Die überwiegende Mehrheit dieser Varianten ist nur in einem engen Zeitfenster auf die Bestockung wirksam und deshalb schwer zielführend einzusetzen. Außerdem ist die Wirkung auf die Bestockung in den meisten Fällen nur ein Begleiteffekt, wie zum Beispiel bei den Herbiziden oder Fungiziden, und deren normales Applikationsfenster stimmt nicht 100%ig mit dem Zeitfenster überein, das man zur Förderung der Triebanlage oder –reduktion wählen sollte.

Die Idee, die Bestockung nicht über die Stickstoffmenge, sondern über die N-Form zu beeinflussen, eröffnet eine Möglichkeit, die sich über ein weites Zeitfenster, das sich vom Beginn der Bestockung im 3-Blattstadium bis hin zum Beginn der Halmstreckung durch den beginnenden langen Tag erstreckt. In diesem Zeitraum wird im konventionellen Anbau von winterharten Gräsern wie Winterweizen, Wintergerste, Wintertriticale und Winterroggen üblicherweise mindestens 2-mal mit Stickstoff gedüngt. Der Vorteil dieser Methode wäre es, dass man die Pflanzen während der gesamten vegetativen Entwicklungsperiode optimal mit Stickstoff versorgen könnte und trotzdem die Möglichkeit hätte, regulierend in die Bestockung einzugreifen. Der konzeptionelle Ansatz ist es, dünne Bestände, die noch Triebe anlegen müssen, mit Nitrat oder Ammoniumnitrat zu versorgen, während zum Überwachsen neigende oder schon ausreichend bestockte Bestände mit Ammonium oder Harnstoff versorgt werden. Dadurch wäre verhindert, dass die Pflanzen weitere Triebe anlegen, ohne die Bestände wie sonst praxisüblich, unter Phasen von N-Mangel leiden zu lassen. Ein Stickstoffmangel führt nicht nur zum Erliegen der Bestockung oder gar zur Triebreduktion. Vielmehr kann es auch sein, dass N-Mangelbestände weniger Spindelstufen und Körner je Ähre anlegen, was natürlich kontraproduktiv wäre (Abbate et al., 1995), denn die Zeitfenster der Bestockung und der Ährendifferenzierung überschneiden sich (Slafer, 2003).

Es stellt sich noch die Frage, inwieweit die N-Formen auch im Feld ihre regulierende Wirkung auf die Bestockung zeigen. Denn zum einen lassen sich die N-Formen in mikrobiell aktiven Böden nicht so stabil halten wie in Nährlösungen und zum anderen mineralisiert der Boden zusätzlich Stickstoff und beeinflusst dadurch die der Pflanze zur Verfügung stehende N-Menge und N-Zusammensetzung in der Bodenlösung. Vor diesem Hintergrund war es das Ziel der folgenden Versuche, über die Wahl verschiedener N-Formen zur Düngung von Winterweizenbeständen im Frühjahr, das Bestockungsverhalten im Feldversuch zu manipulieren. Diese Feldversuche wurden in Winterweizen durchgeführt, um zusätzlich die Frage zu beantworten, ob die in Sommergerste beobachteten Effekte der N-Formen auf die Bestockung auch auf andere Gräser-Arten und hier vor allem in Winterformen übertragbar sind.

## Material und Methoden

Die Feldversuche wurden in den Versuchsjahren 2005/06 und 2006/07 auf den Standorten Langenstein-Böhnshausen (Sachsen-Anhalt) und Braunsbach-Dörrhof (Baden-Württemberg) angelegt.

### Versuchsdesign

Die Versuche wurden in einem modifizierten Lateinischen Quadrat mit 4 Wiederholungen angelegt. Dieses Design ermöglicht die Bildung von Blöcken auf drei verschiedene Weisen. Dadurch können Bodenunterschiede fast unabhängig von deren Verlauf in der Fläche herausgerechnet werden (Thomas, 2005). In den Teilblöcken wurden die Varianten randomisiert angeordnet (Abbildung 11).

Zeilen	Spalten	Rand	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	Rand
1	Variante Kennung	1,R	6	3	2	4	1	5	12	9	8	10	7	11	18	15	14	16	13	17	24	21	20	22	19	23	1,R
			1/1	1/2	1/3	1/4	1/5	1/6	1/7	1/8	1/9	1/10	1/11	1/12	1/13	1/14	1/15	1/16	1/17	1/18	1/19	1/20	1/21	1/22	1/23	1/24	
2	Variante Kennung	2,R	13	16	17	15	18	14	19	22	23	21	24	20	1	4	5	3	6	2	7	10	11	9	12	8	2,R
			2/1	2/2	2/3	2/4	2/5	2/6	2/7	2/8	2/9	2/10	2/11	2/12	2/13	2/14	2/15	2/16	2/17	2/18	2/19	2/20	2/21	2/22	2/23	2/24	
3	Variante Kennung	3,R	12	11	9	8	10	7	6	5	3	2	4	1	24	23	21	20	22	19	18	17	15	14	16	13	3,R
			3/1	3/2	3/3	3/4	3/5	3/6	3/7	3/8	3/9	3/10	3/11	3/12	3/13	3/14	3/15	3/16	3/17	3/18	3/19	3/20	3/21	3/22	3/23	3/24	
4	Variante Kennung	4,R	22	24	20	23	21	19	16	18	14	17	15	13	10	12	8	11	9	7	4	6	2	5	3	1	4,R
			4/1	4/2	4/3	4/4	4/5	4/6	4/7	4/8	4/9	4/10	4/11	4/12	4/13	4/14	4/15	4/16	4/17	4/18	4/19	4/20	4/21	4/22	4/23	4/24	

Blockbildung Zeilen     
  Blockbildung Spalten     
  Blockbildung Quartile

**Abbildung 11:** Beispielhafter Aufbau des Versuchsplans und Möglichkeiten der Blockbildung im modifizierten Lateinischen Rechteck. Dörrhof Erntejahr 2006.

Die Parzellengröße war auf dem Standort Böhnshausen 3 x 12 m und auf dem Standort Dörrhof 2,5 x 12 m. Die Beerntung wurde nur im Kern (1,5 x 9 m) durchgeführt. Dadurch wurden Randeffekte ausgeschlossen. Zudem weisen die N-Formen Nitrat und Harnstoff über einen längeren Zeitraum nach der Düngung eine hohe Wasserlöslichkeit auf und zeigen kaum Interaktionen mit der Bodenmatrix. Dadurch unterliegen sie einem erhöhten Risiko der Verlagerung im Boden (vor allem bei Regen), was bei Kleinparzellen zu einer Vermischung der N-Formen führen könnte. Die Versuche wurden in Praxisschlägen angelegt und nahtlos in den Weizenbestand des umliegenden Feldes integriert, um Randeffekte zu minimieren und Unterschiede im Kleinklima zwischen zentralen und randständigen Parzellen zu vermeiden. Deshalb wurden die Bereiche zwischen den Parzellen ebenfalls mit Weizen bestellt und nicht wie oft üblich vegetationslos gehalten. Dies hat zudem den Vorteil, dass mineralisierter Stickstoff von dem Bewuchs aufgenommen wird und nicht zur Verlagerung in die Parzelle neigt. Dies ist vor allem bei stark mineralisierenden Böden wie in Böhnshausen wichtig. Alle Pflegemaßnahmen, die im Versuch nicht variiert wurden, erfolgten mit Praxistechnik in derselben Weise und zum selben Zeitpunkt wie im Restschlag (Bodenbearbeitung, Aussaat, Herbizide, Wachstumsregler, Fungizide und Spätdüngung.) Dadurch erreichten die Feldversuche eine größtmögliche Praxisnähe.

### Eingesetzte N-Formen

Das Ziel des Versuchsaufbaus war es, die N-Düngemittel so zu wählen, dass ein Ausgleich der Begleitungen nicht nötig wurde und die N-Formen auch unter Feldbedingungen möglichst lange im Boden und in der Bodenlösung stabil gehalten werden konnten.

Aus diesen Überlegungen heraus wurden die N-Formen wie folgt gedüngt:

- Harnstoff: Es wurde Harnstoff eingesetzt, der mit dem Ureaseinhibitor n-(n-Butyl) Thiophosphorictriamid (NBPT, Agrotain) versetzt wurde. Harnstoff stand somit für mehr als eine Woche den Pflanzen zur Verfügung.
- Ammonium: Hier kam Harnstoff mit dem Nitrifikationsinhibitor-Gemisch Dicyandiamid und 1H-1,2,4-Triazol (Piadin, SKW Piesteritz) zum Einsatz. Der Harnstoff hydrolysierte im biologisch aktiven Boden in wenigen Tagen zu Ammonium und wurde dann von dem Nitrifikationsinhibitor stabil gehalten.
- Nitrat: Leider gibt es keine reine Nitratquelle, die sich zum Düngen eignet. Aus diesem Grund wurde Ammoniumnitrat eingesetzt. Auf Böden mit einer Kationenaustauschkapazität von über 120 mmol kg<sup>-1</sup> Boden wird ein Großteil des Ammoniums an den Austauschern sorbiert, wodurch den Pflanzen ein stark nitratlastiges N-Angebot in der Bodenlösung zur Verfügung gestellt wird. Da hier kein Nitrifikationshemmstoff zugesetzt wurde, kann desorbiertes Ammonium zudem rasch nitrifiziert werden.

Aus den N-Formen wurden die in Tabelle 3 aufgeführten Düngevarianten erstellt.

**Tabelle 3:** Versuchsvarianten mit unterschiedlichen N-Formen, N-Mengen und Düngungszeitpunkten. AN = Ammoniumnitrat, HST = Harnstoff, AHL = Ammoniumnitrat-Harnstofflösung, NI = Nitrifikationsinhibitor und UI = Ureaseinhibitor.

Var.	BBCH 23/25 kg N ha <sup>-1</sup> N-Form	BBCH 31/32 kg N ha <sup>-1</sup> N-Form	BBCH 37 kg N ha <sup>-1</sup> N-Form
1	0		
2	40 AN		
3	80 AN		
4	80 HST + NI	40 AN	
5	40 HST + UI		
6	80 HST + UI		
7	0		
8	40 AN		
9	80 AN		
10	80 HST + NI	80 AN	
11	40 HST + UI		
12	80 HST + UI		
13	0		40 AHL
14	40 AN		
15	80 AN		
16	80 HST + NI	40 HST + NI	
17	40 HST + UI		
18	80 HST + UI		
19	0		
20	40 AN		
21	80 AN		
22	80 HST + NI	80 HST + NI	
23	40 HST + UI		
24	80 HST + UI		

### *Standorte*

Der Standort Braunsbach Dörrhof (420 m NN) besteht aus überwiegend schweren Böden (tL) mit nur einer geringen Mächtigkeit, die auf Muschelkalk aufliegen. Die Bonituren bewegen sich auf den Versuchsflächen zwischen 30 und 41 Bodenpunkten. Im langjährigen Mittel wird eine Jahresdurchschnittstemperatur von 8,2 °C und eine Niederschlagsmenge von 750 mm erreicht.

Der Standort Langenstein Böhnshausen liegt im Harzvorland am Rand der Magdeburger Börde. Die Böden bestehen überwiegend aus schluffigem Lehm (uL). Die Bonitur auf den Versuchsfeldern liegt bei 82 Bodenpunkten. Der Standort liegt 140 mm NN und hat im langjährigen Durchschnitt im Jahresmittel eine Temperatur von 8,8 °C und Jahresniederschläge von 520 mm.

Auf beiden Standorten wurden die Versuche mit der Winterweizen-Sorte Schamane angelegt. Die Vorfrucht war Winterraps.

### *Witterungsverlauf*

Der Witterungsverlauf in den zwei Versuchsjahren war auf den Standorten sehr unterschiedlich (Abbildung 12). 2005/06 war auf beiden Standorten geprägt von einer knappen Wasserversorgung und einer ausgeprägten Winterruhe mit Perioden tiefer Minustemperaturen, die schon Mitte/Ende November einsetzten und erst gegen Mitte März endeten. Die Phase der Kornfüllung war auf beiden Standorten von hohen Temperaturen geprägt, die mit einer knappen Wasserversorgung einhergingen.

Dagegen war im Jahr 2006/07 - bis auf den April - die Wasserversorgung nie limitierend. Der Winter war mild, die Vegetation endete erst Ende November und begann Mitte März. Der Sommer wartete mit gemäßigteren Temperaturen auf.

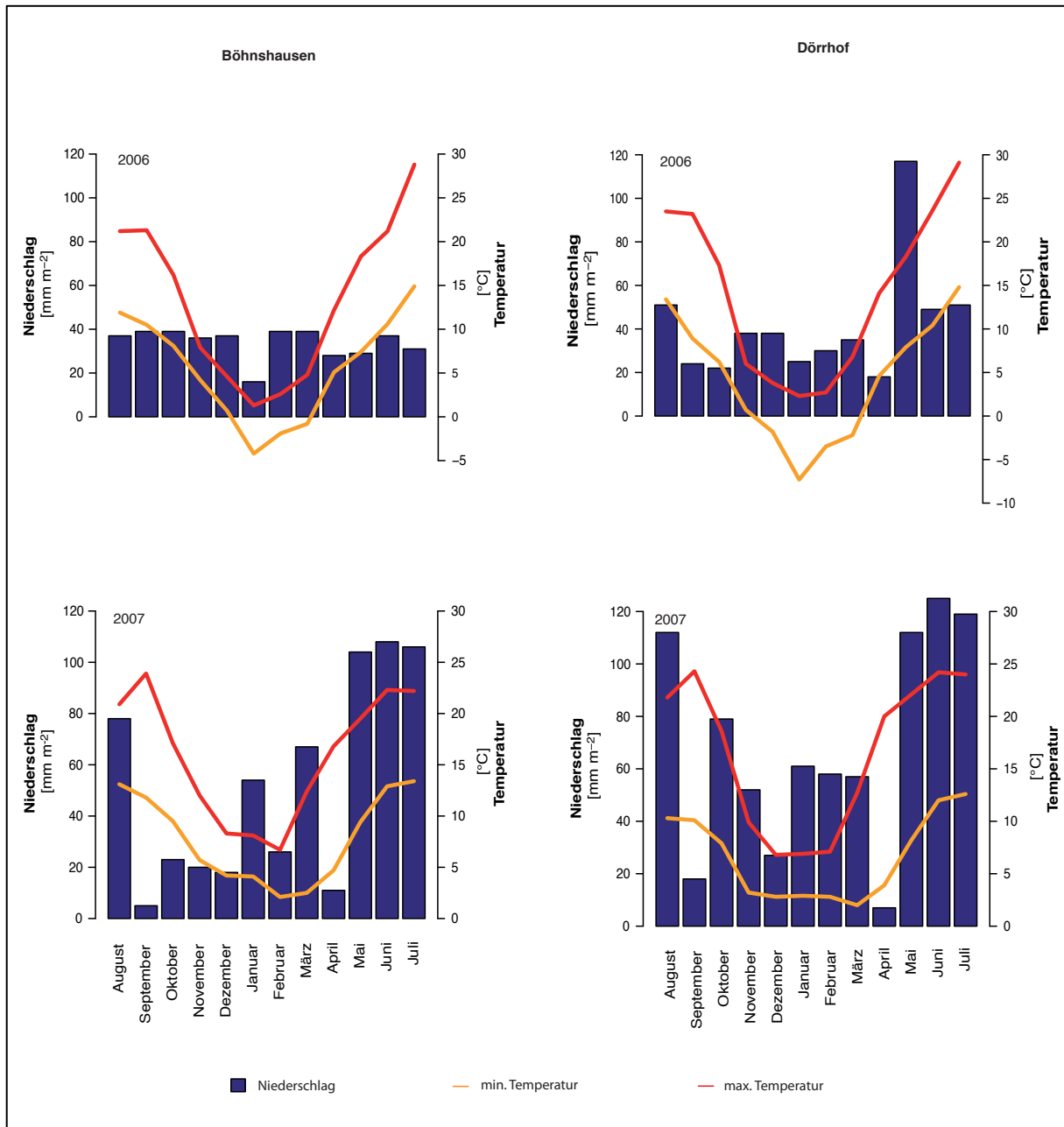
### *Stickstoffformen in der Bodenlösung*

Zur Überprüfung, ob die eingesetzten Düngemittel im Boden auch wirklich den gewünschten N-Formeneffekt erzielten, wurden zwei Methoden eingesetzt. Im ersten Fall wurden in jeder Parzelle zwei 15 cm tiefe Löcher ausgestochen, in die eine Saugkerze (Lys-20 MMM tech support) eingesetzt wurde. Die Saugkerzen wurden am Abend unter Vakuum gesetzt, am nächsten Morgen wurden die gesammelten Proben entnommen, in flüssigem Stickstoff eingefroren und nach dem Transport ins Labor bei -20 °C gelagert.

Alternativ dazu wurden Bodenproben im Kernbereich der Parzelle mit vier 15 cm tiefen Einstichen eines Bohrstocks als Mischprobe genommen, in flüssigem Stickstoff eingefroren und anschließend bei -20 °C gelagert. Zur Bestimmung der Konzentrationen der verschiedenen N-Formen wurden die Proben bei Raumtemperatur aufgetaut, zum Homogenisieren durch ein Sieb mit 3 mm Maschenweite gerieben, eine Probe mit 10 g eingewogen und mit 40 mL einer 25 mM Kalziumchlorid-Lösung 1 h unter Schütteln ( $220 \text{ U Min}^{-1}$ ) extrahiert. Nach dem Abzentrifugieren (20 min,  $4500 \text{ U min}^{-1}$ , 4 °C) wurde der Überstand abgenommen, schockgefroren und bei -20 °C gelagert.

Die Quantifizierung der N-Formen wurde in allen Proben auf dieselbe Weise durchgeführt:

Die Nitratkonzentration wurde photometrisch bestimmt. Dazu wurden 125 µL der Probe mit 120 µL einer 1 %igen Salizylsäure in konz. Schwefelsäure vermischt und 20 min auf Eis inkubiert. Anschließend wurde die Probe mit 1,8 mL einer 4 M Natronlauge neutralisiert und das Ergebnis der Farbreaktion bei 410 nm quantifiziert.



**Abbildung 12:** Klimadaten in den Erntejahren 2006 und 2007 für die Standorte Böhnshausen und Dörrhof.

Die Ammonium- und Harnstoffkonzentrationen wurden, wie in Kapitel 1 beschrieben, bestimmt (Husted et al., 2000 und Kyllingsbaek, 1975).

Die beiden getesteten Methoden zeigten keine gravierenden Unterschiede (Abbildung 13, Abbildung 34 Annex). Deshalb werden die Ergebnisse anhand der Daten besprochen, die im Saugkerzenansatz gewonnen wurden.

Die Nitratkonzentrationen in der Bodenlösung (Abbildung 13 [A]) zeigten einen deutlichen Effekt der Nitratdüngung. Während 5 Tage nach der Düngung die Kontrolle und die Varianten, in denen Harnstoff mit einem Inhibitor versetzt wurde, Nitratkonzentrationen von ca. 1 mM in der Bodenlösung zeigten, waren die Werte in den Ammoniumnitratvarianten mit 5,1 mM signifikant höher. 15 Tage nach der Düngung nahmen die Nitratkonzentrationen dann bis auf 4,5 mM ab.

Der Boden war zum Zeitpunkt der Probenahme bei 90 % nFK und der Versuchsstandort auf dem Dörrhof zeigte experimentell eine nutzbare Feldkapazität von  $110 \text{ L m}^{-2}$ , was mit den 33 Bodenpunkten (nach Reichsbodenschätzung) und dem Bodenzustand im Versuchsjahr gut übereinstimmte. Rechnet man nun die gemessenen Konzentrationen auf die Bodenwassergehalte pro Quadratmeter um, so ergibt sich pro Quadratmeter in der Nitratvariante eine gedüngte Menge von  $7,14 \text{ g N m}^{-2}$ , was mit den  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  ( $8 \text{ g N m}^{-2}$ ) gut übereinstimmt. Die Nitratmenge in den nitratfreien Parzellen lag nach dieser Berechnung bei  $14 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Nitrat.

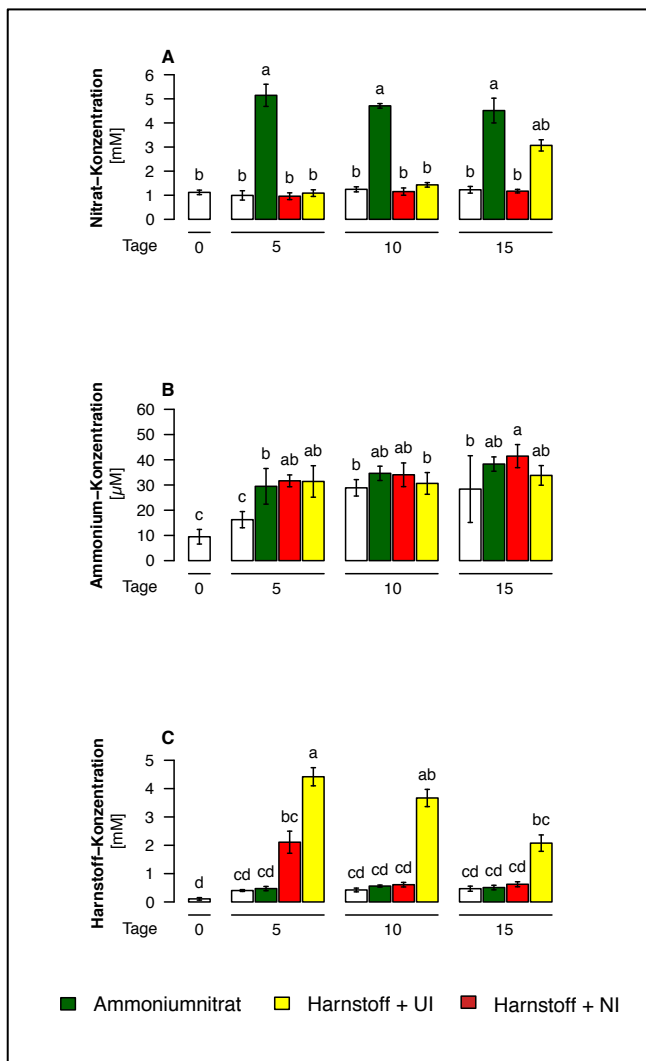
Die einzige Überraschung war, dass nach 15 Tagen die Düngung mit Harnstoff und Ureaseinhibitor einen Anstieg der Nitratkonzentration auf  $3,1 \text{ mM}$  verursachte, was nach der Überschlagsrechnung  $43 \text{ kg N ha}^{-1}$  bedeuten würde. Zieht man die  $14 \text{ kg N ha}^{-1}$  aus der Kontrolle ab, würde es bedeuten, dass ca. 36% des eingesetzten Harnstoffs zu diesem Zeitpunkt schon als Nitrat im Bodenwasser vorlagen. Es ist allerdings bekannt, dass die Wirkung des Ureaseinhibitors über die Zeit abnimmt (Bremner & Douglas, 1971) und somit Harnstoff zu Ammonium hydrolysiert und weiter zu Nitrat oxidiert werden kann.

Bei den Ammoniumkonzentrationen im Bodenwasser zeigten sich nur tendenzielle Unterschiede zwischen den Behandlungen (Abbildung 13 [B]). Allerdings lagen die gemessenen Werte auch um zwei 10er Potenzen niedriger als beim Nitrat. Die überschlägige Rechnung weist nur  $0,4 \text{ kg N ha}^{-1}$  aus, die als Ammonium in der Bodenlösung zur Verfügung stehen würden. Dies deutet darauf hin, dass das Ammonium durch die Bodenmatrix stark gepuffert wurde, was auf dem Versuchsstandort Dörrhof keine Überraschung ist, denn er weist mit  $190 \text{ mmol kg}^{-1}$  Boden eine hohe Kationenaustauschkapazität auf. Betrachtet man den Zeitverlauf der Ammoniumwerte in den Kontrollen, so kann man ableiten, dass der Boden im Beobachtungszeitraum ab Anfang April mit der Mineralisierung von Stickstoff begonnen hat.

Die gemessenen Harnstoffkonzentrationen lagen dagegen im millimolaren Konzentrationsbereich (Abbildung 13 [C]). Fünf Tage nach der Düngung zeigte sowohl die Harnstoffvariante mit Nitrifikationsinhibitor als auch die Variante mit Ureaseinhibitor deutlich erhöhte Konzentrationen im Bodenwasser gegenüber der Kontrolle und der Ammoniumnitrat-Variante. Bis der Harnstoff aus der Variante mit Ni komplett zu Ammonium hydrolysiert war, dauerte es mehr als 5 Tage. Nach der Überschlagsrechnung lagen zu diesem Zeitpunkt noch ca. 35 % der gedüngten Menge als Harnstoff vor. Diese Beobachtung stimmt mit publizierten Abbauraten überein, denn die Harnstoffhydrolyse ist abhängig von der Bodenfeuchte, der Temperatur und der Angebotskonzentration (Rodriguez et al., 2005). Über den Zeitverlauf nahm die Harnstoffkonzentration in der Bodenlösung von anfänglich  $4,4 \text{ mM}$  (ca.  $60 \text{ kg N ha}^{-1}$ ) auf  $2,1 \text{ mM}$  (ca.  $40 \text{ kg N ha}^{-1}$ ) nach 15 Tagen ab. Der Rückgang war aber nicht alleine durch die Aufnahme durch den Weizenbestand zu erklären. Vielmehr ließ die Wirkung des NBPT nach 15 Tagen wahrscheinlich nach, wodurch der Harnstoff zu Ammonium hydrolysiert wurde. Die  $\text{NH}_4^+$ -Konzentrationen stiegen allerdings nicht an, was daran liegen könnte, dass es am Austauscher sorbiert oder weiter zu Nitrat oxidiert wurde. Die letztere Möglichkeit wurde durch die gestiegenen Nitratwerte gestützt.

Die Ermittlung der Konzentrationen der drei N-Formen in der Bodenlösung zeigte, dass die Ammoniumnitrat-Variante als nitratlastige Düngung bewertet werden kann. In der Harnstoffdüngung mit Nitrifikationsinhibitor war schon nach 5 Tagen mehr als die Hälfte des angebotenen Harnstoffs zu Ammonium abgebaut, und DCD hielt Ammonium auch noch nach 15 Tagen in der Bodenlösung stabil. Der Einsatz von Harnstoff mit NBPT ermöglichte den

Pflanzen, Amidstickstoff über mindestens 15 Tage aus der Bodenlösung aufzunehmen. Allerdings stiegen die Nitratwerte in der Variante nach 15 Tagen deutlich an.



**Abbildung 13:** Verlauf der Konzentrationen im Bodenwasser von [A] Nitrat, [B] Ammonium und [C] Harnstoff nach der Düngung von Ammoniumnitrat, Harnstoff mit Ureaseinhibitor (UI) und Harnstoff mit Nitrifikationsinhibitor (NI) über 5, 10 und 15 Tage nach der Düngung. Bodenwasser wurde mit Saugkerzen gewonnen.

### Triebdichte

Die Triebdichte wurde zum Ende der Bestockung (BBCH 31) ermittelt. Dazu wurden die Triebe in jeder Parzelle an vier Drillreihen auf einem Meter ausgezählt und das Ergebnis auf  $m^2$  umgerechnet. Um Fehler durch etwaige Unterschiede bei der Aussaatmenge der einzelnen Drillreihen bei der Auswertung zu berücksichtigen, wurden in jedem Block die Reihen zum Auszählen so ausgewählt, dass diese immer von denselben zwei Scharen von der Maschine angelegt wurden.

### Ährendichte

In der Abreife wurde die Ährendichte nach derselben Methode wie zuvor bei der Ermittlung der Triebdichte erhoben.

### Kornertrag

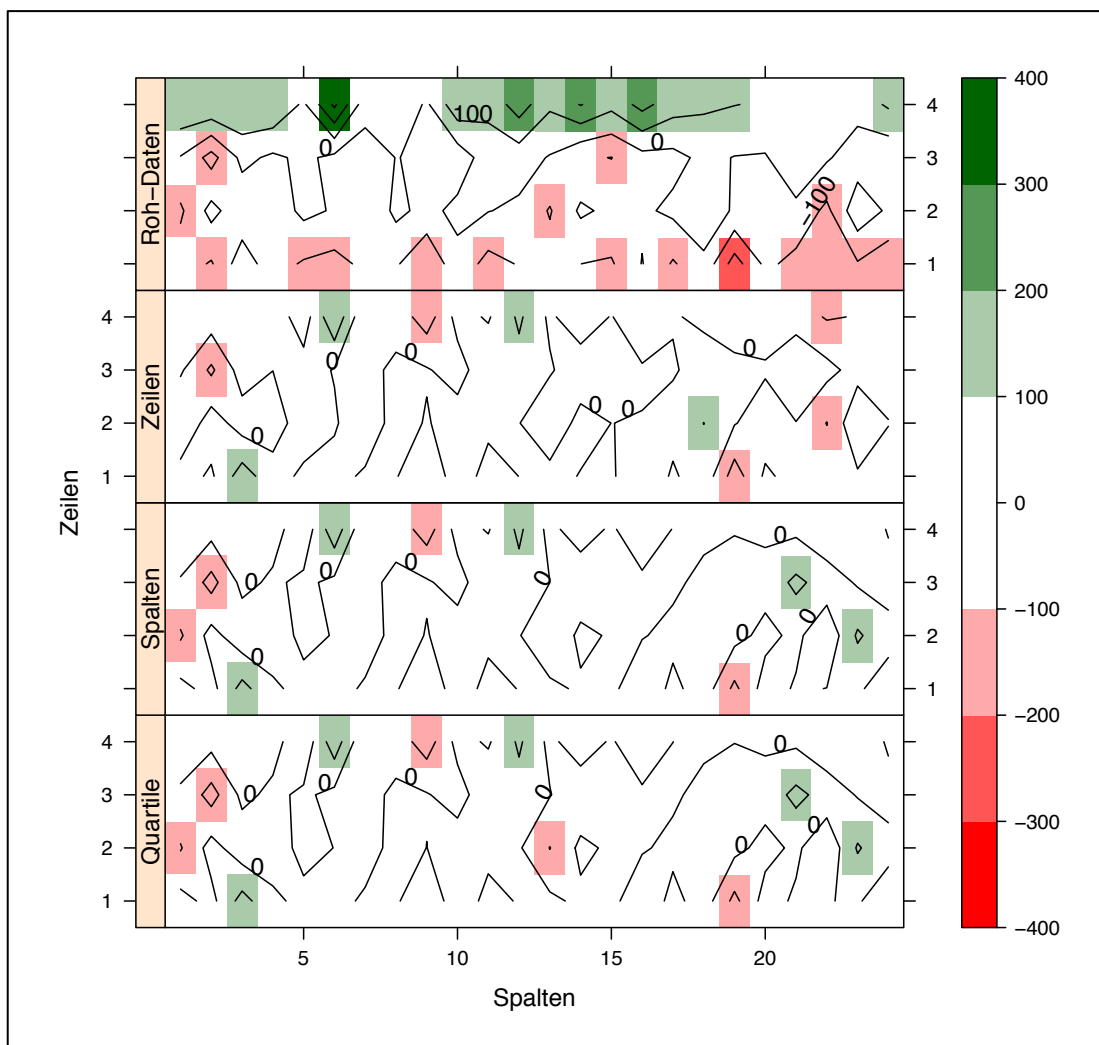
Der Ertrag wurde mit einem Parzellendrescher mit Waage (Böhnshausen: Wintersteiger; Dörrhof: Haldrup) im Kerndrusch ermittelt und Schnittmuster für weitere Analysen erstellt. Die Kornfeuchte wurde durch die Massenbestimmung vor und nach dem Trocknen bei 60°C bestimmt. Die angegebenen Erträge sind auf 14 % Normfeuchte bezogen.

### Tausendkorngewicht

Die Schnittmuster wurden in einem Steigsichter gereinigt, 1000 Körner abgezählt (Pfeuffer, Contador) und gewogen.

### Korndichte

Die Körner pro m<sup>2</sup> wurden aus dem Ertrag und der Tausendkornmasse errechnet.



**Abbildung 14:** Grafische Darstellung der Gradienten im Versuch am Beispiel Dörrhof 2005/06 Triebdichten in BBCH 31. Abweichung des Messwertes einer Parzelle im Vergleich zum Mittelwert der Variante in den Rohdaten und nach dem Normalisieren auf Zeilen-, Spalten- und Quartilsbasis. Die Linien zeigen Bereiche gleicher Abweichung.



### *Statistische Auswertung*

Wurden mehrere Messwerte in einer Parzelle erhoben, wurden diese gemittelt. Die Daten wurden von den Bodenunterschieden durch die 3 Blockbildungen wie folgt bereinigt:

$$\text{Wert}_{\text{Parzelle normalisiert}} = \text{Wert}_{\text{Parzelle}} - \text{Mittelwert}_{\text{Block}} + \text{Mittelwert}_{\text{Versuch}}$$

Die Abweichungen der einzelnen Parzellen vom Mittelwert ihrer Varianten ist in Abbildung 14 visualisiert. In diesem Beispiel ist in den Rohdaten ein Gradient zu erkennen, der sich von Zeile 1 zu Zeile 4 erstreckt. Durch die Blockbildung über die Zeilen ließ sich dieser Gradient herausrechnen. Die Blockbildung über die Spalten und Quartile führte zu keiner weiteren Verbesserung.

Die weitere statistische Auswertung wurde wie in Kapitel 1 beschrieben durchgeführt.

## Ergebnis

Ziel dieses Versuchs war es, die Wirkung unterschiedlicher N-Formen auf die Bestockung und Ertragsarchitektur unter Feldbedingungen zu untersuchen und zu prüfen, ob die Erkenntnisse aus den Nährlösungsexperimenten aus Kapitel 1 auch aufs Feld übertragbar sind. Aus diesem Grund wurden die N-Formen in einer Dosis von 40 oder 80 kg N ha<sup>-1</sup> ausgebracht, um mögliche Mengen- oder Konzentrationseffekte herauszuarbeiten. Außerdem sollte gezeigt werden, dass Effekte der unterschiedlichen N-Formen nicht nur auf die Gerste begrenzt sind. Es war nicht das Ziel dieses Versuchsaufbaus die N-Nutzungseffizienz zu steigern oder eine standortoptimierte Düngungsstrategie zu entwickeln. Deshalb wurde auf beiden Standorten im ersten Versuchsjahr die gleiche Düngestrategie gewählt, obwohl das Nachlieferungspotential der zwei Standorte sehr unterschiedlich war. Auf dem Dörrhof standen ausgangs Winter N<sub>min</sub>-Werte von 20 bis 30 kg N ha<sup>-1</sup> in den Bodenschichten 0 – 60 cm zur Verfügung und trotz langjähriger intensiver organischer Düngung mit Schweinegülle wurden nur 50 kg N ha<sup>-1</sup> N<sub>mob</sub> erreicht.

Dagegen lagen in Böhnshausen die N<sub>min</sub>-Werte in den Bodenschichten 0 – 60 zwischen 60 und 80 kg N ha<sup>-1</sup> und N<sub>mob</sub> lag etwas über 100 kg N ha<sup>-1</sup>, bedingt durch die Bodenart und einer, wenn auch nicht besonders intensiven, langjährigen organischen Düngung.

### *Einfluss der N-Formen auf die Bestockung*

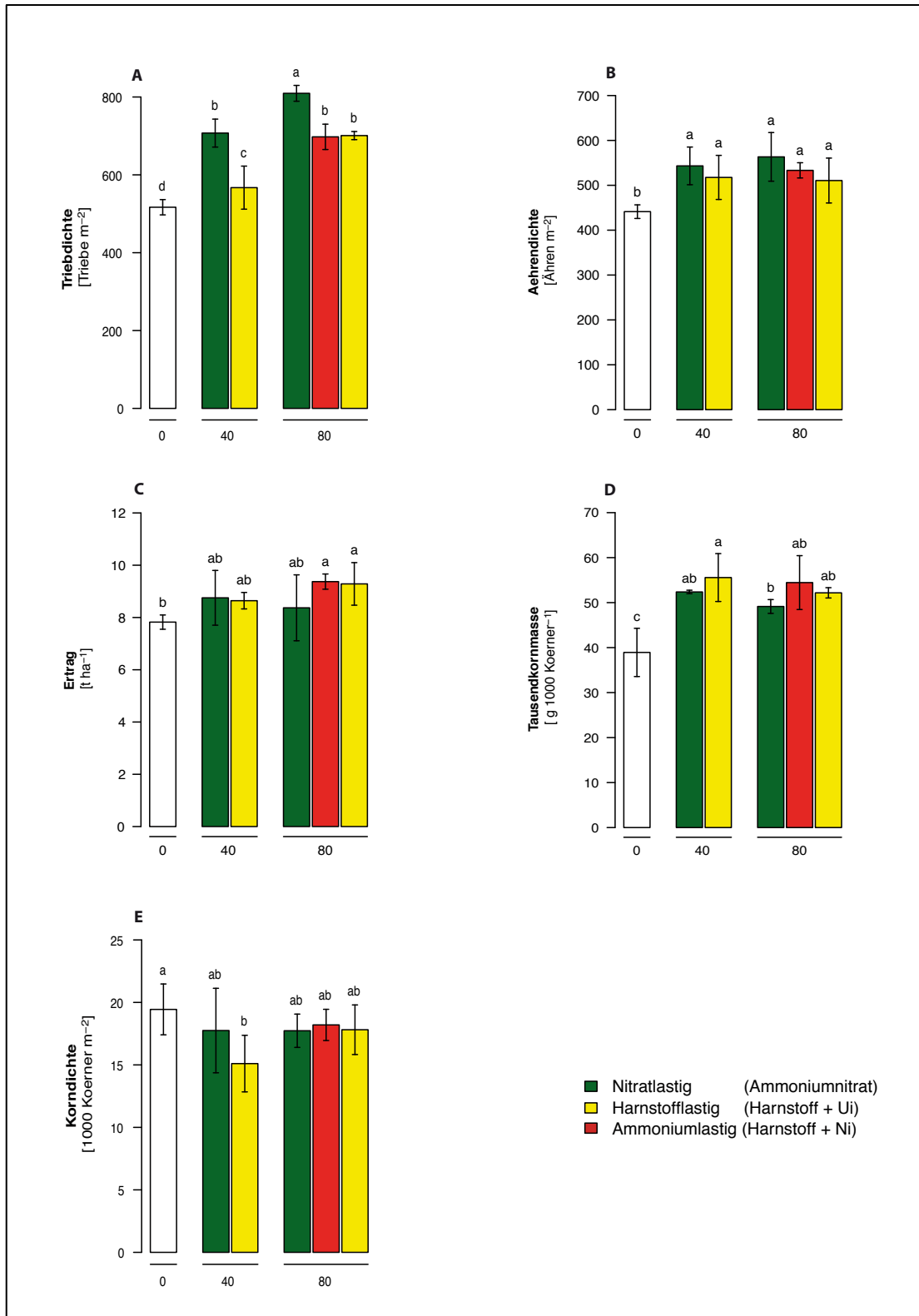
#### *Versuchsjahr 2005/06*

##### Dörrhof

Das Andüngen des Winterweizens am 16.03.2006 mit der in der Bodenlösung nitratlastig wirkenden N-Form Ammoniumnitrat führte in beiden Düngungsstufen (40 und 80 kg N ha<sup>-1</sup>) zu einer signifikanten Steigerung der zu BBCH 31 gezählten Triebdichten gegenüber der ungedüngten Kontrolle und den hinsichtlich der ausgebrachten Menge vergleichbaren ammonium- oder harnstofflastigen Behandlungen (Abbildung 15 [A]). Wurden 40 kg N ha<sup>-1</sup> ausgebracht, erreichte die Nitratvariante 707 Triebe m<sup>-2</sup>, während die Harnstoffvariante mit 567 Trieben m<sup>-2</sup> deutlich darunter lag. Diese zeigte aber trotzdem noch eine signifikant höhere Triebdichte im Vergleich zur Kontrolle. Die Verdoppelung der N-Menge auf 80 kg N ha<sup>-1</sup> steigerte die Triebdichte in der Nitratvariante nochmal deutlich um ca. 100 Triebe auf 810 Triebe m<sup>-2</sup>. Die mit Ammonium oder Harnstoff versorgten Parzellen profitierten bei der Triebanlage zwar ebenfalls von dem höheren N-Angebot, blieben aber trotz der verbesserten N-Versorgung weiterhin mit um die 700 Triebe m<sup>-2</sup> deutlich hinter der nitratbetonten Variante zurück.

Trotz der zeitweilig limitierenden Wasserversorgung nach dem Übergang des Bestands in die generative Entwicklungsphase und der damit einhergehenden verstärkten Triebreduktion blieben die zu BBCH 31 beobachteten Effekte der drei unterschiedlichen Düngemittelformen deutlich zu erkennen (Abbildung 15 [B]). Allerdings zeigten die ausgezählten Ährendichten keine statistisch absicherbaren Unterschiede mehr auf.

Beim Kornertrag (Abbildung 15 [C]) zeigten sich in der Düngungsstufe mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> mit ca. 8,7 t ha<sup>-1</sup> keine signifikanten Unterschiede zwischen der nitratlastigen und harnstofflastigen Düngungsvariante. Die 40 kg N ha<sup>-1</sup> mehr an gedüngtem N gegenüber der Kontrolle führten zu einem Mehrertrag von ca. 0,9 t ha<sup>-1</sup>, der allerdings nicht signifikant war. Diese tendenzielle Ertragssteigerung lag somit im Rahmen dessen, was man durch die zusätzliche Düngung von 40 kg N ha<sup>-1</sup> hätte rechnerisch erwarten können. Das Anheben des



**Abbildung 15:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen und N-Mengen (kg N ha<sup>-1</sup>) beim Andüngen zu Vegetationsbeginn auf die [A] Triebdichte zu BBCH 31, [B] die Ährendichte zur Ernte, [C] den Kornertrag, [D] die Tausendkornmasse und [E] die Korndichte in Winterweizen im Versuchsjahr 2005/06 auf dem Standort Dörrhof. Als N2 wurden 80 kg N ha<sup>-1</sup> als Harnstoff + NI und als N3 40 kg N ha<sup>-1</sup> als AHL gedüngt. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

N-Angebots um weitere 40 kg auf 80 kg N ha<sup>-1</sup> führte nur bei den Varianten mit reduzierten N-Formen zu Mehrerträgen. So ergab die ammoniumlastige Variante 9,4 und die harnstofflastige Andüngung einen Mehrertrag von 9,3 t ha<sup>-1</sup>. Überschlägig mit 0,5 kg N ha<sup>-1</sup> für 0,1 t ha<sup>-1</sup> Kornertrag gerechnet, wurden 35 kg N des Mehrangebots von 40 kg N gegenüber der 40 kg N-Variante in Kornertrag umgesetzt. Allerdings darf man bei diesen Schätzungen nicht außer Acht lassen, dass für den Mehrertrag im Normalfall auch mehr Stroh- und Wurzelmasse gebildet werden muss, die ebenfalls Stickstoff enthalten. Die nitratlastige Düngungsvariante konnte das in Bestockungstrieben angelegte Ertragspotential nicht in Kornertrag umsetzen und erreichte überraschenderweise nur 8,4 t ha<sup>-1</sup>, womit sie auf dem Ertragsniveau der Startgabe mit der niedrigen Menge rangierte. Allerdings sind die Unterschiede zwischen den Düngungsvarianten im Ertrag statistisch nicht abzusichern. Die Erklärung für die tendenziellen Mehrerträge der Harnstoff- und Ammoniumvariante gegenüber der Nitratvariante bei der hohen Andüngung konnte aufgrund der gegenläufigen Werte bei der Ährendichte nur durch eine unterschiedliche Tausendkornmasse oder Korndichte bedingt sein. In der Tat zeigten die Düngungsvarianten, bei denen die reduzierten N-Formen eingesetzt wurden, wenn auch nur tendenziell, höhere Tausendkorngewichte (Abbildung 15 [D]).

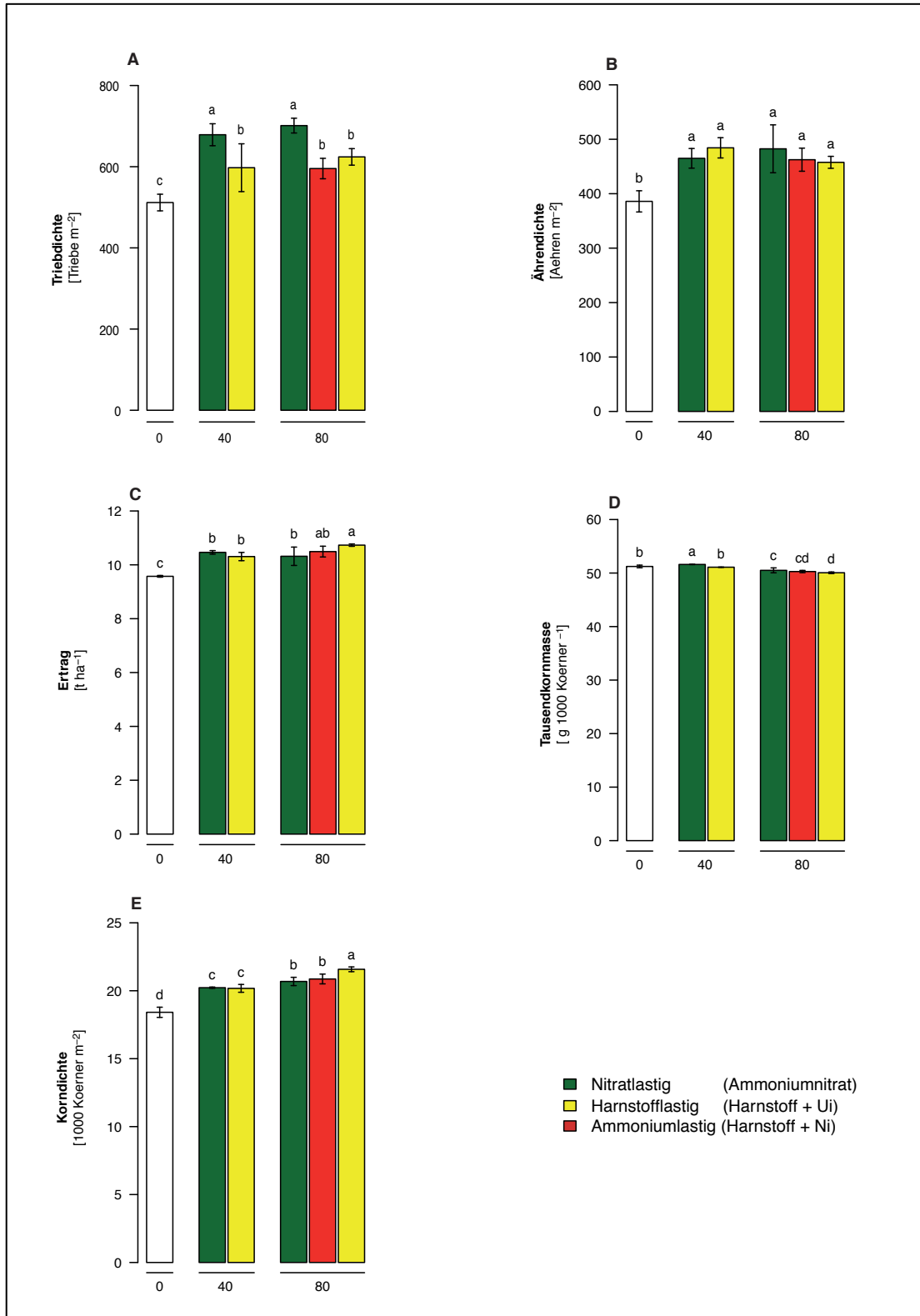
Die Korndichten sind überraschenderweise bei allen Varianten in der 80 kg N ha<sup>-1</sup> Stufe ähnlich (Abbildung 15 [D]). Dies deutet darauf hin, dass die geringeren Ährendichten über eine höhere Kornzahl je Ähre ausgeglichen wurden. Der tendenziell höhere Ertrag der Varianten mit Harnstoff plus Nitrifikations- oder Ureaseinhibitor basierte also auf weniger Trieben pro m<sup>2</sup>, aber einer höheren Kornzahl pro Ähre sowie einem höheren TKG.

### Böhnshausen

Auch am Standort Böhnshausen konnte ein Effekt der unterschiedlichen Stickstoffdüngerformen auf die Bestockung beobachtet werden (Abbildung 16 [A]). Gegenüber der Kontrolle mit 512 Triebe m<sup>-2</sup> zeigten beide Düngerformen bei der Startgabe mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> eine signifikante Zunahme der Triebdichte. Allerdings führte die harnstofflastige Düngung mit 597 zu deutlich weniger Trieben pro Quadratmeter als die nitratlastige Variante, bei der zum Ende der Bestockung in BBCH 31 679 Triebe auf dem Quadratmeter gezählt wurden. Eine weitere Erhöhung der N-Menge zu Vegetationsbeginn führte bei der nitratlastigen N-Quelle zu keiner deutlichen Stimulation der Bestockung gegenüber der Nitratvariante mit 40 kg N ha<sup>-1</sup>. Dieselbe Beobachtung konnte man auch bei den Harnstoffvarianten mit Urease- oder Nitrifikationsinhibitor machen. Allerdings lagen diese auch bei der hohen Düngungsstufe mit 595 Trieben signifikant unter der Triebdichte von 701, die die Ammoniumnitrat-Ernährung zeigte.

Wie schon auf dem Standort Dörrhof beobachtet, sortierten die Bestände zu viel angelegte und schwache Seitentriebe durch den trockenen April und Mai schnell aus. Dies führte auch auf den Flächen in Böhnshausen dazu, dass die Unterschiede zwischen den Düngerformen in der Ährendichte bei der 80 kg N ha<sup>-1</sup>-Variante noch erkennbar, aber nicht mehr statistisch zu sichern waren (Abbildung 16 [B]). Vor allem die nitratbetonten Varianten dünnten stark aus. Dies war vor allem auf die große Zahl schwacher Nebentriebe höherer Ordnung zurückzuführen, die vermehrt reduziert wurden oder unterständig blieben und keine Ähren trugen.

Vom Ertragsniveau her lag der Standort Böhnshausen deutlich über dem Standort Dörrhof, obwohl die Niederschläge in der generativen Entwicklungsphase deutlich knapper ausfielen. Dies kann vor allem durch die deutlich höhere Wasserhaltekapazität des Bodens erklärt werden. Während der Versuchsstandort Dörrhof eine Feldkapazität von ca. 100 mm aufweist, hat der Versuchsstandort in Böhnshausen ca. 240 mm.



**Abbildung 16:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen und N-Mengen (kg N ha<sup>-1</sup>) beim Andüngen zu Vegetationsbeginn auf die [A] Triebdichte zu BBCH 31, die [B] Ährendichte zur Ernte, den [C] Kornertag, die [D] Tausendkornmasse und die [E] Korndichte in Winterweizen im Versuchsjahr 2005/06 auf dem Standort Böhnschausen. Als N2 wurden 80 kg N ha<sup>-1</sup> als Harnstoff + NI und als N3 40 kg N ha<sup>-1</sup> als AHL gedüngt. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

Durch das bessere Wasserhaltevermögen und die deutlich höhere N-Mineralisation konnte die Kontrolle, in der die Startgabe ausgelassen wurde, ein Ertragsniveau von  $9,5 \text{ t ha}^{-1}$  erzielen. Erfolgte die Startgabe mit  $40 \text{ kg N ha}^{-1}$ , lag der Ertrag bei ca.  $10,4 \text{ t ha}^{-1}$ , unabhängig davon ob nitrat- oder harnstofflastig gedüngt wurde. Die  $40 \text{ kg N}$  wurden folglich komplett in Mehrertrag umgesetzt. Signifikante Unterschiede in Ertrag zwischen den Düngerformen konnten nur beobachtet werden, wenn zu Vegetationsbeginn  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  appliziert wurden. Die höchsten Erträge mit  $10,7 \text{ t ha}^{-1}$  konnten in der Harnstoffvariante mit Ureaseinhibitor gewogen werden. Die Ammoniumnitrat-Variante lag mit  $10,3 \text{ t ha}^{-1}$  signifikant darunter. Wie auch auf dem Standort Dörrhof führte dabei die niedrigere Bestandesdichte zu den höheren Erträgen. Allerdings waren auf dem Standort im Harzvorland die gesteigerten Erträge bei niedrigen Bestandesdichten durch den Anstieg des Tausendkorngewichts zu erklären (Abbildung 16 [D]). Dieses setzte sich in der harnstofflastigen Variante mit  $50,0 \text{ g}$  im Gegensatz zur nitratlastigen Variante mit  $50,5 \text{ g}$  nur wenig, aber signifikant von dem der nitratlastigen Variante ab. Dieses ließ sich auch beobachten, wenn die Startgabe mit  $40 \text{ kg N ha}^{-1}$  geringer ausfiel.

Auf diesem Standort war der Ertragszuwachs auf eine gesteigerte Korndichte bei der Harnstoffvariante mit Ureaseinhibitor zurückzuführen, was auf die Ausbildung besser ausdifferenzierter Triebe schließen ließ (Abbildung 16 [E]). So lagen die Korndichten in der  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$ -Düngungsstufe bei Ammoniumnitrat mit  $20684 \text{ Körnern m}^{-2}$  signifikant niedriger im Vergleich zur Harnstoff + Agrotain-Variante mit  $21579 \text{ Körnern m}^{-2}$ .

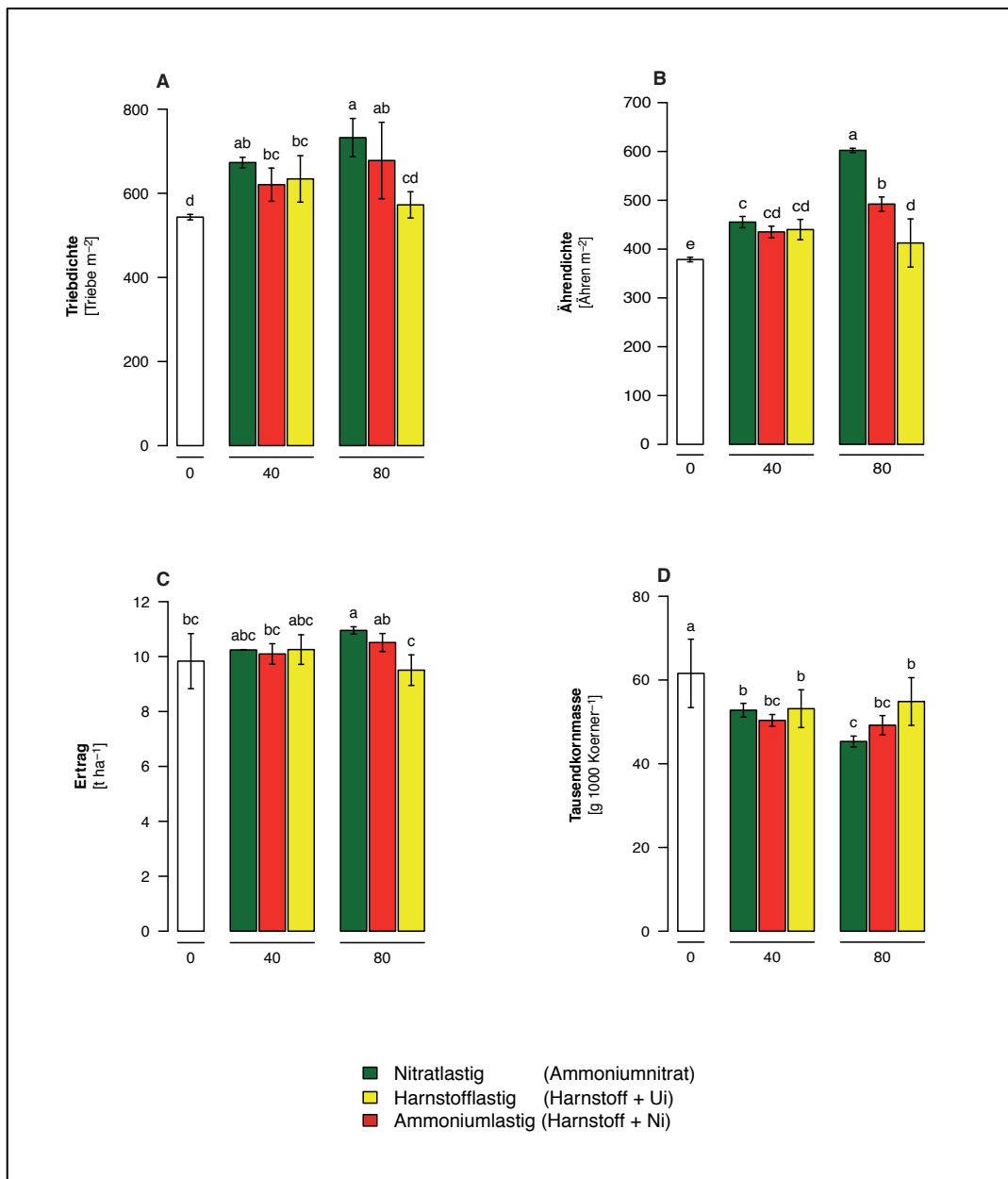
### *Versuchsjahr 2006/07*

#### **Dörrhof**

Auch im Erntejahr 2007 konnte auf dem Standort Dörrhof die Bestockung durch das Anheben des Nitratpools im Bodenwasser gefördert und durch die Düngung mit Harnstoff mit Ureaseinhibitor oder Nitrifikationsinhibitor gehemmt werden (Abbildung 17 [A]). Allerdings waren die Unterschiede bei der Düngung mit  $40 \text{ kg N ha}^{-1}$  nur tendenziell. Signifikant wurde es erst, wenn  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  appliziert wurden. Dann konnten in der Ammoniumbehandlung  $732 \text{ Triebe m}^{-2}$ , in der Harnstoffvariante mit Nitrifikationsinhibitor  $678 \text{ Triebe m}^{-2}$  und unter Harnstoff mit Ureaseinhibitor  $573 \text{ Triebe m}^{-2}$  zum Ende der Bestockung gezählt werden.

Im Gegensatz zu den beiden Datensätzen aus dem Versuchsjahr 2005/06 konnten die Unterschiede in der Triebdichte auch in der Ährendichte wiedergefunden werden (Abbildung 17 [B]). Der Weizenbestand reduzierte zwar ebenfalls deutlich Triebe, was auch zu erwarten war, allerdings konnte die nitratlastige Düngung durch die gute Wasserversorgung die angelegten Triebe halten, ausdifferenzieren und zum Ährenschieben bringen. So konnten, sofern mit  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Ammoniumnitrat angedüngt wurde, für den schwachen Standort  $602 \text{ Ähren m}^{-2}$  ermittelt werden. Signifikant geringere Ährendichten konnten mit  $492 \text{ Ähren m}^{-2}$  in der ammoniumbetonten und mit  $413 \text{ Ähren m}^{-2}$  in der harnstofflastigen Variante gezählt werden. Die harnstoffbetonte Düngung wies dabei mit der Kontrolle die niedrigsten Ährendichten auf, die lediglich  $377 \text{ Ähren m}^{-2}$  zeigte, was für den Standort zu wenig ist.

Allerdings konnten aufgrund des günstigen Witterungsverlaufs in 2007 mit einer ausgeglichenen Niederschlagsverteilung und nicht zu heißen Temperaturen auch geringe Bestandesdichten noch zu überraschend hohen Erträgen führen. So zeigte selbst die Kontrolle, bei der die Düngung zu Vegetationsbeginn unterlassen wurde, mit  $9,8 \text{ t ha}^{-1}$  einen Ertrag, den man bei der extrem niedrigen Bestandesdichte nicht erwarten durfte (Abbildung 17 [C]).



**Abbildung 17:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen und N-Mengen (kg N ha<sup>-1</sup>) beim Andüngen zu Vegetationsbeginn auf die [A] Triebdichte zu BBCH 31, die [B] Ährendichte zur Ernte, den [C] Kornerntrag und die [D] Tausendkornmasse in Winterweizen im Versuchsjahr 2006/07 auf dem Standort Dörrhof. Als N2 wurden 80 kg N ha<sup>-1</sup> als Harnstoff + NI und als N3 40 kg N ha<sup>-1</sup> als AHL gedüngt. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

Wurde mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> angedüngt, ergaben sich keine Unterschiede zwischen den eingesetzten Düngemittelformen. Signifikante Unterschiede waren erst bei 80 kg N ha<sup>-1</sup> zu beobachten. Allerdings zeigte dieses Mal die Ammoniumnitratdüngung den mit 11,0 t ha<sup>-1</sup> höchsten Ertrag, gefolgt von der ammoniumlastigen Düngung mit 10,5 t ha<sup>-1</sup>. Die harnstoffbetonte Variante zeigte bei dieser Düngungsstufe mit 9,5 t ha<sup>-1</sup> den niedrigsten Ertrag und lag auf demselben Signifikanzniveau wie die Kontrolle.

Das Tausendkorngewicht lag in diesem Versuch extrem hoch. Die Kontrolle zeigte beeindruckende 61,6 g, was auch den hohen Ertrag trotz der sehr niedrigen Ährendichte erklärte. Die Harnstoffvariante mit Ureaseinhibitor konnte zwar mit 54,9 g das Tausendkorngewicht in der 80 kg N ha<sup>-1</sup>-Düngungsstufe ebenfalls gegenüber den anderen Varianten steigern, es reichte aber nicht aus, um die niedrige Triebdichte zu kompensieren.

Die ammoniumlastige Düngung zeigte ein TKG von 49,2 g und die Ammoniumnitrat-Variante erreichte trotz eines eher schwachen TKG von 45,3 g unter den klimatisch günstigen Bedingungen mit der sehr hohen Triebdichte den höchsten Ertrag im Versuch.

### Böhnshausen

2007 konnte in Böhnshausen witterungsbedingt erst sehr spät, nämlich am 26.03.2007 angedüngt werden. Aus diesem Grund blieb für die Bestockung nur sehr wenig Zeit bis diese mit dem Eintreten des Langtags (Tag-Nacht-Gleiche) endete. Deshalb waren die in BBCH 31 gezählten Triebdichten auch für den eher trockenen Standort gering (Abbildung 18 [A]). Außerdem wurden die N-Mengen an die  $N_{\min}$ - und  $N_{\text{mob}}$ -Werte des Standorts angepasst. Das Andüngen wurde mit 30 und 60 kg N ha<sup>-1</sup> durchgeführt. Die zweite Düngung (N2) wurde aufgrund des geringen zeitlichen Abstands zur N1 ausgelassen und die N3 mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> angesetzt. Außerdem wurde eine Variante eingeführt, in der der gesamte Stickstoff von 120 kg N als Harnstoff + DCD in der N1 gegeben wurde.

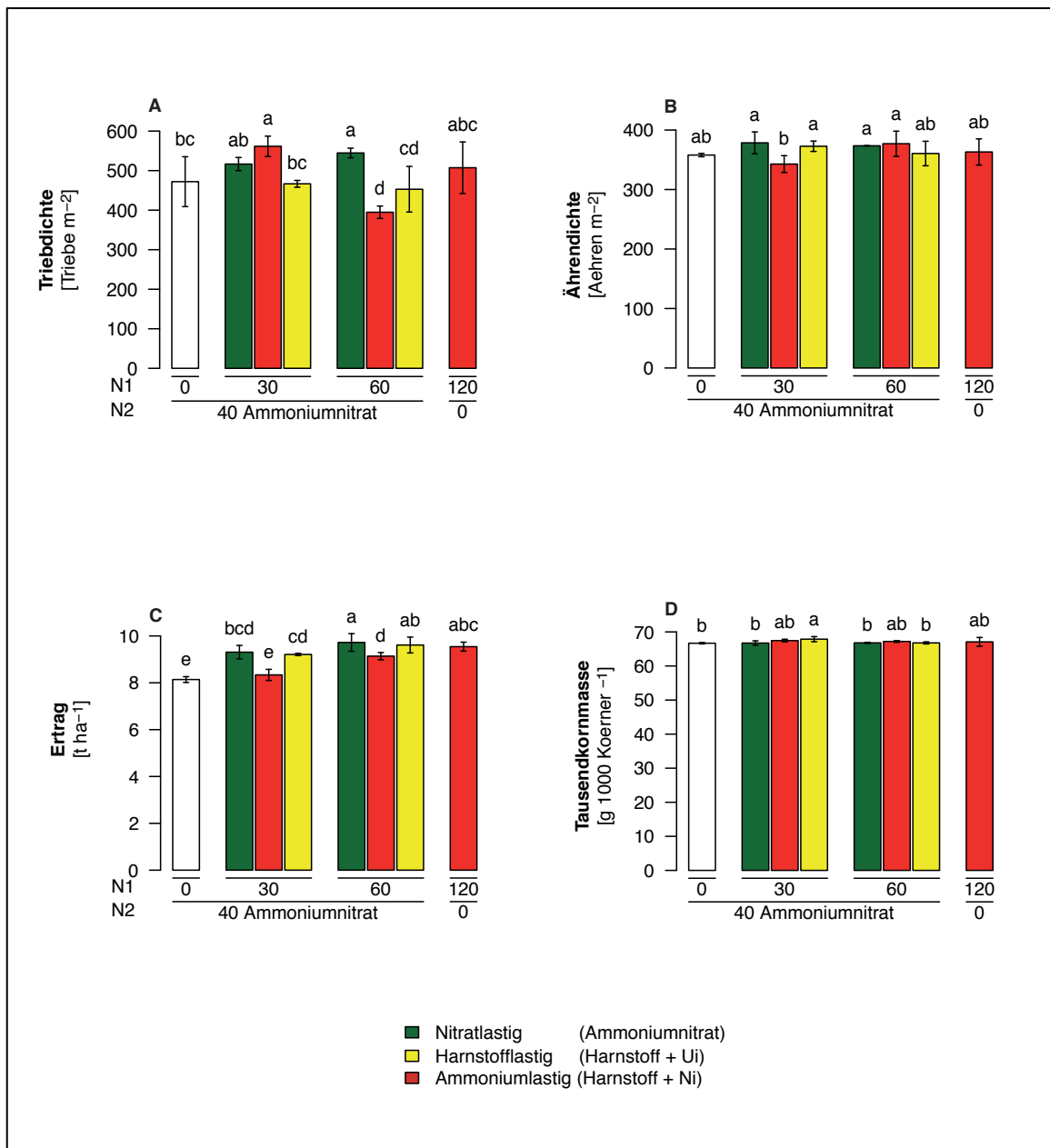
Trotz des kurzen Zeitraums, in dem die Pflanzen nach der Düngung noch bestocken konnten, zeigten die Düngemittelformen noch einen deutlichen Einfluss auf die Triebdichte. Erfolgte das Andüngen mit 30 kg N ha<sup>-1</sup>, konnten keine konsistenten Beobachtungen gemacht werden. Die hohe Triebdichte in der ammoniumlastigen Düngung lässt sich zudem nicht erklären. Düngte man dagegen mit 60 kg N ha<sup>-1</sup> an, zeigte sich das schon über die zwei Jahre und zwei Standorte gewohnte Bild. Die Ammoniumnitrat-Variante legte mit 545 Trieben m<sup>-2</sup> die höchste Triebdichte im Versuch an, während die beiden Harnstoffvarianten mit 395 und 453 Trieben m<sup>-2</sup> signifikant geringere Bestandesdichten hatten. Überraschenderweise führte das Andüngen mit 120 im Gegensatz zu 60 kg N ha<sup>-1</sup> mit Harnstoff + Nitrifikationsinhibitor zu einer signifikant höheren Triebdichte.

Im Gegensatz zum Standort Dörrhof nivellierten die geringen Niederschläge im April, die zudem noch ungünstig verteilt waren, die Unterschiede in den Bestandesdichten (Abbildung 18 [B]). Die Bestände reduzierten die schon geringen Triebdichten stark und lagen in der Kontrolle wie auch in der 120 N-Variante zwischen sehr niedrigen 343 und 373 Trieben m<sup>-2</sup>.

Der Ertrag war allerdings trotz der dünnen Bestände, ähnlich wie auf dem Standort Dörrhof, überraschend hoch (Abbildung 18 [C]). Unterschiede zwischen den nitrat- und harnstofflastigen Varianten konnten in keiner Düngungsstufe beobachtet werden. Die Erträge dieser Varianten schwankten zwischen 9,3 und 9,7 t ha<sup>-1</sup> und unterschieden sich nicht signifikant. Einzig die 30 und 60 kg N ha<sup>-1</sup> Harnstoff + DCD-Varianten fielen im Ertrag mit 8,3 und 9,1 t ha<sup>-1</sup> im Vergleich zu den anderen Varianten derselben Düngungsstufe signifikant ab.

Auch in Böhnshausen waren es die klimatischen Bedingungen, die es ermöglichten, die niedrigen Ährendichten durch ein hohes TKG ertraglich noch zu kompensieren (Abbildung 18 [D]). Dass die Erträge trotzdem noch so hoch ausfielen, lag an dem exorbitanten TKG, das über alle Varianten hinweg zwischen 66,7 und 67,9 g lag. Unterschiede zwischen den Düngerformen waren aber nicht auszumachen.





**Abbildung 18:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen und N-Mengen (kg N ha<sup>-1</sup>) beim Andüngen zu Vegetationsbeginn auf die [A] Triebdichte zu BBCH 31, die [B] Ährendichte zur Ernte, den [C] Kornertrag und die [D] Tausendkorntmasse in Winterweizen im Versuchsjahr 2006/07 auf dem Standort Böhnschausen. Die N2 wurde durch das späte Andüngen erst in BBCH 37 durchgeführt und die N3 entfiel. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .

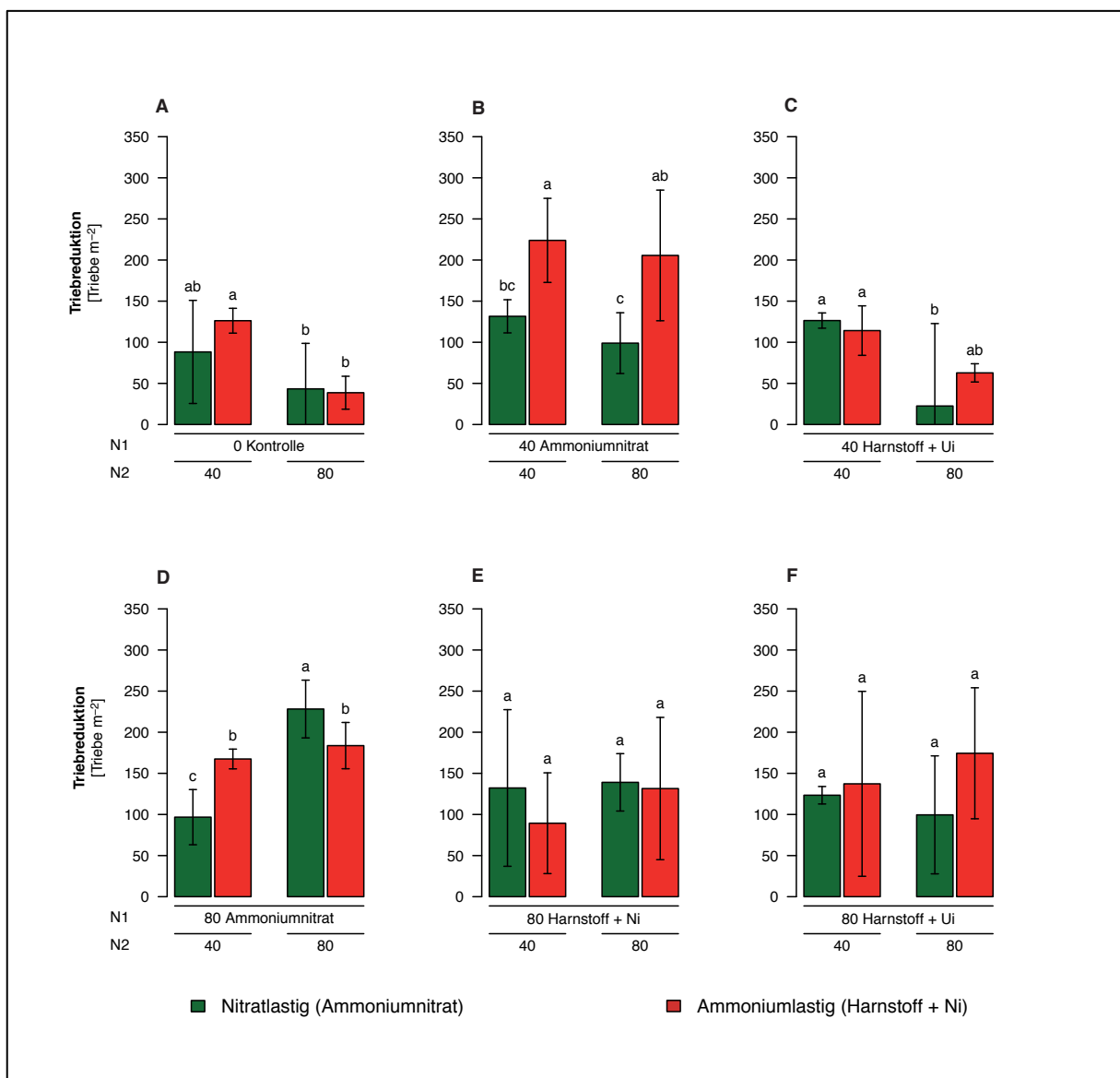
### *Einfluss der N-Formen auf die Triebreduktion*

Nachdem die Triebreduktion in den gezeigten Versuchen vor allem im Erntejahr 2007 witterungsbedingt die N-Effekte auf die Triebdichte wieder nivellierte, stellt sich die Frage, welchen Einfluss die N-Form beim Nachdüngen in BBCH 31/32 auf die Triebreduktion hat. Die Pflanzen schalten in diesem Stadium von der Blatt- und Triebanlage, also der vegetativen Entwicklung, in die generative Phase um, in der die Halmstreckung und die Triebreduktion einsetzt. Wie schon im Versuchsaufbau beschrieben, wurde jede Variante des Andügens entweder mit Ammoniumnitrat als nitratlastige N-Quelle oder mit Harnstoff + DCD als ammoniumlastiges N-Angebot nachgedüngt. Es wurden entweder 40 oder 80 kg N ha<sup>-1</sup>

ausgebracht. Der Zeitpunkt der Düngung wurde so terminiert, dass sich der erste Knoten schon 1 cm abhob und somit die Halmstreckung sicher eingesetzt hatte.

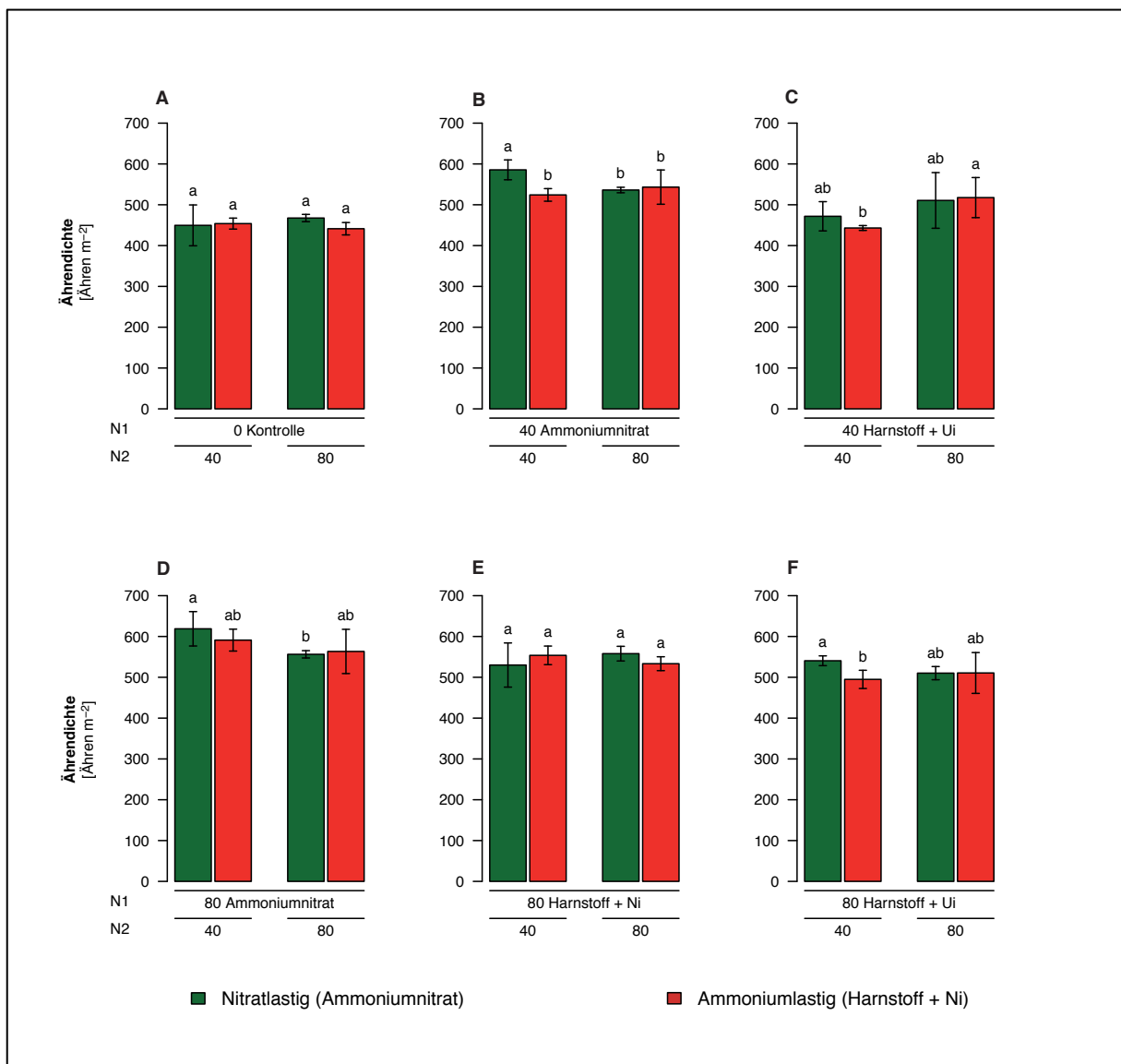
### Dörrhof 2005/06

Wurde das Andüngen zu Vegetationsbeginn ausgelassen, führte die applizierte N-Menge in BBCH 31 zu signifikanten Unterschieden in der Triebzahl (Abbildung 19 [A]). Ein höheres N-Angebot führte zur einer deutlichen Verringerung der Triebreduktion. Die eingesetzte Düngerform spielte aber dabei keine Rolle. Erfolgte das Andüngen dagegen mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> Ammoniumnitrat, war nicht die gedüngte Menge, sondern die N-Form von Bedeutung (Abbildung 19 [B]). Diese Variante legte bis zur Anschlussdüngung vermehrt Triebe an und diese konnten in der nitratlastigen Behandlung von den Pflanzen bis zur Kornfüllung überwiegend gehalten werden. Erfolgte die N2 als Harnstoff + Ni, förderte dies die Triebreduktion signifikant. Wurde dagegen mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> als Harnstoff + Ui angedüngt,



**Abbildung 19:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in kg N ha<sup>-1</sup> zu N2 auf die Triebreduktion von BBCH 31 bis BBCH 71 in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Dörrhof 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

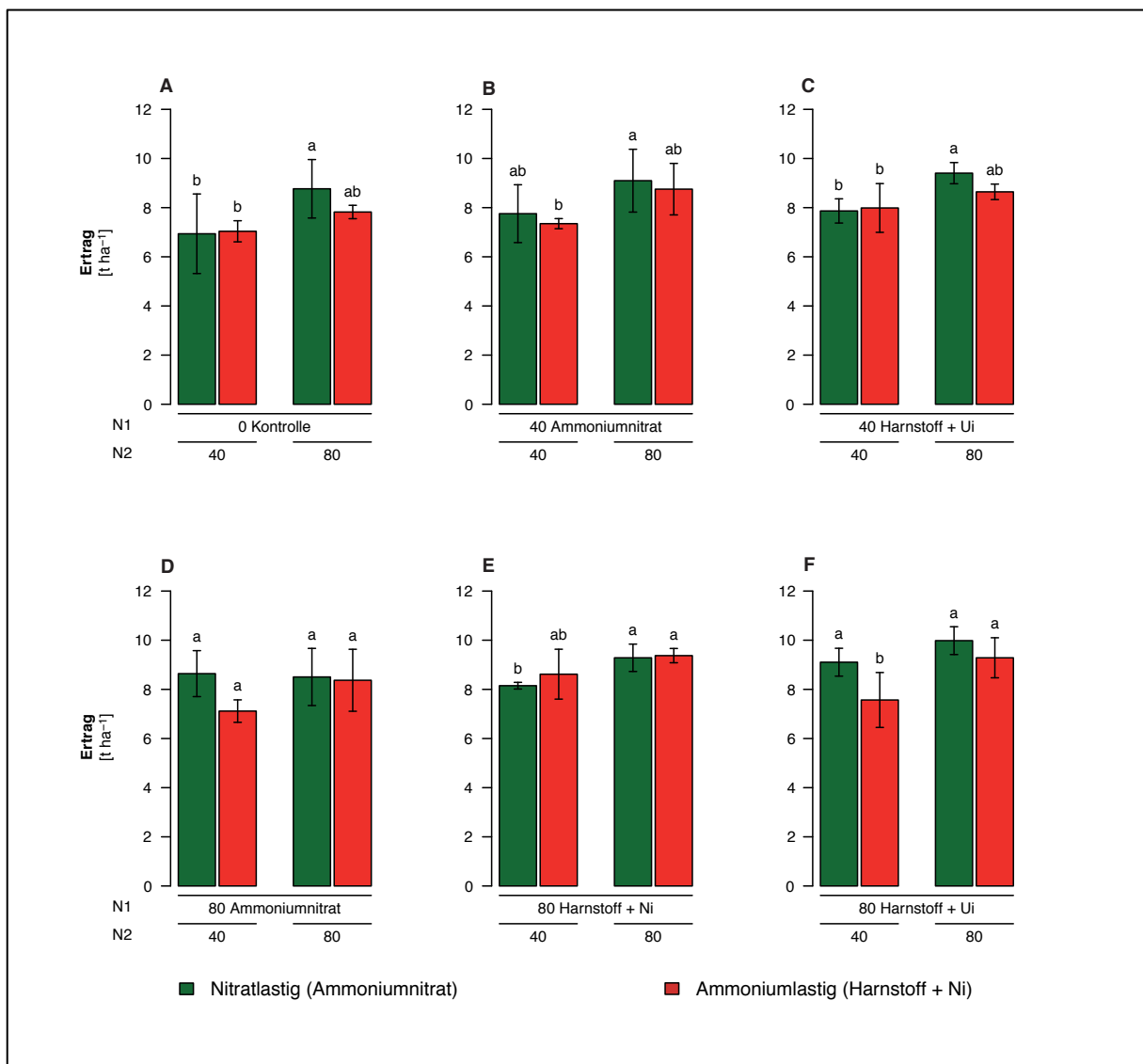
wodurch die Bestockung deutlich verlangsamt und die Triebdichten zu BBCH 31 im Vergleich zur zuvor beschriebenen nitratlastigen Variante geringer wurden, war ähnlich der Kontrolle nur die gedüngte Menge entscheidend (Abbildung 19 [C]). So zeigten die 80 kg N ha<sup>-1</sup> im Vergleich zu den 40 kg N ha<sup>-1</sup> eine verringerte Triebreduktion, unabhängig davon, aus welcher N-Quelle der Stickstoff stammte. Erfolgte das Andüngen dagegen mit 80 kg N ha<sup>-1</sup>, änderten sich die Beobachtungen. Wurden diese als Ammoniumnitrat gestreut und mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> nachgedüngt, glich das Resultat stark den Varianten, in denen 40 kg N ha<sup>-1</sup> in dieser N-Form appliziert wurden (Abbildung 19 [D]). Fiel die Anschlussgabe nitratlastig aus, verringerte sich die Triebreduktion und kam Harnstoff + Ni zum Einsatz, wurde diese forciert. Das Bild drehte sich allerdings, sobald mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> nachgedüngt wurde. Hier zeigte im Vergleich nur die Ammoniumnitrat-Düngung eine starke Triebreduktion. Die Erklärung dafür kann im Witterungsverlauf gefunden werden. Anfang des Aprils war noch von ausreichend Bodenfeuchte gekennzeichnet. Dadurch war diese Variante in der Lage, kaum entwickelte Seitentriebe noch weiter zu entwickeln, die dann allerdings in der Trockenphase Ende April drastisch reduziert wurden. Dagegen leitete die ammoniumlastige Düngung die Triebreduktion eher kontinuierlich ein, und die Pflanzen



**Abbildung 20:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in kg N ha<sup>-1</sup> zu N2 auf die Ährendichte in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Dörrhof 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

reagierten auf die Trockenphase mit weniger heftigem Triebabbau. Bestockten die Pflanzen durch die Andüngung mit Harnstoff + Ni geringer, so konnten weder zwischen den N-Mengen noch zwischen den beiden Düngerformen signifikante Unterschiede bei der Triebreduktion beobachtet werden (Abbildung 19 [E]). Aber auch das Andüngen mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> als Harnstoff + Ui zeigte beim Nachdüngen keine signifikanten Unterschiede (Abbildung 19 [F]). Allerdings konnte man bei der hohen N-Menge beobachten, dass die Triebreduktion durch den Einsatz von Nitrat gegenüber Ammonium deutlich gebremst wurde.

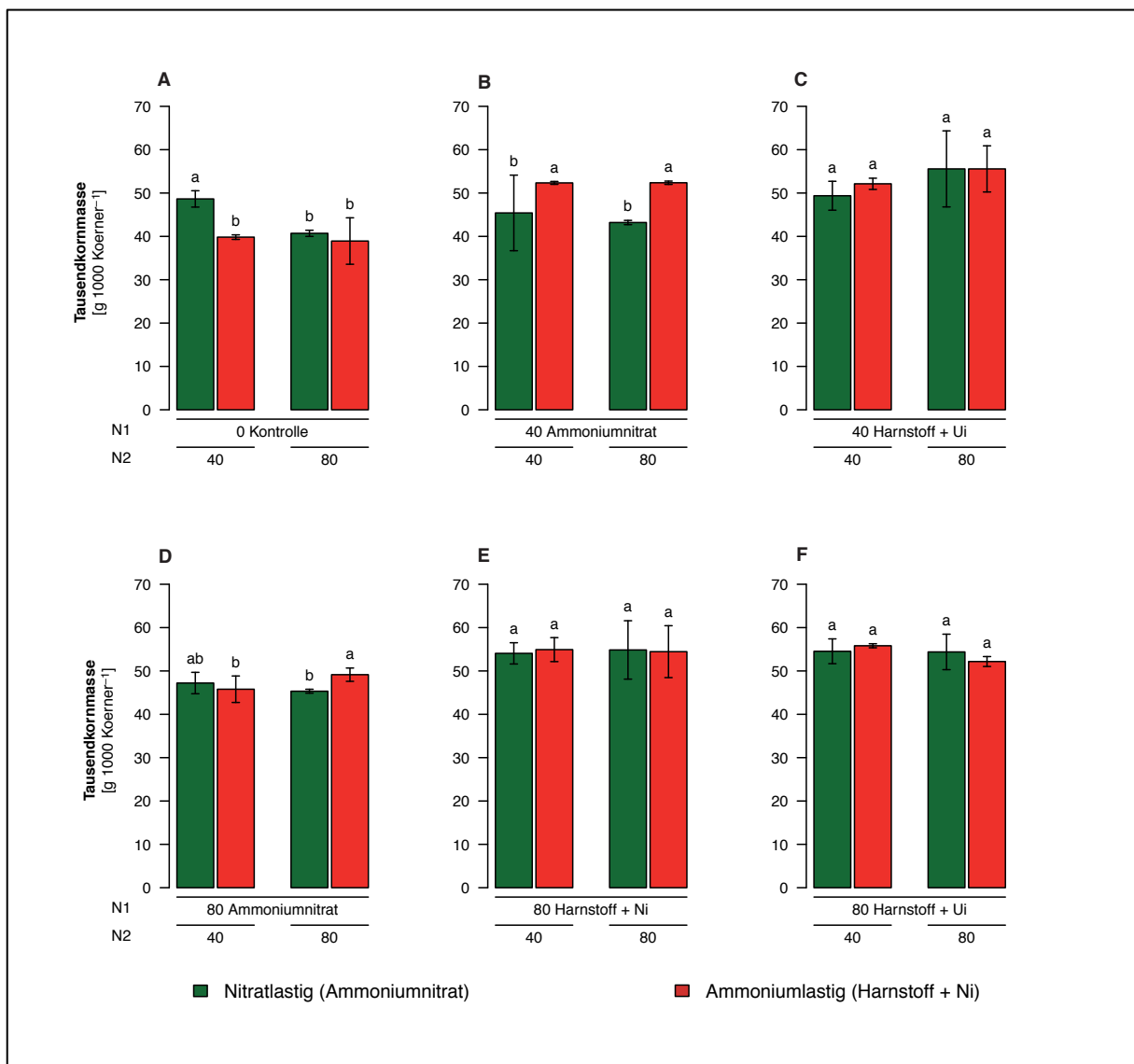
Der Einfluss der Triebreduktion auf die Ährendichte war allerdings gering. Wie schon zuvor beschrieben, nivellierte die Trockenphase vor allem den Effekt der nitratlastigen Varianten sowohl in N1 als auch in N2 auf die Ährendichte, insbesondere dann, wenn die Bestände sehr hohe Triebdichten aufwiesen. Deshalb ist es nicht verwunderlich, dass bei den Ährendichten vor allem die Nitratvarianten mit reduzierten Aufwandmengen erhöhte Dichten zeigten. So führte die Version, die 40 kg N ha<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat sowohl zu Vegetationsbeginn als auch in der Anschlussgabe erhalten hatte, zu einer signifikant höheren Ährendichte als die ammoniumlastige Düngung in höherer Dosis (Abbildung 20 [B]). Tendenziell konnte dies



**Abbildung 21:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in kg N ha<sup>-1</sup> zu N2 auf den Ertrag in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Dörrhof 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fishers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

auch beobachtet werden, wenn mit  $40 \text{ kg N ha}^{-1}$  Harnstoff + Ui angedüngt und mit  $40 \text{ kg N ha}^{-1}$  Ammoniumnitrat nachgedüngt wurde (Abbildung 20 [C]) Wurde mit  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  nitrat- oder ammoniumlastig angedüngt, waren weder bei der N-Menge noch bei der Düngemittelform in der N2 signifikante Unterschiede auszumachen (Abbildung 20 [D+E]). Dagegen konnte, wenn die Startgabe als Harnstoff + Ui fiel, eine Zunahme der Ährendichte beobachtet werden, sofern die  $40 \text{ kg N ha}^{-1}$  in der N2 als Ammoniumnitrat zum Einsatz kamen.

Der Einfluss der eingesetzten N-Menge und Düngemittelform bei der N2 auf den Ertrag war nicht signifikant (Abbildung 21 [A-F]). Tendenziell kann man jedoch erkennen, dass  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Ammoniumnitrat in der N2 zu etwas höheren Erträgen führten im Vergleich zu den anderen in N2 eingesetzten Düngemittelformen. Etwas deutlicher lässt sich dies vor allem bei den Varianten ersehen, die in der vegetativen Phase unterdurchschnittlich bestockten. Dies waren neben der Kontrolle die Variante mit  $40$  oder  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  Harnstoff + Ui. Bei letzterer führte der moderate Einsatz von Nitrat in der N2 sogar zu absicherbaren Mehrerträgen.

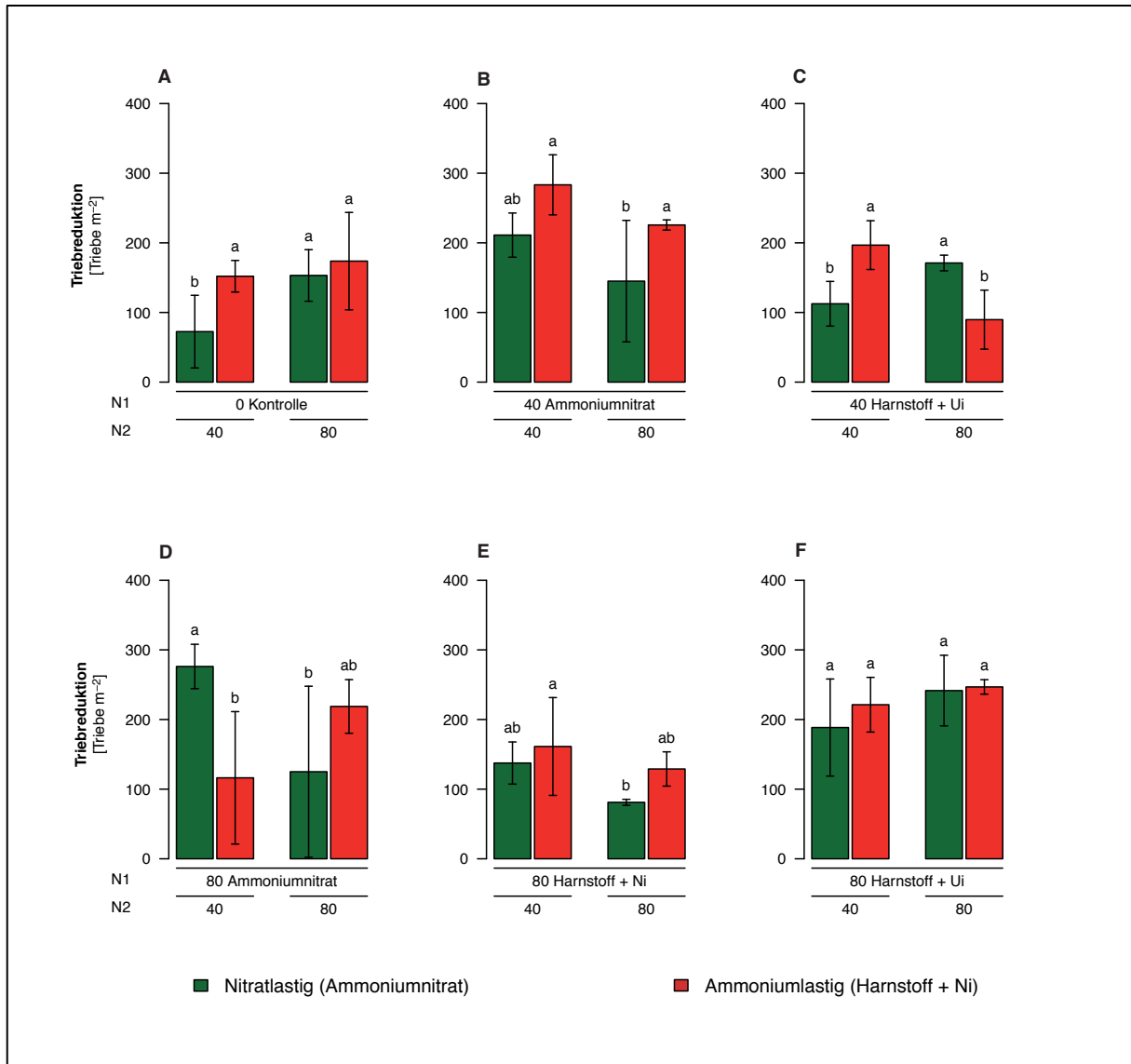


**Abbildung 22:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in  $\text{kg N ha}^{-1}$  zu N2 auf das Tausendkorngewicht in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Dörrhof 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .

Der Einfluss der unterschiedlichen N-Formen auf das Korngewicht war eher gering. Die wenigen signifikanten Unterschiede lassen sich vor allem dadurch erklären, dass geringe Ährendichten durch einen Anstieg des TKGs kompensiert wurden. Dies ist am besten in den Varianten zu erkennen, in denen mit 40 oder 80 kg N ha<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat angedüngt wurde (Abbildung 22 [B + D]). Hier führte das Nachdüngen von Harnstoff + Ni nicht nur zu geringeren Ährendichten (Abbildung 20 [B + D]), sondern auch zu einem Anstieg des TKGs.

### *Böhnshausen 2005/06*

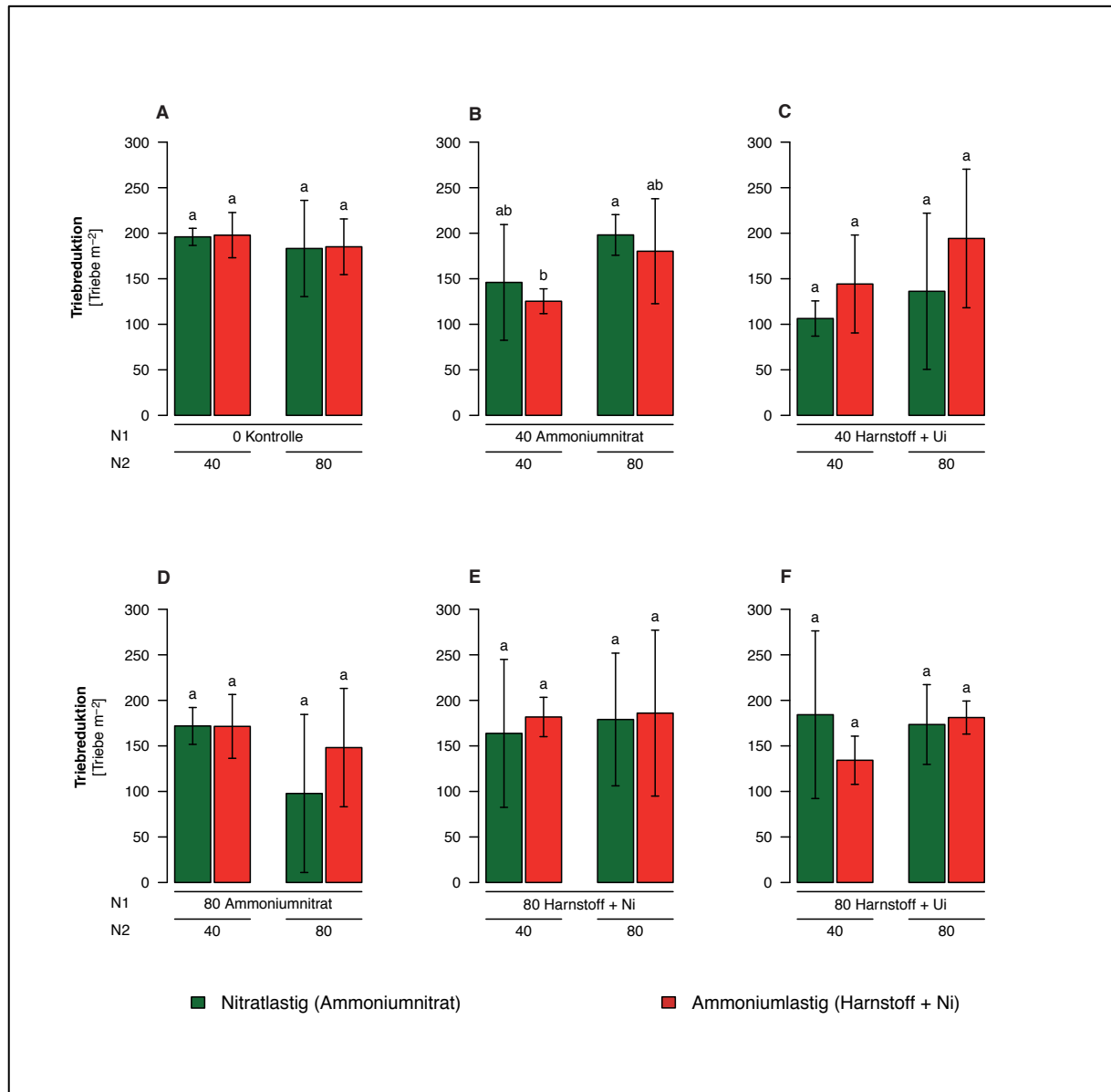
Auch am Versuchsstandort Böhnshausen ließen sich Effekte gedüngter N-Formen bei der Anschlußgabe in BBCH 31 auf die Triebzahl beobachten, obwohl dort der N-Pool im Boden deutlich größer ist und zu diesem Zeitpunkt die Mineralisation bereits einsetzte. Wurde die Düngung zu Vegetationsbeginn ausgelassen, zeigte sich wie auf dem Versuchsstandort Dörrhof, dass die nitratlastige Düngung vor allem in der 40 kg N ha<sup>-1</sup>-Dosierung die Triebreduktion im Vergleich zur Düngung mit Harnstoff + Ni signifikant verringerte (Abbildung 23 [A]). Die Reduktion der Seitentriebe war im Versuch in Böhnshausen deutlich stärker als auf dem Dörrhof. Dies lässt sich mit der geringeren Wasserversorgung im Harzvorland erklären. Ein ähnliches Ergebnis wie auf dem ersten Standort zeigte sich, wenn mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat angedüngt wurde (Abbildung 23 [B]). Im Vergleich zur ammoniumlastigen Düngung reduzierte die Ammoniumnitrat-Variante deutlich weniger Triebe, unabhängig davon, ob 40 oder 80 kg N ha<sup>-1</sup> gedüngt wurden. Die Reduktion fiel aber generell stärker aus, da durch die nitratlastige Düngung auch deutlich mehr Triebe angelegt wurden. Deutliche Unterschiede zum Versuch im Dörrhof konnte man beobachten, wenn mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> des harnstoffartigen Düngers nach Winter gearbeitet wurde. Während sich in Hohenlohe nur tendenzielle Unterschiede zeigten, förderte hier die schwache Anschlussgabe mit Harnstoff + Ni die Triebreduktion im Vergleich zur Ammoniumnitrat-Düngung deutlicher (Abbildung 23 [C]). Dies unterstützt die Hypothese, dass Nitrat über die Stimulation der Cytokine den Trieberhalt fördert. Düngte man allerdings 80 kg N ha<sup>-1</sup> in der zweiten Gabe, so förderte Nitrat die Triebreduktion, während Ammonium diese signifikant hemmte. Dies könnte man dadurch erklären, dass die Varianten zu stark bestockt hatten und die Pflanzen durch die Witterung während der späten Halmstreckung gezwungen waren, überzählige Triebe auszusortieren. Aber die Triebdichten lagen nach der Startgabe mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> als stabilisiertem Harnstoff bereits nicht allzu hoch. Düngte man dagegen mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> nach, zeigten sich zwischen den unterschiedlichen N-Formen ähnliche Beobachtungen wie auf dem ersten Versuchsstandort. So förderte die niedrige nitratlastige Variante die Triebreduktion signifikant im Vergleich zur ammoniumlastigen Düngung, sofern zuvor durch Ammoniumnitrat hohe Triebdichten erzeugt wurden. Waren durch die Wahl der Düngerform nach Winter weniger Bestockungstriebe angelegt wie in den Varianten, in denen Harnstoff mit Ni oder Ui zum Einsatz kam, zeigte sich je nach Variante signifikant oder tendenziell, dass das Anheben des Nitratpools im Bodenwasser die Triebreduktion hemmen konnte. Allerdings konnte man beobachten, dass sich, wenn weniger Triebe in der vegetativen Phase angelegt wurden (Harnstoff + Ui), sich die Unterschiede der genutzten N-Formen in N<sub>2</sub> nivellierten. Wie schon beim vorherigen Versuchsstandort beschrieben, glich die Witterung Ende April und im Mai die Unterschiede wieder aus, die durch die Düngemittelformen in N<sub>1</sub> hervorgerufen wurden, und die Ährendichten zeigten deutlich kleinere Unterschiede als man nach den Bonituren der Triebdichten in BBCH 31 erwartet hätte (Abbildung 35 [A-F] Annex). Ebenso verhielt es sich beim Ertrag (Abbildung 36 [A-F] Annex) und beim Tausendkorngewicht (Abbildung 37 [A-F] Annex).



**Abbildung 23:** Einfluss der Düngertypen und der Applikationsmenge in kg N ha<sup>-1</sup> zu N2 auf die Triebreduktion von BBCH 31 bis BBCH 71 in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Böhnshausen 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .

### Dörrhof 2006/07

Im Erntejahr 2007 wurden die Düngemittelformen zu N2 nur noch auf dem Standort Dörrhof variiert. In diesem Jahr konnte der Bestand im Frühjahr nur eine begrenzte Anzahl an Bestockungstrieben anlegen und diese waren überwiegend schwach ausgebildet und wurden durch die trockenen Bedingungen Ende April wieder weitgehend reduziert, was selbst für diesen Standort zu sehr geringen Ährendichten führte. Darin ist auch der Grund zu sehen, dass weder die Düngertypen noch die N-Menge der N2 einen signifikanten Unterschied bei der Triebreduktion zeigte, sofern das Andüngen unterblieben war (Abbildung 24 [A]). Die Unterschiede, die die Varianten hervorgebracht hatten, wurden durch die starke trockenheitsbedingte Triebreduktion ausgeglichen. Düngte man mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> zu Vegetationsbeginn an, ergaben die unterschiedlichen Düngungsvarianten in N2 nur tendenzielle Unterschiede. Diese ließen sich aber gut erklären. Wie schon im Jahr zuvor legten die nitratlastig gedüngten Pflanzen deutlich mehr Triebe an als die mit Harnstoff + Inhibitoren versorgten Pflanzen. Die Triebe wurden durch die Anschlussgabe mit Ammoniumnitrat gehalten und die Bestände reduzierten nach dem Einsetzen der Trockenheit



**Abbildung 24:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in kg N ha<sup>-1</sup> zu N2 auf die Triebreduktion von BBCH 31 bis BBCH 71 in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Dörrhof 2006/07. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

Ende April stärker im Vergleich zu den Behandlungen mit ammoniumlastigen Düngemittelformen (Abbildung 24 [B]). War die Triebdichte schon zuvor limitierend wie in der 40 kg N ha<sup>-1</sup> Harnstoff + Ui-Variante, konnte die Folgedüngung mit nitrathaltigen Düngemitteln die Triebreduktion tendenziell verringern (Abbildung 24 [C]). Die Folgedüngung mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> ergab keine signifikanten Unterschiede in der Triebreduktion, unabhängig davon in welcher Form oder Menge sie erfolgte [Abbildung 24 [D-F]]. Vermutlich traf die Trockenheit diese Parzellen besonders hart, denn diese Pflanzen bestockten in der vegetativen Phase deutlich mehr als die 40 kg N ha<sup>-1</sup>-Varianten, verbrauchten das Restwasser im Boden schneller und reduzierten wahrscheinlich deshalb intensiver. Die Unterschiede in den Ährendichten waren wie im Versuchsjahr 2005/06 nicht besonders groß und trugen zur Erklärung des Effekts der N-Formen auf die Triebreduktion nicht bei (Abbildung 38 [A-F] Annex). Dasselbe gilt für die Erträge (Abbildung 39 [A-F] Annex) und das TKG (Abbildung 40 [A-F] Annex).



## Diskussion

Ziel dieser Feldversuche war es zu prüfen, ob die Einflüsse unterschiedlicher N-Formen auf die Bestockung von hydroponisch kultivierter Sommergerste (Kapitel 1) auch auf Winterweizen im Feldversuch übertragen werden können. Eine solche Übertragbarkeit war v.a. deshalb nicht vorauszusetzen, weil i) im Gegensatz zum Nährlösungsversuch auf dem Feld die N-Formen Nitrat, Ammonium und Harnstoff in den applizierten Düngemitteln nicht in reiner Form angeboten und gleichzeitig die Begleitungen nicht so einfach ausgeglichen werden konnten, und ii) weil sich die applizierten N-Formen vor dem Hintergrund der bereits im Boden befindlichen N-Formen nicht mehr so deutlich absetzten. Insofern galt es zunächst zu überprüfen, in welchem Ausmaß die applizierten N-Düngemittelformen die Verhältnisse der pflanzenverfügbaren N-Formen beeinflussten und abzuschätzen, wie lange die applizierten N-Formen pflanzenverfügbar waren und deren Wirkung vorhielt. Dazu wurden die gedüngten Parzellen mittels Saugkerzen zu drei Zeitpunkten beprobt und die N-Formen in der Bodenlösung bestimmt.

Während durch die Ammoniumnitratdüngung die Konzentration an Nitrat in der Bodenlösung stark erhöht werden konnte ohne dabei die Ammoniumkonzentration gegenüber den anderen Varianten signifikant zu verändern, blieb die Harnstoffdüngung mit Nitrifikationsinhibitor (Ammoniumvariante) ohne bedeutenden Einfluss auf die Zusammensetzung der N-Formen in der Bodenlösung (Abbildung 13). Dies war sicherlich u.a. auf die hohe Kationenaustauschkapazität des Bodens zurückzuführen, die die Ammoniumkonzentration in der Bodenlösung effizient pufferte. Dagegen konnte dieselbe Menge an appliziertem Harnstoff mit Ureaseinhibitor die Harnstoffkonzentration in der Bodenlösung deutlich steigern, auch wenn dieser Effekt nach ein bis zwei Wochen wieder abnahm. Dennoch gelang es, mit diesen Düngungsvarianten eine signifikante und zeitlich begrenzte Verschiebung in dem Verhältnis an pflanzenverfügbaren N-Formen unter Praxisbedingungen herzustellen, sodass die Ammoniumnitratdüngung als nitratlastig und die Harnstoff + Ui-Düngung als harnstofflastig bezeichnet werden kann. Zur Vereinfachung und unter Berücksichtigung der relativen Konzentrationsverhältnisse zwischen den drei N-Formen in der Bodenlösung wurde die Harnstoff + Ni-Variante als „ammoniumbetont“ bzw. „ammoniumlastig“ bezeichnet. Damit erschien es berechtigt, auftretende Unterschiede in den Ertragskomponenten auch kausal auf das Vorliegen unterschiedlicher N-Formen in der Bodenlösung zurückzuführen.

### *Wirkung unterschiedlicher N-Formen auf das Bestockungsverhalten von Winterweizen*

Auf beiden Standorten führte eine Startgabe als Ammoniumnitrat sowohl in 2005/06 als auch in 2006/07 zu einer deutlich gesteigerten Triebdichte im Vergleich zu den ammonium- und harnstofflastigen Düngungsvarianten. Dies wurde insbesondere bei höherer Dosierung der Düngung ( $80 \text{ kg N ha}^{-1}$ ) offensichtlich. Eine eingehendere Analyse der Versuche zeigte allerdings, dass die Wirkung der verschiedenen N-Formen von bestimmten Rahmenbedingungen abhingen, damit sie die Bestockung beeinflussten.

Eine Reihe von molekularen und physiologischen Arbeiten hat gezeigt, dass Nitrat die Cytokininbildung in der Wurzel anregt und das Pflanzenwachstum stimuliert (Rahayu et al., 2005 und Takei et al., 2001). In Arabidopsis konnte weiter gezeigt werden, dass durch das Schlüsselenzym der *de novo* Synthese, die Isopentenyltransferase (IPT) in der Wurzel durch das Angebot von Nitrat hochreguliert wird (Takei et al., 2004). In Sommergerste konnte diese Regulation für die getesteten IPT3-Homologe unter den gegebenen Versuchsbedingungen allerdings nicht gefunden werden (Kapitel 1). Berichte über Feldversuche, in denen gezielt Ertragskomponenten nicht nur mit der applizierten N-Menge,

sondern auch mit den tatsächlich vorgelegenen N-Formen in der Bodenlösung in Beziehung gesetzt wurden, konnten nicht gefunden werden. Auch über die Konzentrationen, in der Nitrat in der Bodenlösung oder Nährlösung vorliegen muss, um die Cytokininsynthese in der Wurzel und die Bestockung zu stimulieren ist in der Fachliteratur nicht viel zu finden. Aus Feldversuchen zwischen 1997 und 2011, in denen über mehrere Standorte hinweg Düngungsstrategien in Winterweizen verglichen wurden, kann man ableiten, dass die Bestockung erst ab einem Stickstoffangebot in der Bodenlösung von mindestens 60 ppm N als Nitrat gefördert wurde (Schönberger & Bauer, 2012). Rechnet man die in der Bodenlösung in den nitratlastigen Varianten gemessenen Nitratkonzentrationen in ppm Stickstoff um oder bezieht das gemessene  $N_{\min}$  und die N-Menge der N1 auf das Bodenwasser, so ergeben sich für den Standort Dörrhof in beiden Versuchsjahren bei der 40 kg N ha<sup>-1</sup>-Variante ca. 60 ppm und bei der 80 kg N-Variante ca. 90 ppm Stickstoff als Nitrat. Damit liegt die 40 kg N ha<sup>-1</sup>-Variante gerade an der oben genannten Konzentrationsgrenze aus den Versuchen von Schönberger und Bauer (2012), ab der die Bestockung einsetzte, während die 80 kg N ha<sup>-1</sup>-Düngungsstufe deutlich darüber lag und damit theoretisch einen signifikanten Effekt auf die Bestockung erzielen müsste. Auf dem Standort Dörrhof war die Abhängigkeit der Bestockung von der mineralischen N-Düngung aufgrund der niedrigen  $N_{\min}$ -Werte weit größer als auf dem Versuchsstandort Böhnshausen. Aber auch der Verdünnungseffekt auf die Nitratkonzentration im Bodenwasser durch die unterschiedlichen Feldkapazitäten auf den beiden Versuchsstandorten könnte neben dem alleinigen N-Mengeneffekt (McKenzie, 1998 und Cruz & Boval, 2000) ein Erklärungsansatz sein, weshalb die Pflanzen auf die Steigerung der nitratlastigen Düngung von der Kontrolle über die 40 auf die 80 kg N ha<sup>-1</sup> jedes Mal mit einer deutlichen Mehranlage von Trieben reagierten. Dagegen war dieser Effekt auf dem Standort Böhnshausen nicht zu beobachten. Die Erklärung dafür muss in dem massiven N-Angebot schon alleine durch das  $N_{\min}$  gesehen werden. Durch  $N_{\min}$  plus dem Nitrat aus der N1 wurden die 60 ppm N als Nitrat in der Bodenlösung - überschlägig gerechnet - schon in der niedrigen 40 oder 30 kg N ha<sup>-1</sup>-Düngungsvariante leicht überschritten, obwohl der Standort eine deutlich höhere nutzbare Feldkapazität aufwies, die auch in 2007 zu ca. 70 % mit Wasser aufgefüllt war und das Nitrat somit in mehr Bodenwasser im Vergleich zum Standort Dörrhof gelöst war. Dieser Erklärungsansatz könnte der Grund dafür sein, dass die hohe N-Stufe bei der Startgabe auf diesem Standort nicht zu einer weiteren Steigerung der Triebanlage führte. Wenn die Andüngung mit harnstoff- oder ammoniumlastigen Düngemittelformen erfolgte, zeigten die Pflanzen auf beiden Standorten und in beiden Jahren fast durchgehend deutlich geringere Triebdichten als unter nitratlastiger Düngung (Abbildung 15 [A] Abbildung 16 [A], Abbildung 17 [A] und Abbildung 18 [A]). Diese Beobachtung bestätigte eindeutig die Erkenntnisse aus den Nährlösungsversuchen mit Sommergerste (Kapitel 1).

Eine weitere Steigerung der N-Menge in der ersten Gabe führte bei diesen N-Formen mehrheitlich zu keinen höheren Triebdichten (Abbildung 16 [A], Abbildung 17 [A] und Abbildung 18 [A]). Einzige Ausnahme war der Standort Dörrhof im Anbaujahr 2005/06, in dem auch eine um 40 kg N ha<sup>-1</sup> gesteigerte N1 zu einer signifikanten Zunahme der Triebdichten auch in der Harnstoffbehandlung führte (Abbildung 15 [A]). Diese lag aber immer noch deutlich niedriger im Vergleich zu der mit Ammoniumnitrat gedüngten Variante. Es konnte in dieser Arbeit damit auch unter Feldbedingungen auf zwei stark unterschiedlichen Standorten und in zwei Jahren mit unterschiedlichem Witterungsverlauf deutlich gezeigt werden, dass das Andüngen mit Nitrat die Triebanlage bis BBCH 31 förderte. Dagegen hemmte die Düngung mit Ammonium und vor allem Harnstoff die Triebanlage.

### *Wirkung unterschiedlicher N-Formen auf die Triebreduktion bei Winterweizen*

In Feldversuchen, in denen auch eine Ernteterminierung stattfindet, ist die Betrachtung der Andüngung (N1) alleine nicht ausreichend. Denn diese deckt üblicherweise nicht den gesamten N-Bedarf, der zum Erreichen des sorten- und standortspezifischen Ertragsoptimums benötigt wird. In der Praxis berechnet man deshalb die Höhe der N1 so, dass zu Übergang des Bestandes von der vegetativen zur generativen Phase nach BBCH 31 noch ein Mal gedüngt wird (N2). In dieser Phase fangen die Bestände an, angelegte Triebe wieder zu reduzieren. Dabei werden zuerst Triebe höherer Ordnung zurückgesetzt, die vor allem bei hohen Triebdichten schwach ausgebildet sind und einen deutlichen Entwicklungsrückstand gegenüber dem Haupttrieb und den Nebentrieben 1. Ordnung aufweisen (Kirby, 1988).

Unter Praxisbedingungen ist eine Triebreduktion vor allem unter wasserlimitierenden Bedingungen zu beobachten, wie sie zum Beispiel in Sommerweizen nach Aussetzen der Beregnung zu unterschiedlichen Stadien gezeigt wurde (Morgensen et al., 1985). Aber auch durch Stickstoffmangel können Bestände ausdünnen (McKenzie, 1998 und Cruz & Boval, 2000). Diesen Effekt nutzt man in der landwirtschaftlichen Praxis üblicherweise dann gezielt aus, wenn eher zu viele Triebe angelegt wurden. Dann wird die N2 verschoben und statt in BBCH 31 erst zu BBCH 31/32 oder noch später ausgebracht. Die unterschiedlichen N-Düngemittelformen werden aber in der Praxis in diesem Zusammenhang nicht aufgrund ihrer Wirkung auf den Hormonhaushalt und die Sprossarchitektur diskutiert, sondern nur hinsichtlich ihrer „Wirkungsgeschwindigkeit“ auf die Pflanze. Die Triebreduktion wird über den Mechanismus der apikalen Dominanz gesteuert (Srivastava, 2002). Dabei können die schwächeren Seitentriebe ihr Auxin nicht mehr ungehindert basipetal ableiten. Dadurch verzögert sich ihre Entwicklung immer mehr im Vergleich zum Haupttrieb und den gut ausgebildeten starken Seitenrieben, die apikale Dominanz wird immer stärker, was letztendlich zum Einstellen der Triebentwicklung führt, bis hin zum Abstreben. Unter Berücksichtigung der bestockungsfördernden Wirkung der Cytokinine (Kapitel 1) sollte eine gute Cytokinerversorgung den Auxinen des Haupttriebes oder stärkerer Seitentriebe niedriger Ordnung entgegen wirken können und somit das Überleben eines Seitentriebs sicherstellen. Unter der Voraussetzung, dass die verschiedenen N-Formen in der generativen Phase auf dieselbe Weise wie in der vegetativen Phase wirken, sollte es möglich sein, durch einen hohen Nitratanteil in der N2 die Triebreduktion zu hemmen bzw. durch den Einsatz von Ammonium oder gar Harnstoff das Aussortieren der Triebe zu beschleunigen. Um diese Hypothese zu prüfen, wurden Weizenbestände, die durch das Andüngen mit Ammoniumnitrat, Ammonium oder Harnstoff unterschiedliche Triebdichten aufwiesen, in der generativen Phase (ab BBCH 31) mit Ammoniumnitrat oder Ammonium (Harnstoff + Ni) gedüngt. In der Tat zeigten die angelegten Feldversuche einen deutlichen Einfluss der eingesetzten N-Düngemittelform auf die Triebreduktion (Abbildung 19, Abbildung 23 und Abbildung 24). Grundsätzlich ließ sich beobachten, dass Nitrat die Triebreduktion hemmte. Allerdings nur dann, wenn für den Standort zuvor nicht zu viele Triebe angelegt wurden (Abbildung 19 [D]), War die Bestandesdichte bereits vor der N2 relativ hoch, fiel die Triebreduktion, vor allem unter trockenen Bedingungen, nach der hohen Nitratdüngung zur N2 deutlich stärker aus im Vergleich zur Ammoniumvariante. Wahrscheinlich hielt der Bestand die hohe Triebdichte durch das Nitrat der N2 sehr lange aufrecht, verbrauchte dadurch deutlich mehr Wasser als Bestände mit geringeren Triebdichten und verlor vor allem im Erntejahr 2006, nachdem das Wasser verbraucht war, viele seiner Triebe. Im Vergleich dazu verzögerte die Ammoniumdüngung zur N2 die Triebreduktion weniger, sodass sich die Bestände zeitig an das begrenzte Wasserangebot anpassen konnten.

### *Wirkung unterschiedlicher N-Formen auf die Ertragskomponenten bei Winterweizen*

Während die Bestockung auf die eingesetzten N-Formen in N1 deutlich reagierte, war die Triebreduktion von einer Interaktion zwischen der verwendeten N-Form und der Wasserverfügbarkeit geprägt. Vor allem in dem trockenen Versuchsjahr 2005/06 forcierte die Vorsommertrockenheit im April und beginnenden Mai die Triebreduktion stark. Dies wurde auch in anderen Feldversuchen bei Sommerweizen beobachtet, der zu unterschiedlichen Zeitpunkten einem Trockenstress ausgesetzt war (Morgensen et al., 1985). Besonders unter den Bedingungen des trockenen Jahres 2005/06 war es von Vorteil, wenn nicht zu viele Ertragsorgane angelegt wurden, die letztlich bei reduzierter Wasserverfügbarkeit nicht mehr ausreichend gefüllt werden konnten. In argentinischen Feldversuchen mit Weizen konnte in den Jahren 1920, 1940 und 1980 gezeigt werden, dass es unter der Voraussetzung einer begrenzten Assimilatmenge und Kornfüllungsphase durch Trockenheit eine negative Korrelation zwischen der angelegten Kornzahl je Pflanze oder Quadratmeter und der Korngröße gab (Slafer & Andrade, 1989 und Slafer & Andrade, 1993).

Letztendlich verschiebt sich dadurch aber auch die Sink-Source-Beziehung zwischen den Körnern und der Restpflanze. Je kleiner die Körner sind, desto geringer ist ihre Sinkkapazität. Und je mehr kleine Körner der Restpflanze gegenüberstehen, desto schwächer wird die Sinkstärke der Ähre (Reynolds et al., 1996). Somit ist es nicht verwunderlich, dass unter den trockenen Bedingungen von 2005/06 auf beiden Standorten die Düngungsvarianten höhere Kornerträge erzielten, die nicht zu einer zu hohen Bestandesdichte führten. Unabhängig davon, welche N-Stufe Verwendung fand, waren dies die ammonium- und harnstofflastigen Varianten (Abbildung 15 [C] und Abbildung 16 [C]).

Dagegen war in 2006/07 der Zeitraum, in dem Bestockungstriebe angelegt werden konnten, kürzer. In diesem Fall war es von Vorteil, wenn die Bestockung durch eine hohe Nitratgabe stimuliert wurde und die gut ausgebildeten Bestockungstriebe in der N2 entweder durch eine verhaltene Nitratgabe oder generell durch eine ammoniumlastige Düngung erhalten wurden, wobei dennoch die schwachen Bestockungstriebe zurückgesetzt wurden (Abbildung 24). Denn in diesem Jahr war aufgrund der guten Wasserversorgung während der Kornfüllungsphase die Assimilatversorgung nicht bzw. weniger limitierend. Somit war jeder zusätzliche Bestockungstrieb von Vorteil, dessen Ähre gefüllt werden konnte.

## Zusammenfassung

In Feldversuchen mit Winterweizen konnte in zwei aufeinanderfolgenden Jahren und auf zwei Standorten gezeigt werden, dass durch den Einsatz unterschiedlicher N-Formen in Düngemitteln einzelne Ertragskomponenten gezielt beeinflusst werden können. Eine nitratbetonte Düngung zu BBCH 23/25 förderte die Triebanlage, während Ammonium und vor allem Harnstoff diese hemmten.

Obwohl die applizierten N-Formen nur zu einer relativen Verschiebung der Konzentrationsverhältnisse zwischen Nitrat, Ammonium und Harnstoff in der Bodenlösung führten, war es möglich, mit praxisüblichen Düngemitteln unter der Verwendung von Nitrifikationsinhibitoren und einem Ureaseinhibitor die Triebanlage in einem Umfang zu beeinflussen, der absolut praxisrelevant ist. Allerdings muss der Zeitpunkt der Düngemittelapplikation ausreichend früh erfolgen und die Witterungs- bzw. Standortbedingungen müssen grundsätzlich eine Bestockung zulassen.

Wie am Beispiel der Triebreduktion gezeigt werden konnte, beeinflussen die N-Formen das Pflanzenwachstum auch in der generativen Entwicklungsphase. Dabei ist die Triebreduktion bei Nitratangebot gehemmt, während ein erhöhtes Ammonium- oder Harnstoffangebot die Triebreduktion fördert. Allerdings werden diese Effekte der N-Formen auf die Ährendichte mitunter stark von den jeweiligen Witterungsbedingungen eines Jahres überlagert.

Für den Einsatz der N-Formen zur Steuerung der Triebanlage und der Triebreduktion ist allerdings wie bei allen pflanzenbaulichen Maßnahmen zu beachten, dass die angestrebte Ährendichte auf die Sorte, die Standorteigenschaften und den Witterungsverlauf abgestimmt werden muss, um das Ertragspotential in möglichst hohem Umfang auszuschöpfen.

## Kapitel 3: Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die Proteinkonzentration im Korn

### Einleitung

In Kapitel 1 und 2 konnte gezeigt werden, dass die N-Form Nitrat während der vegetativen Entwicklung von Winterweizen und Sommergerste die Bestockung stimuliert, während Ammonium und Harnstoff diese hemmten oder sogar einstellten. Auch in der generativen Phase hatten die unterschiedlichen N-Formen einen Effekt auf die Pflanzen. So konnte durch eine Ammonium- oder Harnstoffdüngung die Triebreduktion beschleunigt werden. Wurde als N-Quelle allerdings Nitrat eingesetzt, zeigte sich eine deutlich gehemmte oder verlangsamte Triebreduktion. Allerdings wurden die N-Effekte in der generativen Entwicklungsphase stark durch Standortfaktoren, wie z.B. temporäre Trockenperioden, überlagert. Daher stellte sich die Frage, inwieweit die physiologischen Effekte der verschiedenen N-Formen auf die Pflanze auch auf die Kornfüllung wirken und ob sich diese in der Praxis nutzbar machen lassen.

Die entscheidenden Faktoren, die beim Winterweizen während der Einkörnungs- und Kornfüllungsphase beeinflusst werden können, sind neben der Kornzahl pro Ährchen (Kriby, 1984 und Percival, 1921) der Ertrag über die Kornmasse (Slafer, 2003) und die Stärke- und Proteinkonzentration im Korn, die entscheidend für die Backeignung des Erntegutes sind (Brandlard et al., 2001, Oury et al., 2010 und Jahn-Deesbach & Weipert, 1964). Allerdings korrelieren die Proteinkonzentration im Korn und der Kornertrag im Weizen überwiegend negativ (Slafer et al., 1990 und Simmonds, 1995). Dieses Phänomen ist nicht nur auf Weizen beschränkt, sondern ist auch in anderen Gramineen zu beobachten (Feil, 1997).

Die Proteinkonzentrationen in Winterweizen-Körnern können stark schwanken. So liegen die Proteinkonzentrationen, die in der „World Wheat Collection“ der USDA gemessen wurden, zwischen 7 bis 22 %. Allerdings ist diese Bandbreite nur zu ca. 1/3 genetisch determiniert (Vogel et al., 1978). Die restlichen 2/3 sind von der Umwelt und somit auch von der N-Düngung abhängig. Nichts desto trotz ist es ein züchterisches Ziel, die Proteinkonzentration im Korn stabil zu halten, auch wenn die Erträge weiter ansteigen (Shewry, 2009). Dazu bietet sich das Einkreuzen von exotischem Material, wie z.B. Emmer (tetraploid *Tr. Turgidum* var. *dicocoides*), an, in dem Accessionen zu finden sind, die bis zu 40 % Protein im Korn akkumulieren können, sofern sie ausreichend mit N versorgt wurden und die Kornfüllung durch die Umwelt limitierend war (Avivi, 1978).

In der pflanzenbaulichen Praxis wird meist die Proteinkonzentration im Korn neben der Sortenwahl v.a. durch die N-Düngung angehoben, die üblicherweise zwischen beginnendem Ährenschieben und der Blüte stattfindet (Hucklesby et al., 1971). Bei der Auswahl der N-Düngemittel hat, sofern keine flüssigen Dünger Anwendung finden, die Löslichkeit in der Praxis die höchste Priorität (Bauer, 2011 und Bauer, 2010). Der Grund dafür ist im Applikationszeitpunkt begründet. Dieser fällt in Mitteleuropa öfters in eine Trockenphase (Vorsommertrockenheit) sodass das N aus dem Düngerkorn sich dadurch nicht mehr ungehindert im Bodenwasser lösen und zur Wurzel kommen kann. Daher wird unter trockenen Bedingungen als Feststoffdünger überwiegend Kalkammonsalpeter verwendet, der unter den praxisrelevanten N-Düngern die höchste Löslichkeit aufweist. Welche physiologische Wirkung die applizierten N-Formen auf die Pflanze und die in dieser Zeit

ablaufenden Prozesse haben, wurde bisher kaum untersucht. Während der Kornfüllungsphase werden nicht nur „just in time“ von der Pflanze aufgenommene Nährstoffe in die Körner eingelagert, sondern mit zunehmender Zeit auch Nährstoffe aus dem vegetativen Gewebe der Restpflanze umverlagert (Wiedemuth et al., 2005 und Gregersen et al., 2008).

In diesem Kapitel wurde in einem Nährlösungsversuch und in Feldversuchen untersucht, welchen Einfluss die unterschiedlichen N-Formen auf die i) Cytokininkonzentration im Fahnenblatt während der generativen Entwicklung haben und ii) ob diese die Proteinkonzentrationen im Erntegut beeinflussen könnten.

## Material und Methoden

### *Nährlösungsversuch*

Sommergerste (cv. Henni) wurde, wie schon in Kapitel 1 beschrieben, in Sand gekeimt, im 1-Blattstadium auf eine Nährlösung (3 Pflanzen pro Topf) überführt und bis zum beginnenden Ährenschieben mit 0,5 mM Ammoniumnitrat kultiviert. Die Nährlösung wurde zweimal pro Woche gewechselt. Ab dem Ährenschieben wurden 0,5 mM N entweder als Nitrat, Ammonium oder Harnstoff angeboten und alle Behandlungen mit 75 mg L<sup>-1</sup> des Ureaseinhibitors Phenylphosphorodiamidat (PPD) stabilisiert. Die Nährlösung wurde dann dreimal pro Woche gewechselt.

Da die Pflanzen unter den gegebenen Kulturbedingungen in Nährlösung und in den Klimakammern nur zögernd abreifen, wurden sie nach Erreichen der Teigreife (BBCH 85) geerntet. Die Fahnenblätter wurden in flüssigem Stickstoff schockgefroren, bei -70 °C gelagert und die Cytokinine wie in Kapitel 1 beschrieben analysiert. Die Körner wurden bei 60 °C im Trockenschrank getrocknet und die N-Konzentration wie in Kapitel 1 beschrieben ermittelt.

### *Feldversuche*

Die Feldversuche wurden auf den Standorten Dörrhof und Böhnshausen in den Versuchsjahren 2005/06 und 2006/07 angelegt. Die Standortbeschreibung, der Versuchsaufbau, die Wetterdaten und die eingesetzten N-Formen entsprechen denen aus Kapitel 2. Bei allen Versuchen wurde als Winterweizen die Sorte Schamane eingesetzt und zu N1 und N2 homogen mit Ammoniumnitrat gedüngt. Zu N3 kamen als nitratbetonte Variante Ammoniumnitrat, als ammoniumbetonte Variante Harnstoff + Nitrifikationsinhibitor und als harnstoffbetonte Variante Harnstoff + Ureaseinhibitor zum Einsatz.

Zur Bestimmung der Cytokinine wurden die Fahnenblätter von 10 Pflanzen geerntet, in flüssigem Stickstoff schockgefroren, bei -70 °C gelagert und wie in Kapitel 1 beschrieben analysiert. Die Versuche wurden wie in Kapitel 2 beerntet und der Ertrag ermittelt.

Zur Bestimmung der Proteinkonzentration wurden Körner in einer Scheibenschwing-Mühle (Retsch) gemahlen, 0,1 g der Probe mit 1 mL Extraktionspuffer (70 mM Phosphatpuffer, pH 7,6 und 0,4 M NaCl) geschüttelt und für 10 min auf Eis inkubiert. Nach dem Abzentrifugieren (1 min, 13 000 U min<sup>-1</sup>, 4 °C) wurde der Überstand abgenommen und das Pellet noch einmal in 1 mL des Extraktionspuffers resuspendiert, zentrifugiert, der Überstand erneut abgenommen und mit dem vorigen Überstand vereint. Dieser wurde 1:50 mit dest. Wasser verdünnt und je 50 µL der verdünnten Probe mit 200 µL Bradford-Lösung (1:3,75 verdünntes Roti-Quant, Roth) gemischt, 5 min bei Raumtemperatur inkubiert und dann bei 595 nm photometrisch gemessen. Die Eichgerade wurde mit einem Proteinstandard (BSA) erstellt.

Die statistische Auswertung erfolgte wie in Kapitel 1 und 2 beschrieben.



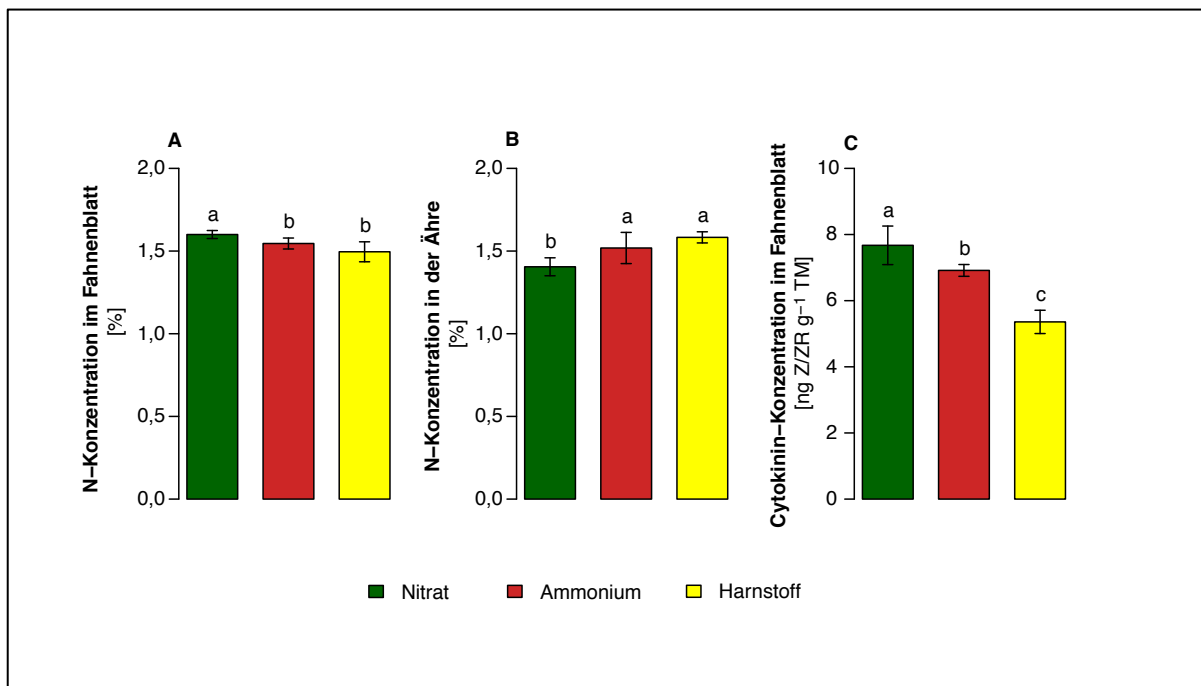
## Ergebnis

### *Einfluss verschiedener N-Formen auf die N-Verlagerung in Sommergerste*

Zum Abklären der Frage, ob unterschiedliche physiologische Effekte der N-Formen Nitrat, Ammonium und Harnstoff auch während der generativen Entwicklung in der Kornfüllung auftreten, wurde in einem Nährlösungsexperiment Sommergerste unter Ammoniumnitraternährung bis zum beginnenden Ährenschieben (BBCH) 51 kultiviert und dann auf die verschiedenen N-Formen umgesetzt. Die Probenahme erfolgte während der Abreife zum Zeitpunkt der Teigreife (BBCH 85).

Die N-Konzentration im Fahnenblatt zeigte signifikante Unterschiede zwischen den drei eingesetzten N-Formen (Abbildung 25 [A]). Der höchste Wert betrug 1,60 % N und wurde erreicht, wenn die Pflanzen nach dem beginnenden Ährenschieben mit Nitrat ernährt wurden. Dagegen fielen die N-Konzentrationen im Fahnenblatt unter der Verwendung von Ammonium und Harnstoff signifikant auf 1,54 und 1,50 % N ab.

Interessanterweise zeigten die N-Konzentrationen in der Ähre ein gegenteiliges Bild (Abbildung 25 [B]). Hier wurden unter Verwendung der reduzierten N-Formen Ammonium und Harnstoff mit 1,52 und 1,58 % höhere N-Konzentrationen erreicht als beim Einsatz von Nitrat, das nur zu 1,50 % N im Fahnenblatt führte.



**Abbildung 25:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die [A] N-Konzentration im Fahnenblatt und [B] die N-Konzentration in der Ähre und die [C] Cytokininkonzentration im Fahnenblatt in BBCH 85. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N bis zum beginnenden Ährenschieben auf Nährlösung mit 0,5 mM Ammoniumnitrat kultiviert. Danach wurden die Pflanzen auf 0,5 mM N aus den verschiedenen N-Formen bis zur Ernte weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte ± Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

Die Analysen der Cytokinine Zeatin/Zeatinribosid im Fahnenblatt zu BBCH 85 zeigten deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen N-Formen (Abbildung 25 [C]). Die höchsten Zeatin/Zeatinribosid-Konzentrationen konnten unter Nitraternahrung mit  $7,7 \text{ ng Z/ZR g}^{-1} \text{ TM}$  gemessen werden. Die Ammoniumvariante führte mit  $6,9 \text{ ng Z/ZR g}^{-1} \text{ TM}$  zu deutlich niedrigeren Werten und lag noch signifikant über der Harnstoffbehandlung, die nur auf  $5,4 \text{ ng Z/ZR g}^{-1} \text{ TM}$  kam.

Somit konnte im Nährlösungsversuch gezeigt werden, dass auch während der Kornfüllung bei Sommergerste die unterschiedlichen N-Formen, ähnlich wie bei der Bestockung und der Triebreduktion, einen deutlichen Einfluss auf die Cytokininbildung hatten, auch wenn in Kapitel 1 die Translokation der Cytokinine im Xylem untersucht wurde und hier die Cytokininkonzentration im Fahnenblatt.

Im nächsten Schritt wurde in Feldversuchen geklärt, ob die in der Nährlösung beobachteten Effekte der drei N-Formen auf die N-Konzentrationen in den Ähren auch unter Feldbedingungen in Winterweizen reproduziert werden konnten.

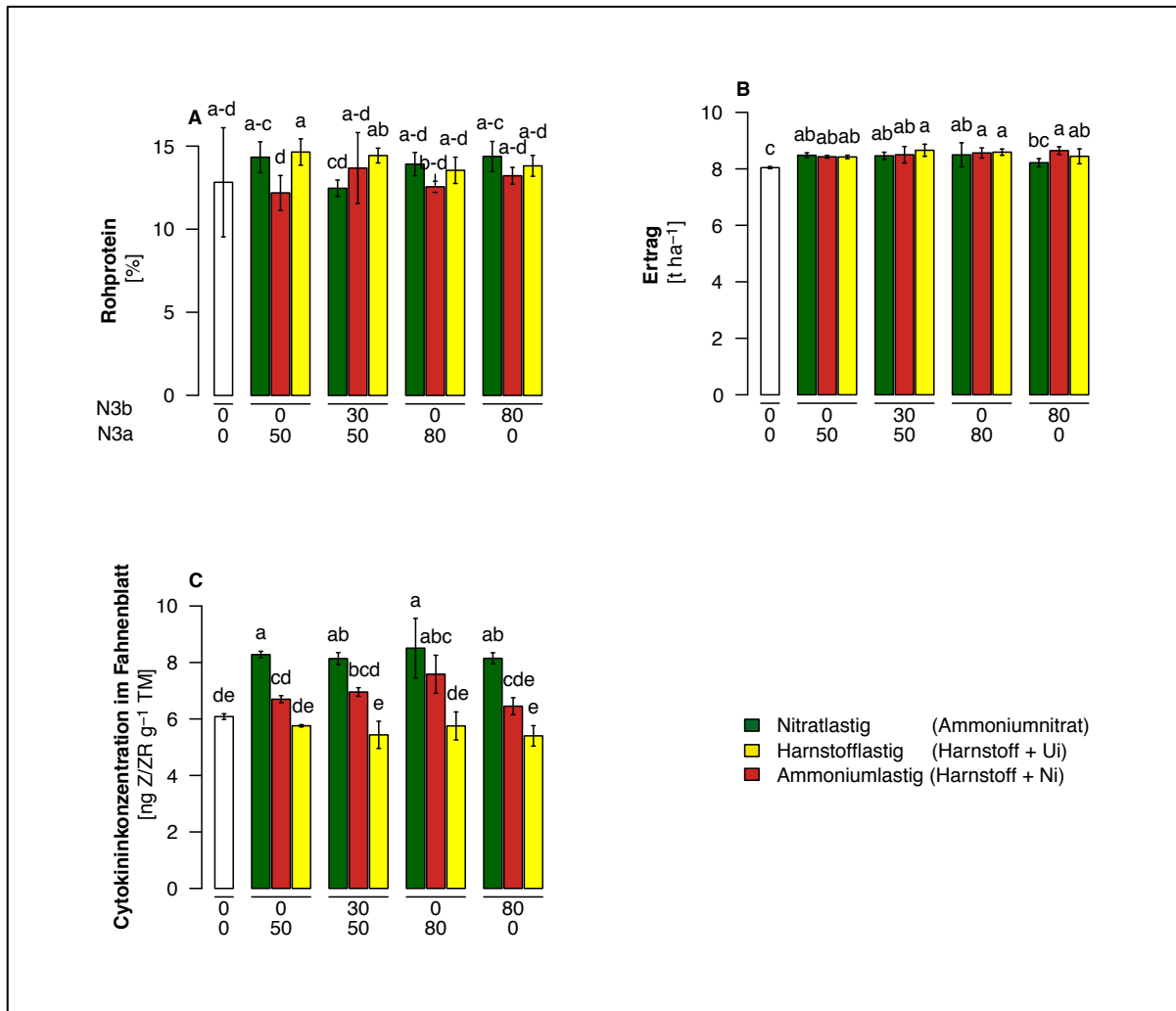
### *Einfluss der N-Formen auf die Proteinkonzentration im Korn von Winterweizen im Feldversuch*

#### Böhnshausen

Am Standort Böhnshausen wurden im Versuchsjahr 2006/07 alle Varianten schon im Herbst mit einer vorgezogenen N1 mit  $21 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Schwefelsaures Ammoniak und einer N2 mit  $60 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Ammoniumnitrat gedüngt.

Erfolgte die Qualitätsgabe früh zu BBCH 37 und mit  $50 \text{ kg N ha}^{-1}$  eher verhalten dosiert, zeigten die Ammoniumnitrat- und die Harnstoffvarianten mit 14,3 und 14,7 % Rohprotein im Korn deutlich höhere Konzentrationen im Vergleich zu der Ammoniumdüngung mit nur 12,2 % (Abbildung 26 [A]). Wurde die N-Menge der Qualitätsgabe auf  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  erhöht, indem zu BBCH 37 wie zuvor  $50 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Ammoniumnitrat appliziert wurden und zu Beginn des Ährenschiebens noch weitere  $30 \text{ kg N ha}^{-1}$ , wurden die Unterschiede zwischen der nitratbasierten Behandlung und den Varianten mit den reduzierten N-Formen deutlich sichtbar. So führten die zwei Gaben als Ammoniumnitrat zu 12,5 % Rohprotein, während der Einsatz von Harnstoff mit Nitrifikationsinhibitor oder Ureaseinhibitor zu 13,7 oder gar 14,4 % führten. Fasste man die zwei Teilgaben zu einer zusammen und applizierte diese zu BBCH 37, fiel die ammoniumbetonte Düngung mit 12,6 % gegenüber der Nitrat- und der Harnstoffvariante mit 13,9 und 13,6 % deutlich ab. Wurden die  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  erst zu BBCH 51 appliziert, schnitten die mit Nitrat gedüngten Pflanzen mit 14,4 % Rohprotein besser ab als die stabilisierten N-Formen, die in der Ammoniumvariante nur 13,2 % und in der Harnstoffvariante 13,8 % Protein im Korn zeigten. Die Kontrolle, in der die Qualitätsdüngung ausgelassen wurde, zeigte keine statistisch sicherbaren Unterschiede im Vergleich zu den Behandlungen, in denen 50 oder gar  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  mehr gedüngt wurden. Allerdings schwankten in der Kontrolle die gemessenen Proteinkonzentrationen zwischen den 4 Wiederholungen aus unerklärlichen Gründen sehr stark.

Im Gegensatz zu den Proteinkonzentrationen im Korn zeigte sich der Kornertrag durch die unterschiedlichen N-Formen und Applikationszeitpunkte zu N3 weitgehend unbeeinflusst (Abbildung 26 [B]). Der Kornertrag lag, ähnlich wie in den Versuchen, die in Kapitel 2 beschrieben wurden, witterungsbedingt aufgrund einer zu geringen Ährendichte nur knapp über  $8 \text{ t ha}^{-1}$ . Die Varianten hatten in dem Versuchsjahr durch den späten Vegetationsbeginn



**Abbildung 26:** Einfluss der N-Düngemittelform, der Applikationsmenge (kg N ha<sup>-1</sup>) und des Applikationszeitpunkts (N3a BBCH 39 und N3b BBCH 51) bei der Spätdüngung N3 auf [A] die Rohprotein-Konzentration im Korn, [B] den Kornenertrag und [C] die Zeatin/Zeatinribosid-Konzentrationen im Fahnenblatt zu BBCH 69 in Winterweizen. Die N1 erfolgte mit 21 kg N ha<sup>-1</sup> als Schwefelsaures Ammoniak und die N2 mit 60 kg N ha<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat. Standort Böhnhshausen 2006/07. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .

nicht genügend Zeit um eine ausreichende Triebdichte aufzubauen. Jedoch konnte eine Ertragssteigerung gegenüber der Kontrolle durch die N3 erzielt werden. Die einzige auffällige Variante war die spät gedüngte Variante mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> mit Ammonium als N-Form zum Ährenschieben. Diese zeigte mit 8,6 t ha<sup>-1</sup> den höchsten Ertrag im Versuch, fiel aber beim Rohprotein ab.

Deutlich größer waren dagegen die Unterschiede in den Cytokininkonzentrationen, die im Fahnenblatt zum Ende der Blüte (BBCH 69) gemessen wurden. Die verwendeten N-Formen zeigten - unabhängig davon, ob 50 oder 80 kg N ha<sup>-1</sup> gedüngt wurden, und auch unabhängig vom Applikationszeitpunkt - dieselben Abstufungen (Abbildung 26 [C]). Der Einsatz von Ammoniumnitrat als nitratbetonte Düngungsvariante führte zu den höchsten Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt. Dagegen kam es unter dem Einsatz der ammoniumbetonten Düngung mit Harnstoff + Ni zu einer Verringerung der Cytokininkonzentrationen im Blatt. Unter Harnstoff mit Ui zeigte sich noch einmal eine Verringerung der gemessenen Zeatin-Werte in Blatt. Diese lagen im Schnitt mehr als 2 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM niedriger als in den Blättern der Nitratvarianten.

Wurde das N-Düngungsniveau im Versuch abgesenkt und wurden statt 60 nur 30 kg N ha<sup>-1</sup> in der N2 gedüngt, wurden die Unterschiede zwischen den eingesetzten N-Formen im Rohprotein geringer. Die Unterschiede bei den Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt blieben aber in ähnlicher Weise zu beobachten (Abbildung 41 Annex).

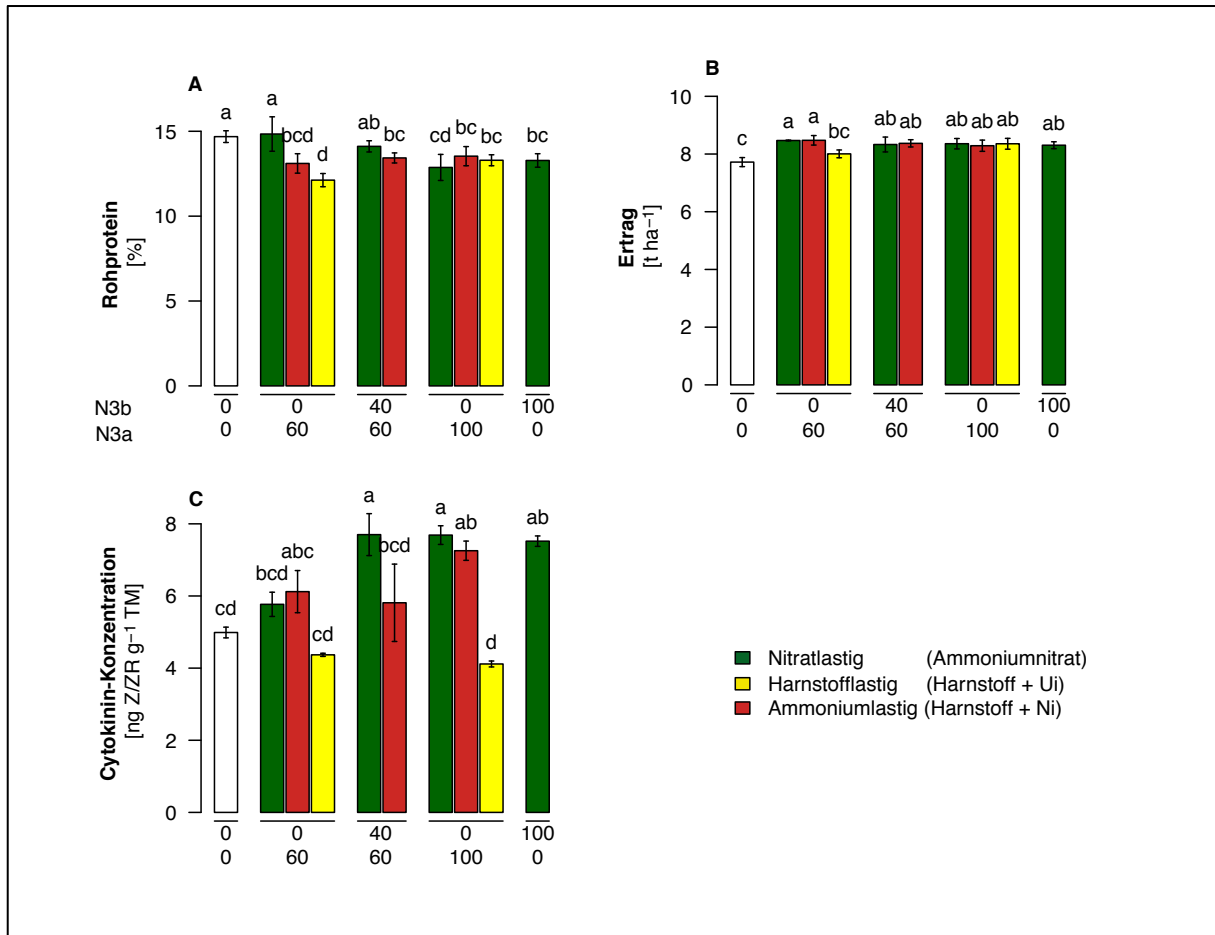
### Dörrhof

Im Versuchsjahr 2006/07 wurde der Spätdüngungsversuch auch auf dem Standort Dörrhof angelegt. Allerdings wurde das Düngungsniveau deutlich höher gewählt, da dieser Standort ein, wie in Kapitel 2 beschrieben, deutlich schlechteres N-Nachlieferungspotential aufweist. Deshalb wurde die N1 zu Vegetationsbeginn mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> und die N2 zu BBCH 31 mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat gewählt. Auch bei der N3 als Qualitätsgabe wurden die Mengen auf 60, 60+40 oder 100 kg N ha<sup>-1</sup> nach oben angepasst. Außerdem wurde die Anzahl der Behandlungen im Versuch gegenüber dem Standort Langenstein reduziert.

In diesem Versuch wurde im Vergleich zur Kontrolle die Proteinkonzentration im Korn durch die Qualitätsdüngung überraschenderweise nicht angehoben (Abbildung 27 [A]). Die Proteinkonzentrationen im Korn, die in der Kontrolle 14,7 % erreichten, konnten nur noch durch die 60 kg N ha<sup>-1</sup> und die 60 + 40 kg N ha<sup>-1</sup> Nitratbehandlung erzielt werden. Die Proteinkonzentrationen im Korn der 100 kg N ha<sup>-1</sup> Nitratvarianten, unabhängig davon ob sie zu BBCH 37 oder 51 gedüngt wurden, erreichten mit 13,3 und 12,9 % das Niveau der Pflanzen, in denen die N3 ausgelassen wurde nicht. Vor allem in den Varianten mit 60 kg N ha<sup>-1</sup> fielen die Proteinkonzentrationen beim Einsatz der reduzierten N-Formen Ammonium und Harnstoff deutlich ab. So wurden beim Einsatz der ammoniumbetonten Harnstoffgabe + Ni nur 13,1 % und bei der harnstoffdominierten Harnstoffgabe + Ui nur 12,1 % Protein im Korn gemessen. Wurde dagegen die Spätgabe mit 100 kg N ha<sup>-1</sup> durchgeführt, so zeigten sich keine Unterschiede zwischen den eingesetzten N-Formen.

Wie auch schon auf dem Standort Böhnshausen beobachtet wurde, wurden auch auf dem Dörrhof durch den Einsatz unterschiedlicher N-Düngemittelformen keine deutlichen Ertragseffekte erzielt (Abbildung 27 [B]). Nur die Erträge in der Kontrolle, in der die N3 ausblieb, lagen mit 7,7 t ha<sup>-1</sup> deutlich unter den Behandlungen, in denen eine Qualitätsgabe durchgeführt wurde, die ca. 8,4 t ha<sup>-1</sup> aufwiesen. Allein die Erträge in der Harnstoffvariante mit 60 kg N ha<sup>-1</sup> fielen mit 8,0 t ha<sup>-1</sup> geringfügig ab. Dies war aber auch schon in dem Versuchsjahr in den Versuchen zur Bestandesdichte (siehe Kapitel 2) zu beobachten, da die Ährendichte in diesen Varianten limitierend war (Abbildung 17 [B]).

Während bei den Proteinkonzentrationen im Korn in diesem Versuch keine klaren Unterschiede zwischen den eingesetzten N-Formen zu beobachten waren, zeigten die Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt zum Ende der Blüte deutliche Unterschiede (Abbildung 27 [C]). Die nitratbetonten Düngungsvarianten führten zu den höchsten Zeatin/Zeatinribosid-Konzentrationen im Fahnenblatt. Bei 60 kg N ha<sup>-1</sup> wurden 5,8 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM und bei 100 kg N ha<sup>-1</sup> ca. 7,6 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM erreicht. Auch die Pflanzen in der ammoniumdominierten Variante zeigten höhere Cytokininkonzentrationen im Vergleich zur Kontrolle, die nur 5,0 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM im Fahnenblatt aufwies. Die niedrigsten Cytokininwerte im Fahnenblatt wurden beim Einsatz von harnstofflastigen Düngemittelformen gemessen. Diese lagen bei der Verwendung von 60 kg N ha<sup>-1</sup> bei 4,4 und bei 100 kg N ha<sup>-1</sup> bei 4,1 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM.



**Abbildung 27:** Einfluss der Düngemittelform, der Applikationsmenge (kg N ha<sup>-1</sup>) und des Applikationszeitpunktes (N3a BBCH 39 und N3b BBCH 51) bei der Spätdüngung N3 auf [A] die Rohprotein-Konzentration im Korn, [B] den Kornenertrag und [C] die Zeatin/Zearinribosid-Konzentrationen im Fahnenblatt zu BBCH 69 in Winterweizen. Die N1 erfolgte mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> und die N2 mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat. Standort Dörrhof 2006/07. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

### *Einfluss des Zeitpunktes der N-Düngung auf die Rohprotein-Konzentration im Korn*

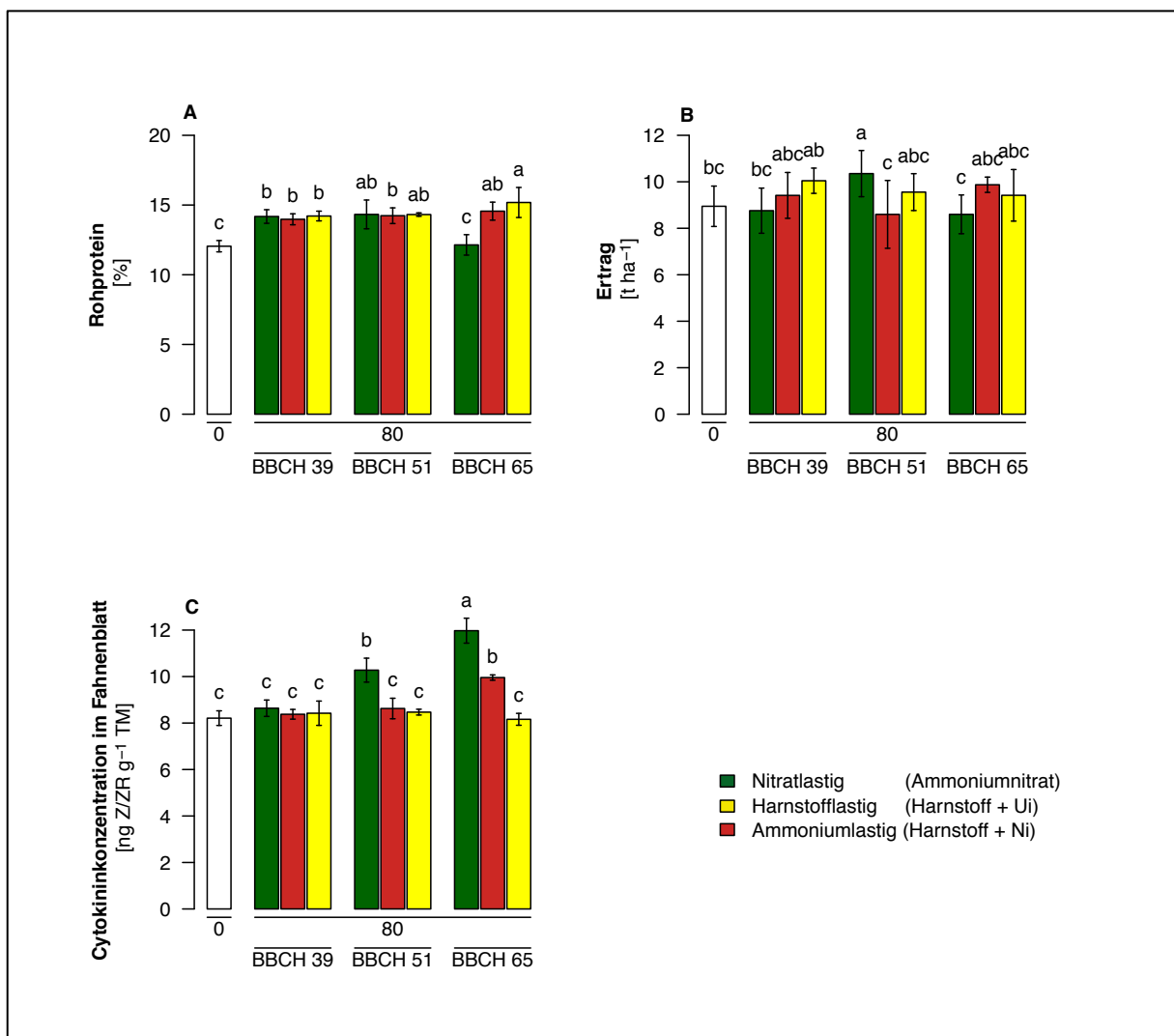
Nachdem durch die Versuche in 2006/07 auf beiden Standorten gezeigt werden konnte, dass die unterschiedlichen N-Formen auch zum Zeitpunkt der Qualitätsgabe einen Einfluss auf die Cytokininkonzentration im Fahnenblatt hatten und auch tendenziell, je nach Applikationszeitpunkt, die Proteinkonzentrationen im Erntegut dadurch beeinflusst wurden, stellten sich folgende Fragen:

- i) welchen Einfluss der Zeitpunkt der Düngung der unterschiedlichen N-Formen auf die Proteinkonzentration im Korn hat und
- ii) ob es möglich ist, durch eine zeitlich nach hinten verschobene Probenahme für die Cytokininanalyse, die zu Beginn der Seneszenz terminiert ist, die Unterschiede der einzelnen N-Formen auf die Cytokine im Fahnenblatt zum Zeitpunkt der Umverlagerung besser zu erfassen.

Dazu wurde ein Feldversuch angelegt, in dem der Applikationszeitpunkt der Qualitätsgabe in drei Schritten vom Fahnenblatt-Stadium BBCH 39 über das beginnende Ährenschieben BBCH 51 bis zur Vollblüte BBCH 65 zeitlich verschoben wurde. Alle Parzellen wurden mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat angedüngt und mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> in BBCH 31 nachgedüngt. Dieser Terminierungsversuch wurde nur auf dem Standort Dörrhof angelegt.

Im Versuchsjahr 2005/06 führte die N3 mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> zum frühen und mittleren Applikationszeitpunkt im Fahnenblattstadium oder beginnenden Ährenschieben zu einem Anstieg der Proteinkonzentration im Korn auf ca. 14,3 %. Demgegenüber konnten in der Kontrolle, in der die N3 ausgelassen wurde (Abbildung 28 [A]), nur 12,1 % gemessen werden. Die eingesetzte N-Form führte in den ersten beiden Zeitpunkten nicht zu Unterschieden im Proteingehalt. Düngte man allerdings erst zur Blüte, ließen sich Konzentrationsunterschiede ausmachen. Wurde die N3 als Ammoniumnitrat appliziert und stand den Pflanzen somit Nitrat zur Aufnahme zur Verfügung, so lagen die ermittelten Proteinwerte mit 12,1 % nur auf dem Niveau der Kontrolle. Dagegen zeigte die ammoniumbetonte Behandlung mit Harnstoff + Ni mit 14,6 % Rohprotein im Erntegut einen Wert, der mit den Werten des frühen und mittleren Düngungszeitpunkts vergleichbar war. Mit 15,2 % konnte die höchste Proteinkonzentration in der Variante mit Harnstoff + Ui zu BBCH 65 beobachtet werden.

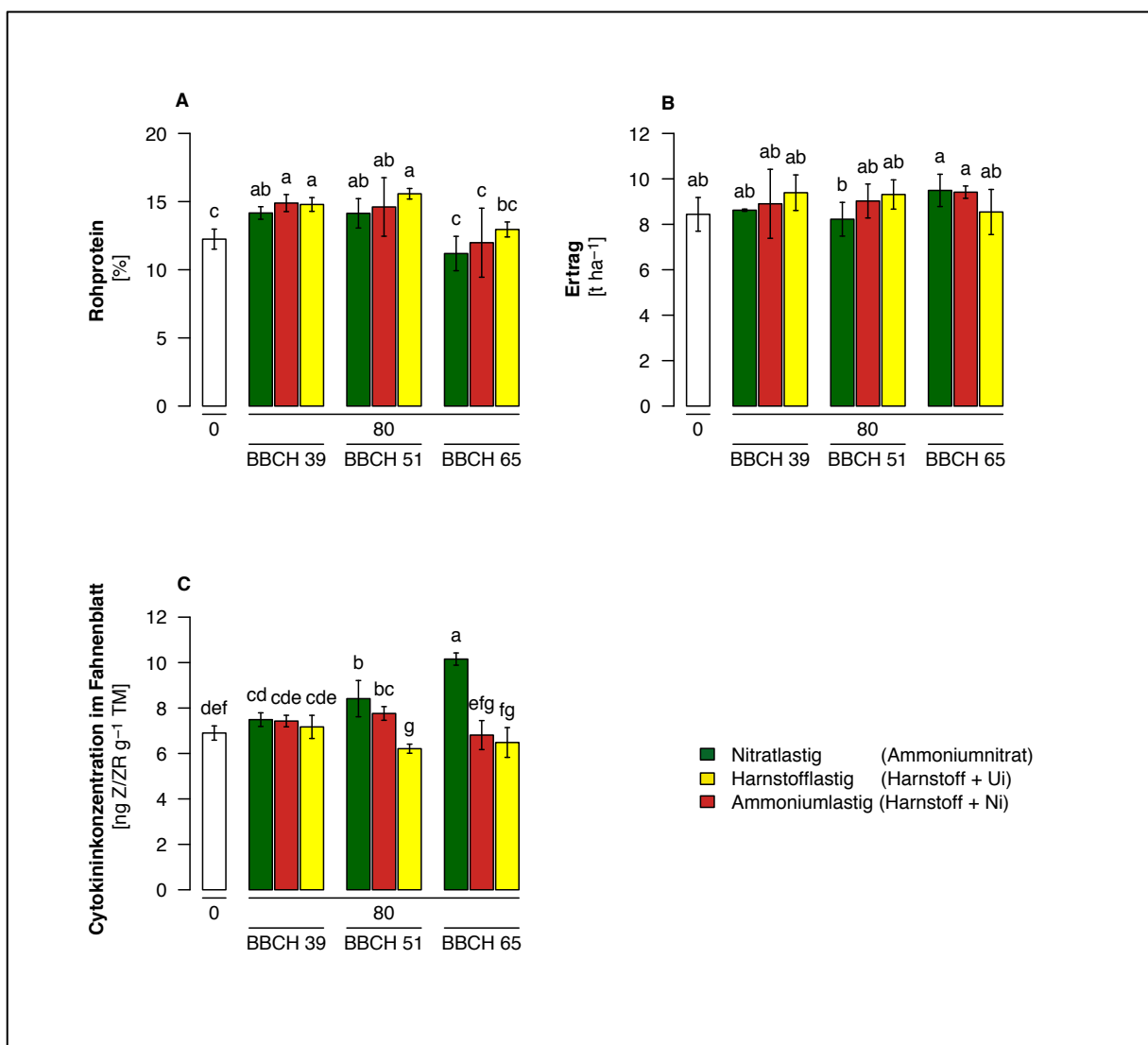
Im Vergleich zu den Kornproteinen konnte weder durch den Düngungszeitpunkt noch durch die gewählte N-Form ein klarer Effekt auf den Kornertrag erzielt werden (Abbildung 28 [B]). Selbst zwischen der Kontrolle mit 8,6 t ha<sup>-1</sup> und den mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> höher gedüngten N-



**Abbildung 28:** Einfluss der Düngerform und des Applikationszeitpunkts bei der Spätdüngung N3 auf die [A] Rohproteinkonzentration im Korn, den [B] Kornertrag und die [C] Zeatin/Zeintribosid-Konzentration im Fahnenblatt zu BBCH 85 in Winterweizen. Die N1 erfolgte mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> und die N2 mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat. Standort Dörrhof 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .

Behandlungen waren die Unterschiede statistisch nicht abzusichern. Einzig die Nitrat-Behandlung zum beginnenden Ährenschieben lag mit  $10,4 \text{ t ha}^{-1}$  deutlich höher.

Die Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt wurden zum Zeitpunkt der Teigreife analysiert (Abbildung 28 [C]). Diese lagen sowohl in der Kontrolle als auch in den Düngungsvarianten zum Fahnenblattstadium mit ca.  $8,3 \text{ ng Z/ZR g}^{-1} \text{ TM}$  auf einem ähnlichen Niveau. Unterschiede zwischen den eingesetzten N-Formen konnten nicht ausgemacht werden. Erfolgte die Düngung zum beginnenden Ährenschieben, konnten in der Nitratvariante mit  $10,3 \text{ ng Z/ZR g}^{-1} \text{ TM}$  deutlich höhere Konzentrationen ermittelt werden als in den Ammonium- oder Harnstoffvarianten. Diese lagen mit  $8,6$  und  $8,5 \text{ ng Z/ZR g}^{-1} \text{ TM}$  auf einem ähnlich niedrigen Niveau wie die Kontrolle oder die Düngung zu BBCH 39. Die Cytokininwerte im Fahnenblatt stiegen noch einmal deutlich an, wenn das Ammoniumnitrat erst zur Blüte ausgebracht wurde. Dann zeigten die Pflanzen in der nitratbetonten Behandlung mit  $12,0 \text{ ng Z/ZR g}^{-1} \text{ TM}$  die höchsten Werte im Versuch. Wurde ammoniumbetont gedüngt, konnten nur  $10,0$  und in der Harnstoffvariante lediglich  $8,2 \text{ ng Z/ZR g}^{-1} \text{ TM}$  erhoben werden.



**Abbildung 29:** Einfluss der Düngerform und des Applikationszeitpunkts bei der Spätdüngung N3 auf die [A] Rohprotein-Konzentration im Korn, den [B] Kornertrag und die [C] Zeatin/Zeintribosid-Konzentration im Fahnenblatt zu BBCH 85 in Winterweizen. Die N1 erfolgte mit  $80 \text{ kg N ha}^{-1}$  und die N2 mit  $40 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Ammoniumnitrat. Standort Dörrhof 2006/07. Balken repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .

Im darauffolgenden Versuchsjahr 2006/07 konnten die Effekte des Düngungszeitpunkts und der N-Formen in ähnlicher Weise beobachtet werden wie 2005/06 (Abbildung 29). Allerdings waren die Unterschiede durch die bessere Wasserversorgung gegen Ende der Kornfüllung nicht ganz so deutlich ausgeprägt wie im Vorjahr. Die Qualitätsgaben mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> zu BBCH 39 und 51 führten zu einer deutlichen Steigerung der Proteinkonzentration im Korn im Vergleich zur Kontrolle (Abbildung 29 [A]). Eine Differenzierung zwischen den eingesetzten N-Formen konnte nur ausgemacht werden, sofern zum Zeitpunkt der Blüte gedüngt wurde. Dann führte die Nitratapplikation mit 11,2 % zu den niedrigsten Werten, während die Ammoniumvariante und die Harnstoffvariante zu Proteinkonzentrationen von 12,0 und 13,0 % führten. Die Wirkung des eingesetzten N auf die Proteinkonzentration im Korn war allerdings zu diesem Zeitpunkt deutlich schlechter im Vergleich zu den früheren Terminen.

Die Kornerträge zeigten, ähnlich wie im Vorjahr, keine erkennbaren Unterschiede, die entweder auf den Düngungszeitpunkt oder die eingesetzte N-Form zurückgeführt werden konnten (Abbildung 29 [B]).

Wie auch schon im Vorjahr, war es nicht möglich Unterschiede in der Cytokininkonzentration im Fahnenblatt zu BBCH 85 zwischen der Kontrolle und den Düngungsvarianten im Fahnenblattstadium zu beobachten (Abbildung 29 [C]). Die Auswirkungen der N-Formen äußerten sich erst, wenn der Applikationszeitpunkt später gelegt wurde. Zu BBCH 51 waren in der Nitratvariante mit 8,4 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM bereits deutlich höhere Werte im Fahnenblatt zu ermitteln als in der Harnstoffvariante, die nur zu 6,2 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM führte. Die Unterschiede zwischen den gedüngten N-Formen vergrößerten sich deutlich, wenn erst in der Blüte gedüngt wurde. In diesem Fall konnten im Fahnenblatt 10,2 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM in der Nitratbehandlung ermittelt werden, während die Ammonium- und Harnstoffbehandlungen mit 6,8 und 6,5 ng Z/ZR g<sup>-1</sup> TM zu deutlich niedrigeren Werten führten.



## Diskussion

In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass die N-Formen Harnstoff, Ammonium und Nitrat die Bestockung während der vegetativen Entwicklung bis BBCH 29 sowohl im Nährlösungsversuch in Sommergerste (Abbildung 2 [B]) als auch im Feldversuch in Winterweizen (Abbildung 15 [A], Abbildung 16 [A], Abbildung 17 [A] und Abbildung 18 [A]) unterschiedlich beeinflussten. Während Nitrat die Triebanlage förderte, wurde sie durch das Angebot von Ammonium oder Harnstoff gehemmt. Ähnliches konnte auch bei der Triebreduktion zu Beginn des generativen Entwicklungsabschnitts ab BBCH 31 im Feldversuch beobachtet werden, bei dem das Nitratangebot ebenfalls die höchsten Triebdichten nach sich zog (Abbildung 19). Es stellt sich also die Frage, ob die physiologischen Effekte der unterschiedlichen N-Formen Nitrat, Ammonium und Harnstoff nur zur N1 während der Bestockung und zur N2 während der beginnenden Halmstreckung und Triebreduktion in der landwirtschaftlichen Praxis sinnvoll eingesetzt werden können oder ob diese Effekte auch bei der Qualitätsgabe (N3) zu nutzen sind. Dazu wurde in Feldversuchen getestet, welchen Einfluss die N-Formen in der Qualitätsgabe auf den Ertrag, die Proteinkonzentration im Korn und die Cytokininkonzentration im Fahnenblatt hatten. Die Hypothesen zu diesen Versuchen basierten auf den Beobachtungen, dass Nitrat die Cytokininvorlagerung in den Spross förderte, während Ammonium und vor allem Harnstoff diese hemmten und wurden wie folgt formuliert:

- i. Eine erhöhte Cytokininvorsorgung des Sprosses durch das Angebot von Nitrat zögert die Blattalterung hinaus und führt so zu einem verlängerten Erhalt der photosynthetisch aktiven Blattfläche (greening-Effekt) und damit zu einer Steigerung des Kornertrags.
- ii. Erhöhte Cytokininkonzentrationen in den Blättern hemmen die Re-Translokation von N während der Abreife und beeinflussen damit die Proteinkonzentration im Korn negativ.

### *Einfluss der N-Formen auf die Blattalterung*

In den Feldversuchen, die zur Überprüfung dieser Hypothese angelegt wurden, führte die Qualitätsdüngung mit N zwar zu Mehrerträgen gegenüber der Kontrolle, in der die N3 ausgelassen wurde, allerdings zeigten sich keine Unterschiede im Kornertrag zwischen den dabei eingesetzten N-Formen (Abbildung 26 [B] und Abbildung 27[B]). Dies legte den Verdacht nahe, dass entweder der Ertrag allein durch die Höhe des N-Angebots beeinflusst wurde oder dass die unterschiedlichen N-Formen in dieser Zeit keinen nennenswerten Effekt auf den Cytokininhaushalt der Pflanze hatten. Daher wurden auch die Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt gemessen, wobei sich herausstellte, dass gegenüber den Ammonium- oder Harnstoffvarianten eine Nitrat-Düngung auch nach dem Zeitpunkt des Ährenschiebens die Cytokininkonzentration im Fahnenblatt deutlich anhub (Abbildung 26 [C] und Abbildung 27 [C]). Diese Beobachtung bestätigte sich auch im Nährlösungsversuch, in dem die N-Formen Harnstoff, Ammonium und Nitrat ab dem Erreichen des Fahnenblattstadiums in der Nährlösung angeboten wurden (Abbildung 25 [C]). Durch die verbesserte Cytokininvorsorgung des Fahnenblattes unter dem Angebot von Nitrat sollte die Alterung der assimilatorischen Blattfläche gehemmt sein und die Chlorophylldichte gesteigert oder zumindest länger erhalten werden (Richmond & Lang, 1957 und Methes & Baudisch, 1958). Die verzögerte Blattalterung führt normalerweise zu einer vermehrten Akkumulation von Stärke im Korn und somit zu einer Steigerung des Kornertrags über die Kornmasse, wie Studien zeigten, in denen in Winterweizen die Blattalterung durch den Einsatz von Strobilurinen verlangsamt wurde (Grossmann et al., 1999). Strobilurine

förderten die Cytokininkonzentration im Blatt ähnlich wie eine Nitratdüngung, hatten aber zusätzlich noch einen negativen Effekt auf die Verfügbarkeit des Abreifehormons Ethylen. Allerdings konnten in den Feldversuchen auf beiden Standorten keine Hinweise dafür gefunden werden, dass eine erhöhte Cytokininkonzentration im Fahnenblatt und daraus resultierend eine verlangsamte Blattalterung, sich positiv auf den Kornertrag auswirkte, obwohl in diesem Versuchsjahr eine ausreichende Wasserversorgung während der Kornfüllung gegeben war (Abbildung 12). Ein möglicher Erklärungsansatz dafür könnte in der begrenzten Korndichte in dem Versuchsjahr 2006/07 liegen in dem die Qualitätsdüngungs-Versuche auf den beiden Standorten angelegt wurden. Durch das spät einsetzende Frühjahr waren die Triebzahlen und die Spindelstufen limitierend. Dadurch war der Aufbau des Ertrags überdurchschnittlich stark von der Kornmasse geprägt, wie schon in den Feldversuchen zum Einfluss der N-Formen auf die Bestockung beschrieben wurde (Abbildung 17 [D] und Abbildung 18 [D]). Und deshalb war es nur noch tendenziell möglich, durch die Qualitätsgabe die Kornmasse zu steigern.

### *Einfluss der N-Formen auf die Re-Translokation*

Nachdem der Einsatz der unterschiedlichen N-Formen zur Qualitätsgabe zu keinen nennenswerten Unterschieden im Kornertrag führte, stellte sich die Frage, ob die deutlich erhöhten Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt unter Nitraternährung die Umverlagerung von N aus den Blättern bzw. vegetativen Sprossorganen ins Korn verlangsamte. Denn Cytokinine und vor allem das Zeatin gehören zu den wichtigsten Regulatoren der Blattseneszenz. Nehmen die Zeatinkonzentrationen im Blatt ab, verringert sich die Chlorophyllkonzentration und die Blattalterung wird forciert (Srivastava, 2002 und El-Showk et al., 2013). Sowohl im Nährlösungsversuch als auch in den Feldversuchen zeigten Behandlungen gegen Ende der Blüte erhöhte Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt, sofern Nitrat zum Einsatz kam (Abbildung 25 [C], Abbildung 26 [C] und Abbildung 27 [C]) Im Nährlösungsversuch war ein deutlicher Zusammenhang zwischen den erhöhten Zeatinkonzentrationen und den verbleibenden N-Konzentrationen in den Fahnenblättern zu beobachten. So zeigten die Pflanzen mit Nitrat in der Nährlösung im Fahnenblatt deutlich höhere N-Konzentrationen als die Varianten, denen reduzierte N-Formen angeboten wurden (Abbildung 25 [A]), was auf eine zeitlich verzögerte Umverlagerung von N schließen ließ. Diese Interpretation wird zusätzlich durch die N-Analysen in den Ähren untermauert. Hier waren die niedrigsten Werte in der Nitrat- und die höchsten Werte in der Ammonium- und Harnstoffvariante zu beobachten (Abbildung 25 [B]). Allerdings führten die durch die Nitratdüngung gesteigerten Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt im Feldversuch nicht zwingend zu einer retardierten Re-Translokation und somit zu niedrigen Proteinkonzentrationen im Erntegut im Vergleich zu den Ammonium- und Harnstoffvarianten. Es ließ sich in den Feldversuchen auf den beiden Standorten beobachten, dass eine frühzeitige Qualitätsgabe mit Nitrat im Fahnenblattstadium (N3a) einen positiven Einfluss auf die Rohproteingehalte im Korn hatte. Nur wenn Nitrat in der Blüte (N3b) zum Einsatz kam, fielen die Proteinkonzentrationen bis auf eine Ausnahme deutlich ab. Ein Erklärungsansatz dafür könnte darin liegen, dass die gedüngten N-Formen zum frühen Applikationszeitpunkt N3a ihren Einfluss auf die Cytokinerversorgung der Restpflanze nicht bis zum Einsetzen der Blattalterung aufrecht erhalten konnten und somit keinen Effekt auf die Re-Translokation und auf die Proteingehalte im Erntegut mehr hatten. Dagegen führte die spätere Applikation (N3b) zu einer Steigerung der Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt, die auch noch die Re-Translokation von N in der Abreife verlangsamte und somit die Proteinkonzentration im Erntegut negativ beeinflusste. Zusammen genommen zeigten diese Versuche, dass über die Applikation von unterschiedlichen N-Formen zur Qualitätsgabe zwar nicht einzelne Ertragskomponenten, wohl aber Qualitätsparameter beeinflusst werden können,

die wiederum auf die Förderung von Cytokinen durch Nitrat und deren Hemmung durch die reduzierten N-Formen zurückgeführt werden können.

### *Einfluss des Zeitpunkts der Düngung auf die Proteinkonzentration im Korn*

Um die Beobachtung, dass der Zeitpunkt der Nitratapplikation einen entscheidenden Einfluss auf die Proteinkonzentration im Korn hatte, genauer zu untersuchen, wurden in den Versuchsjahren 2005/06 und 2006/07 auf dem Standort Dörrhof Feldversuche angelegt, in denen neben der angebotenen N-Form auch der Düngungszeitpunkt variiert wurde. Diese Feldversuche zeigten deutlich, dass die hormonellen Auswirkungen der unterschiedlichen N-Formen nicht unbegrenzt lange wirksam sind (Abbildung 28 [C] und Abbildung 29 [C]). Wurde zum Fahnenblattstadium mit Nitrat gedüngt, waren zur Teigreife keine Auswirkungen mehr auf die Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt im Vergleich zum Einsatz reduzierter N-Formen mehr zu beobachten. Lag der Applikationszeitpunkt dagegen zeitlich später beim Ährenschieben oder zur Blüte, waren die fördernden Effekte der Nitratdüngung auf die Cytokininkonzentration im Fahnenblatt deutlich zu erkennen.

Der Grund dafür, weshalb die Nitratdüngung durch den frühen Düngungszeitpunkt zu BBCH 39 keinen fördernden Einfluss mehr auf die Cytokininwerte im Fahnenblatt zur Teigreife zeigte, könnte im Rückgang der  $\text{NO}_3^-$ -Konzentration in der Bodenlösung liegen. Durch die N-Aufnahme der Wurzel sinkt die Nitratkonzentration nach der Düngung im Bodenwasser kontinuierlich ab. Dadurch könnte auch die Stimulation der nitratinduzierten Verlagerung von Cytokinen von der Wurzel in den Spross ab dem Unterschreiten einer Mindest-Angebotskonzentration entfallen und die Zeatinkonzentration im Fahnenblatt fiel dann ab. Es gibt allerdings in der Literatur keine Hinweise, wie schnell die Cytokininkonzentrationen in der Pflanze bei einem einsetzenden N-Mangel oder der Abwesenheit von Nitrat beginnen abzusinken. Dass gesteigerte Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt die Re-Translokation von N-Verbindungen aus der Restpflanze ins Korn während der Abreife verzögerten, legten auch die Rohprotein-Konzentrationen im Korn nahe (Abbildung 28 [A] und Abbildung 29 [A]). Zu den Düngungszeitpunkten BBCH 39 und 51 war keine Differenzierung zwischen den eingesetzten unterschiedlichen N-Formen zu beobachten, obwohl zumindest zu BBCH 51 die Nitratvariante zu deutlich höheren Cytokininkonzentrationen führte (Abbildung 28 [C] und Abbildung 29 [C]). Eine mögliche Erklärung dafür könnte in der Wahl des Probenahme-Zeitpunktes zur Teigreife liegen. Der Aufbau von Proteinen im Korn vollzieht sich hauptsächlich in zwei Zeitabschnitten. Die größte Menge an Protein wird im Weizen in den ersten 10 – 15 Tagen nach der Blüte im Korn aufgebaut (Singh et al., 1991, Gupta et al., 1991 und Gupta et al., 1996). Die zweite Phase der Einlagerung von N-Verbindungen ist während der Seneszenz, in der N-Verbindungen in der Restpflanze mobilisiert und ins Korn transportiert werden. Diese zweite Phase stand zum Probenahme-Zeitpunkt für die Cytokininalysen im Fahnenblattstadium gerade am Beginn. War der zu diesem Zeitpunkt gemessene Cytokininpool im Fahnenblatt gerade am „Zusammenbrechen“, so könnte damit erklärt werden, weshalb zum Applikationszeitpunkt BBCH 51 gedüngtes Nitrat zwar deutlich höhere Zeatinwerte im Fahnenblatt zeigte als die Ammonium- und Harnstoffvarianten, dies aber keinen Einfluss mehr auf die gemessenen Proteinkonzentrationen im Korn zeigte. Folglich konnte der fördernde Einfluss der reduzierten N-Formen Ammonium und Harnstoff gegenüber Nitrat auf die Proteinkonzentration im Korn vor allem dann gezeigt werden, wenn erst spät, also während der Blüte, gedüngt wurde.

### **Zusammenfassung**

In diesem Kapitel konnte gezeigt werden, dass unterschiedliche N-Formen in Düngemitteln auch bei der Applikation in der generativen Entwicklungsphase von Getreide einen Einfluss auf die Cytokininkonzentrationen in den Fahnenblättern hatten. So führte die Nitratdüngung zu einem deutlichen Anstieg der Zeatinkonzentration im Fahnenblatt im Vergleich zur Düngung mit Ammonium oder Harnstoff.

War die Cytokininkonzentration im Fahnenblatt zum Zeitpunkt der Re-Translokation von N aus dem Stroh ins Korn hoch, so hemmte dies die Umverlagerung von N und führte zu niedrigeren Proteinkonzentrationen in den Körnern.

## Diskussion (Anwendungsorientierte Ableitungen)

In den drei vorausgegangenen Kapiteln dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass nicht nur die Höhe des N-Angebots einen Einfluss auf das Pflanzenwachstum und die Bestandesarchitektur von Gerste und Weizen hat, wie in anderen Studien mit Ertragsgräsern bereits gezeigt werden konnte (Heberer & Bellow, 1989, Bellow & Heberer, 1990 und Wang & Bellow, 1992), sondern dass auch die Form, in der N angeboten wird, einen entscheidenden Einfluss auf die Entwicklung ausübt. So zeigten Pflanzen, die mit Nitrat ernährt wurden, im Vergleich zu einer Ammonium- und Harnstoffernährung deutlich gesteigerte Cytokinin-Translokationsraten im Xylem und deutlich erhöhte Zeatin/Zeatinribosid-Konzentrationen im Fahnenblatt (Abbildung 5, Abbildung 6, Abbildung 7 und Abbildung 25). In Versuchen, in denen Pflanzen Cytokinine über die Nährlösung zugesetzt wurden, konnten Hinweise gefunden werden, dass der Einfluss der N-Formen auf die gemessenen Cytokinine im Xylemexsudat über die Beladung des Xylems in der Wurzel reguliert sein könnte (Abbildung 10). Dadurch zeigten Pflanzen, die unter verstärktem Nitratangebot wuchsen, eine deutlich stärkere Bestockung während der vegetativen Entwicklung (Abbildung 5, Abbildung 6, Abbildung 7) und eine verlangsamte Triebreduktion bei einsetzender Halmstreckung (Abbildung 19 und Abbildung 23 [A]). Außerdem hemmten die erhöhten Cytokininkonzentrationen im Fahnenblatt unter Nitraternährung die Umverlagerung von N aus dem Blatt ins Korn und verringerten dadurch die Proteinkonzentration im Korn. Dies war vor allem dann augenfällig, wenn die Abreife durch eine limitierende Wasserversorgung oder Hitzestress (vor allem im Versuchsjahr 2005/06 zu beobachten, Abbildung 28 [A]) forciert wurde, und dadurch nicht genügend Zeit für die Re-Translokation der N-Verbindungen aus dem Blatt in die Körner zur Verfügung stand.

Über die Wirkungsweise der unterschiedlichen N-Formen auf die Pflanze und deren Ertragsarchitektur ist - bis auf Nitrat und Ammonium (Walch-Liu et al., 2000) - relativ wenig bekannt. Bisher haben die meisten Studien, die den Einfluss von N auf die Sproßarchitektur oder auf Ertragskomponenten untersuchten, den Focus vorwiegend auf die N-Menge und den Applikationszeitpunkt gelegt, obwohl die N-Düngung mehrere bedeutende Aspekte im Pflanzenbau beeinflusst. So zeigte selbst der Unkrautdruck beim Sommerweizenanbau eine Abhängigkeit von der eingesetzten N-Menge und deren Platzierung. Hohe N-Mengen förderten den Wuchs des Unkrauts, während im Vergleich zur flächigen Applikation die punktuelle Platzierung des N-Düngemittels bzw. seine Ablage im Band, die Beikräuter nicht im selben Maß förderte wie den Weizen, wovon die Kulturpflanze profitierte (Blackshaw et al., 2004). Aber auch auf den Befall mit pilzlichen Erregern, wie z.B. mit Mehltau und *Septoria tritici*, hatte die N-Menge einen entscheidenden Einfluss. So konnte beobachtet werden, dass das Infektionsrisiko dieser Pathogene mit zunehmendem N-Angebot in Winterweizen deutlich angestiegen war (Olesen et al., 2003). Dies war vor allem dann zu beobachten, wenn die N-Düngung kurz vor der Hauptvermehrungsrate des jeweiligen Erregers appliziert wurde. Auch in Modellen zur Berechnung des Stickstoffdüngemittelbedarfs in Winterweizen wird ausschließlich die N-Menge betrachtet (Makowski et al., 1997). In praxisorientierten Modellen zur Ermittlung des Düngedarfs werden meist aus Eichversuchen stadien- und ertragspezifische N-Sollwerte abgeleitet und von diesen  $N_{\min}$  und Korrekturfaktoren für Bestandesentwicklung, Bodenart, Vorfrucht, Stroh-/Blattbergung, Zwischenfruchtanbau oder den Einsatz von organischen Düngern abgezogen (Fischer et al., 2012). Welche N-Form zum Einsatz kommt, wird in den Modellen nicht berücksichtigt. Aus diesem Grund sollen anhand von Szenarien exemplarisch die Ergebnisse aus Kapitel 1 bis 3 genutzt werden, um zu zeigen, wie zur N-Menge auch die zur Bestandesentwicklung passende N-Form ausgesucht werden kann. Dazu wurden zu den drei

praxisüblichen Düngungszeitpunkten je zwei kontrastierende Szenarien entwickelt (Abbildung 30).

### *Wahl der N-Form zum Andüngen von Wintergetreide im Frühjahr*

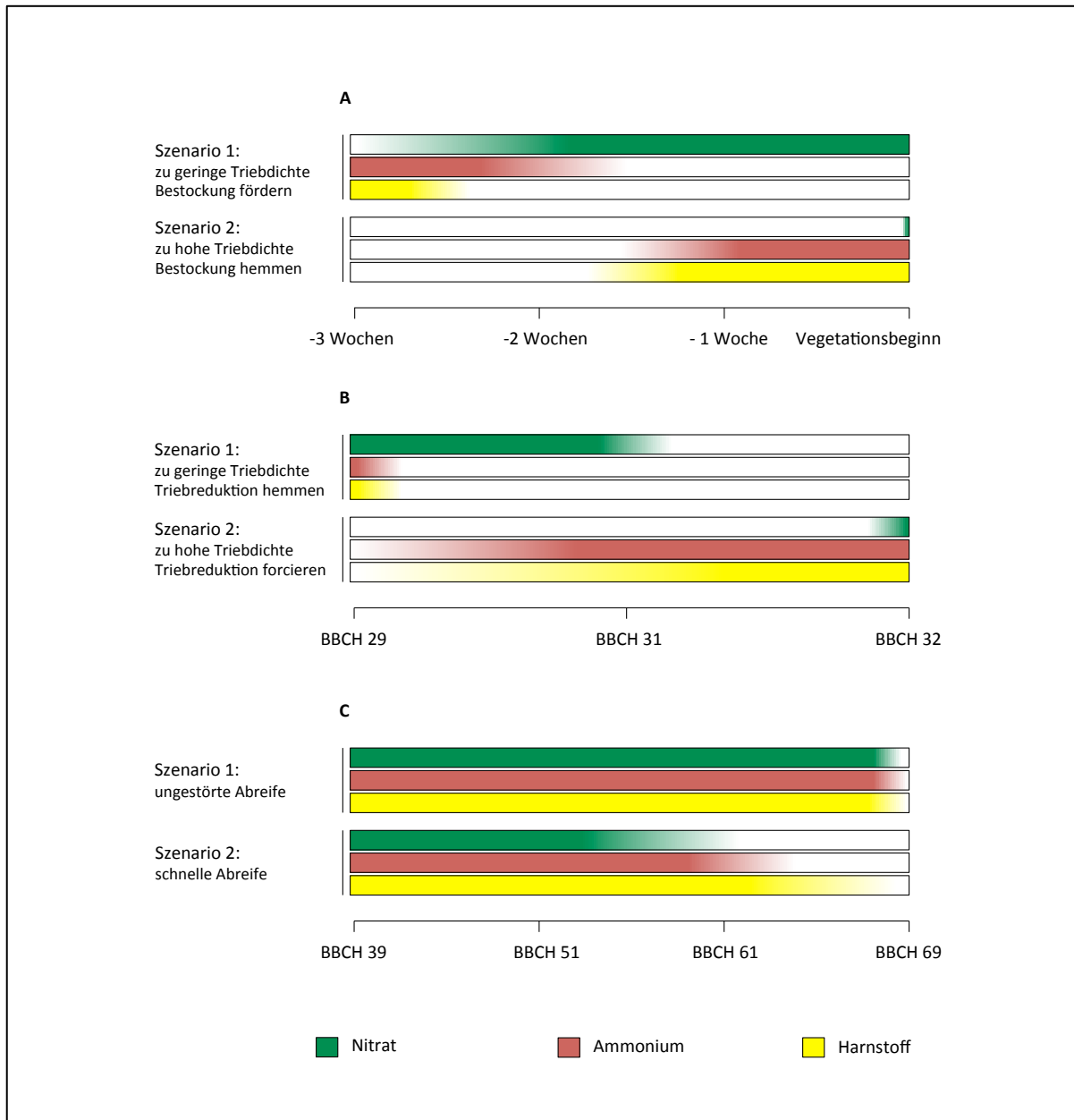
Die wichtigste Funktion der ersten N-Düngung zu Wintergetreide bei Vegetationsbeginn ist, die Regeneration der Bestände zu stimulieren und wenn nötig, die Triebanlage zu fördern (Abbildung 30 [A]). Um die unterschiedliche Wirkung der in handelsüblichen N-Düngemitteln vorliegenden N-Formen für die Bestandesführung zu nutzen, ist es wichtig, die Ausgangslage des Bestandes zum Düngungszeitpunkt zu berücksichtigen. Daher wird im Folgenden anhand von Szenarien bzw. Fallstudien beschrieben, wie die Düngung unterschiedlicher N-Formen zur Optimierung der Bestandesdichte eines Getreidebestandes eingesetzt werden kann und wie die N-Formen dabei auf den Cytokininhaushalt der Pflanzen wirken.

Im ersten Szenario wird von einem nicht oder nur wenig bestockten Bestand zum Ende des Winters ausgegangen, wie er z.B. nach später Aussaat und einem langen, harten Winter vorliegen kann. Die Triebanlage soll nun durch die N-Düngung gefördert werden. Dazu müssen ausreichend Cytokinine in der Wurzel gebildet und in den Spross transportiert werden. Wie im Nährlösungsversuch als auch im Feldversuch gezeigt werden konnte, wurde durch das Angebot von Nitrat der Cytokintransport im Xylem stimuliert (Abbildung 5 [B], Abbildung 6 [C] Abbildung 7 [C]) und dadurch die Anlage von Seitentrieben gefördert (Abbildung 2 [B], Abbildung 16 [A] und Abbildung 17 [A]). Als praxisrelevante N-Düngemittelform eignet sich dafür am besten Kalkammonsalpeter. Dieser sollte möglichst vor Vegetationsbeginn ausgebracht werden, um das Zeitfenster der Bestockung bis zum einsetzenden 14 h-Tag für die Triebanlage voll ausnutzen zu können. Wird zu früh vor Vegetationsbeginn gedüngt, besteht die Gefahr, dass das leicht lösliche und im Boden mobile Nitrat aus den obersten Zentimetern verlagert oder gar ausgewaschen wird. Zwar geht bei einer leichten Verlagerung des Nitrats im Bodenprofil das N nicht generell verloren, aber vor allem schwache Bestände, die nur einen geringen Wurzeltiefgang von wenigen Zentimetern aufweisen, können dieses dann kaum noch erreichen und der gewünschte Düngungseffekt und die physiologische Wirkung bleiben aus.

Wird anstelle von Nitrat Ammonium eingesetzt, wirkt dieses nur dann auf die Bestockung stimulierend, sofern es nach der Düngung in ausreichenden Mengen im Boden zu Nitrat oxidiert wurde. Aus diesem Grund wird es in der Praxis idealerweise mind. 2 Wochen vor Vegetationsbeginn gedüngt. Beim Harnstoff verlängert sich die Zeitspanne noch einmal um eine Woche, da dieser erst zu Ammonium hydrolysiert und dann zu Nitrat oxidiert werden muss, bevor er eine Förderung der Bestockung bewirken kann. Der Einsatz von Urease- oder Nitrifikationsinhibitoren verlangsamt die Umwandlung des gedüngten N zu Nitrat noch zusätzlich. Für die Förderung der Bestockung, sind stabilisierte Ammonium- oder Harnstoffdünger also am wenigsten geeignet.

Ganz anders sieht es beim zweiten Szenario (Abbildung 30 [A]) aus, in welchem die Pflanzen ausreichend bestockt aus dem Winter kommen. Das Ziel der N-Düngung ist in diesem Fall in erster Linie, die Regeneration der bereits angelegten Triebe zu fördern, ohne die Bestände zu stark im Wachstum zu stimulieren und dadurch die Bestockung weiter voranzutreiben. Um die Cytokinverlagerung aus der Wurzel in den Spross trotz N-Düngung möglichst effektiv zu verringern, bieten sich als N-Form Ammonium und vor allem Harnstoff an. Diese reduzierten N-Formen hemmten im Nährlösungsversuch den Xylemtransport von Zeatin/Zeatinribosid (Abbildung 5 [B], Abbildung 6 [C] und Abbildung 7 [C]) und führten zu einer reduzierten Seitentrieb-Bildung (Abbildung 2 [B]). Die bestockungshemmende Wirkung

von Ammonium und Harnstoff konnte auch unter Feldbedingungen beobachtet werden (Abbildung 15 [A], Abbildung 16 [A] und Abbildung 17 [A] und Abbildung 18 [A]). Die Ammonium- und Harnstoffdünger dürfen aber nicht zu zeitig vor dem Einsetzen des Pflanzenwachstums appliziert werden, da sonst das Risiko steigt, dass diese in großem Umfang nitrifizieren und dadurch die Bestockung fördern. Muss dennoch aus logistischen Gründen früher gedüngt werden, oder soll die Nitrifikation möglichst effizient ausgeschlossen werden, weil die Bestände bereits stark bestockt sind, bieten sich stabilisierte Ammonium- oder Harnstoffdünger an. Nitrathaltige Düngemittel wirken in diesem Szenario kontraproduktiv, da sie die Cytokininvorlagerung in den Spross fördern und die Bestockung noch weiter forcieren würden.



**Abbildung 30:** Empfehlungen zur Auswahl des Zeitpunkts und der N-Form eines Düngemittels [A] beim Andüngen (N1), [B] beim Nachdüngen (N2) und [C] bei der Qualitätsgabe (N3) von Düngemitteln zu Wintergetreide. Waagrechte Balken symbolisieren die Zeitspannen für die Wahl des Düngungszeitpunkts unter bestimmten Bedingungen (Szenarien). Dunkle Farbtöne einer bestimmten N-Form zeigen optimale Zeitspannen zur Düngung an, während farblose Bereiche zur Düngung ungeeignete Zeitspannen anzeigen.

### *Wahl der N-Form zur beginnenden Halmstreckung (N2)*

Die Szenarien zum 2. Düngungszeitraum gegen Ende der Bestockung und zu Beginn der einsetzenden Halmstreckung hängen ebenfalls von der Bestandesdichte ab. Allerdings geht es dann nicht mehr um die Triebanlage, sondern um die Triebreduktion. Im ersten Szenario wird davon ausgegangen, dass die Triebdichte zu gering ist. Es sollten also so viele Triebe wie möglich erhalten werden, um das Ertragspotential des Standortes auszunutzen. Aus diesem Grund wäre es sinnvoll, die Cytokininkonzentrationen im Spross möglichst lange hoch zu halten (Abbildung 30 [B]). Dadurch wird die apikale Dominanz, die durch hohe Auxinmengen im Spross entsteht, gebrochen oder zumindest gemildert, indem die Konzentration der Cytokine ansteigt, die als physiologische Gegenspieler zum Auxin wirken. Dies führt dazu, dass die schwachen Seitentriebe mehr Zeit gewinnen, sich zu entwickeln, sie entgehen dadurch eher einer Triebreduktion und können Ähren ausbilden. Dies wird am besten durch eine Nitratdüngung unterstützt, wie in dieser Arbeit gezeigt werden konnte (Abbildung 19 [B]). Um die Triebreduktion möglichst effizient zu hemmen, ist es wichtig, dass die Cytokininkonzentrationen im Spross schon zur einsetzenden Halmstreckung hoch genug sind. Aus diesem Grund wäre es sinnvoll, das Nitratangebot schon vor BBCH 31 deutlich zu erhöhen. Wird erst später ab BBCH 31/32 oder gar erst zu BBCH 32 bzw. noch später gedüngt, dauert es zu lange bis durch die Nitratgabe die Cytokine im Spross deutlich angehoben werden können, sodass die Triebreduktion bis dahin schon eingesetzt hat. Das Angebot von Ammonium oder Harnstoff muss deutlich vor Bestockungsende (BBCH 29) appliziert werden, damit noch ausreichend Nitrat im Boden entstehen kann und dieses somit die Cytokinintranslokation stimulieren kann, um noch einen hemmenden Einfluss auf die Triebreduktion zu haben. Der Einsatz von stabilisierten Harnstoff- oder Ammoniumdüngern ist in diesem Szenario eher kontraproduktiv.

Ganz anders sieht es im zweiten Szenario zu Bestockungsende aus (Abbildung 30 [B]), wenn in den Beständen bereits eine (zu) hohe Triebdichte vorliegt. Die Triebreduktion soll dann durch die Düngung forciert oder zumindest nicht unterdrückt werden. In diesem Fall sollte die Düngung den Cytokininspiegel im Spross nicht anheben. Dafür kommen idealerweise ammonium- oder harnstoffhaltige Düngemittel zum Einsatz. Diese dürfen möglichst nicht vor dem Bestockungsende (BBCH 29) zur Wirkung kommen, damit nicht zu viel N noch in der Phase der Triebreduktion bis BBCH 37 nitrifiziert wird. Dadurch würde durch den wieder ansteigenden Xylemtransport von Cytokinen die Triebreduktion verlangsamt. Muss aus Gründen des Betriebsablaufes zeitiger gedüngt werden, sind stabilisierte Ammonium- und Harnstoffdünger ideal, da diese die Hydrolyse oder Nitrifikation deutlich hinauszögern können und damit den Nitratpool im Bodenwasser über einen längeren Zeitraum geringer halten können (Abbildung 13 [A]). Sollten trotz einer hohen Triebdichte nitratthaltige Düngemittel zum Einsatz kommen, muss die Düngung zeitlich möglichst weit nach hinten geschoben werden. Das Ziel wäre dann, dass die Triebreduktion vor dem Düngungstermin schon voll in Gang ist. Idealerweise streckt sich dann schon der 2. Knoten. Allerdings besteht bei dieser Methode einer verzögerten Anschlussgabe grundsätzlich das Risiko, dass auch Spindelstufen in der Ähre reduziert werden könnten.

### *Wahl der N-Form für die Qualitätsgabe*

Die Qualitätsdüngung hat außer auf das Korngewicht keinen direkten Einfluss auf die Ertragsarchitektur. Der einzige weitere Ertragsparameter, der noch beeinflusst werden könnte, ist die Kornzahl, da diese in und nach der Blüte auch durch die Kornanlage bestimmt wird. Der Einfluss der unterschiedlichen N-Formen wirkt hier entscheidend auf die Abreife und Re-



Translokation von N-Verbindungen vom Stroh ins Korn, wie in Abbildung 25 gezeigt werden konnte. Als Szenarien für diesen Düngungstermin wurden die Abreifebedingungen des Standorts gewählt.

In Szenario 1 wirken auf dem Standort während der Kornfüllungsphase und der Abreife keine abiotischen Stressfaktoren, wie eine limitierte Wasserversorgung oder Hitzestress ein (Abbildung 30 [C]). Damit kann angestrebt werden, das Ertragspotential des Standorts durch eine zeitliche Verlängerung der Blattaktivität voll auszuschöpfen. In diesem Fall ist es von Vorteil, die Cytokininvorsorgung in den Blättern lange auf einem hohen Niveau zu halten. Die Wahl der N-Form für die Abschlussgabe spielt dabei eine untergeordnete Rolle. Es konnte gezeigt werden, dass ein Nitratangebot die Cytokininvorsorgung im Fahnenblatt deutlich erhöht (Abbildung 29 [C]). Allerdings ist die Zeitspanne der Kornfüllung und Umverlagerung unter diesen Bedingungen derart lange (Ernte ab Mitte August), dass die durch diese Maßnahme resultierende Zunahme der Cytokine im Fahnenblatt selbst bei einem späten Düngungstermin gegen Ende der Blüte bis zur Abreife höchstwahrscheinlich wieder revertiert wurde.

In Szenario 2 (Abbildung 30 [C]) stehen die Pflanzen auf einem Standort, in dem die Kornfüllungsphase und Abreife regelmäßig unter abiotischem Stress stattfinden, wodurch die Abreife beschleunigt oder gar abrupt beendet wird. Dieser Stress kann durch Engpässe bei der Wasserversorgung, z.B. aufgrund einer ungünstigen Niederschlagsverteilung, eines begrenzten Wasserhaltevermögens des Bodens oder durch Hitzestress, hervorgerufen werden. Unter diesen Bedingungen ist es wichtig, die Cytokininkonzentrationen in der Restpflanze nicht über einen längeren Zeiteitraum hoch zu halten und dadurch die Re-Translokation von N-Verbindungen ins Korn zu hemmen. Deshalb ist es sinnvoll, bei diesem Szenario möglichst schon zum Fahnenblattstadium die N-Düngung mit nitrathaltigen Düngemitteln abzuschließen, damit noch genügend Zeit zum Abbau der Cytokine bleibt, bevor der abiotische Stress einsetzt. Dies konnte anhand der Feldversuche in Kapitel 2 gezeigt werden (Abbildung 28 [C] und Abbildung 29 [C]). Günstig wirkt dagegen der Einsatz von Ammonium oder Harnstoff, weil dann die Cytokine im Fahnenblatt weniger ansteigen als beim Einsatz von Nitrat. In diesem Fall kann der Düngungszeitpunkt mit reduzierten N-Formen zeitlich auch etwas nach hinten geschoben werden.

## Literaturverzeichnis

Abbate, P., Andrade, F., & Culot, J. (1995). The effect of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *The Journal of Agricultural Science*, 124, S. 351-360.

Atkins, C., & Smith, P. (2007). Translocation in Legumes: Assimilates, Nutrients, and Signal Molecules. *Plant Physiology*, 144, S. 560-561.

Avivi, L. (1978). High grain protein content in wild tetraploid wheat *Triticum dicoccoides* Korn. *Fifth international wheat genetic symposium, New Delhi, India*, S. 372-380.

Bürkle, L., Cedzich, A., Döpke, C., Stransky, H., Okumoto, S., Gillissen, B., et al. (2003). Transport of cytokinins mediated by purine transporters of the PUP family expressed in phloem, hydathodes, and pollen of *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 34, S. 13-26.

Baker, A., Volk, R., & Jackson, W. (1966). Root Environment Acidity as a Regulatory Factor in Ammonium Assimilation by the Bean Plant. *Plant Physiology*, 41, S. 1193-1199.

Bangerth, F. (1994). Response of cytokinin concentration in the xylem exudate of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants to decapitation and auxin treatment, and relationship to apical dominance. *Planta*, 194, S. 439-442.

Bauer, B. (2002). Einfluss der N-Formen auf das Bestockungsverhalten von Sommergerste. *Bachelor-Arbeit*.

Bauer, B. (2004). Influence of different nitrogen forms on cytokinin transport and tillering in spring barley. *Master-Arbeit*.

Bauer, B. (2011). Qualitätstuning im Weizen. *DLG Mitteilungen*, 6.

Bauer, B. (2010). Qualitätsweizen - an welchen Schrauben ist zu drehen, um auch bei hohen Erträgen sichere Eiweißgehalte zu erzielen. *Getreidemagazin*, 1.

Bellow, F., & Heberer, J. (1990). Time of availability influences mixed-nitrogen-induced increases in growth and yield of wheat. *Journal Plant Nutrition*, 13, S. 667-676.

Bergmann, W. (1993). Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. *Gustav Fischer Verlag*.

Bergmann, W. & Neubert, P. (1976). Pflanzendiagnose und Pflanzenanalyse. *Gustav Fischer Verlag*.

Beveridge, C., Murfet, I., Kerhoas, L., Sotta, B., Miginiac, E., & Rameau, C. (1997). The shoot controls zeatin riboside export from pea roots. Evidence from the branching mutant *rms4*. *The Plant Journal*, 11, S. 339-345.

Bischopp, A., Lehesranta, S., Vaten, A., Help, H., El-Showk, S., Scheres, B., et al. (2011). Phloem-transported cytokinin regulates polar auxin transport and maintains vascular pattern in the root meristem. *Current Biology*, 21 (11), S. 927-932.

- Blackshaw, R., Moinar, L., & Janzen, H. (2004). Nitrogen fertilizer timing and application method affect weed growth and competition with spring wheat. *Weed Science*, 52 (4), S. 614-622.
- Bligny, R., Gout, E., Kaiser, W., Heber, U., Walker, D., & Douce, R. (1997). pH regulation in acid-stressed leaves of pea plants grown in the presence of nitrate or ammonium salts: studies involving <sup>31</sup>P-NMR spectroscopy and chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1320, S. 142-152.
- Bohnert, J., & Bangerth, F. (1988). Cell number, cell size and hormone levels in semi-isogenic mutants of *Lycopersicon pimpinellifolium* differing in fruit size. *Plant Physiology*, 72 (316-320).
- Bouwman, A., Boumans, L., & Batjes, N. (2002). Emission of N<sub>2</sub>O and NO from fertilized fields: summary of available measurement data. *Global Biochemical Cycles*, 16, S. 1058.
- Brandlard, G., Dardevet, M., Saccomano, R., Lagoutte, F., & Gourdon, J. (2001). Genetic diversity of wheat storage protein and bread wheat quality. *Euphytica*, 119, S. 59-67.
- Bremner, J., & Douglas, L. (1971). Inhibition of urease activity in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 3 (3), S. 297-307.
- Brooker, J., Chatfield, S., & Leyser, O. (2003). Auxin acts in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance. *The Plant Cell*, 15, S. 495-507.
- Canfield, D., Glazer, A., & Falkowski, P. (2010). The Evolution and Future of Earth's Nitrogen Cycle. *Science*, 330, S. 192-196.
- Chatfield, S., Stirnberg, P., Forde, B., & Leyser, O. (2000). The hormonal regulation of axillary bud growth in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 24, S. 159-169.
- Chen, J., Cheng, S., Cao, W., & Zhou, X. (1998). Involvement of Endogenous Plant Hormones in the Effect of Mixed Nitrogen Sources on Growth and Tillering of Wheat. *Journal Plant Nutrition*, 21, S. 87-97.
- Corbesier, L., Prinsen, E., & Jacquard, A. (2003). Cytokinin levels in leaves, leaf exudate and shoot apical meristem of *Arabidopsis thaliana* during floral transition. *Journal of Experimental Botany*, 54, S. 2511-2517.
- Cox, W., & Otis, D. (1989). Growth and Yield of Winter Wheat as Influenced by Chloromequat Chloride and Ethephon. *Agronomy Journal*, 81, S. 264-270.
- Cox, W., & Risenauer, H. (1973). Growth and ion uptake by wheat supplied nitrogen as nitrate, or ammonium, or both. *Plant and Soil*, 38, S. 363-380.
- Craufurd, P., & Cartwright, P. (1989). Effect of photoperiod and Chloromequat on Apical Development and Growth in a Spring Wheat (*Triticum aestivum*) Cultivars. *Annals of Botany*, 63, S. 515-525.

- Crook, M., & Ennos, A. (1995). The effect of nitrogen and growth regulators on stem and root characteristics associated with lodging in two cultivars of winter wheat. *Journal of Experimental Botany*, 46, S. 931-938.
- Cruz, P., & Boval, M. (2000). Effect of nitrogen on some morphogenetic traits of temperate and tropical perennial forage grasses. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*, S. 134-150.
- Davies, D., & Sylverster-Bradley, R. (1995). The contribution of fertilizer nitrogen to leachable nitrogen in the UK. *Science of Food and Agriculture*, 68, S. 399-406.
- Dodd, I., & Beveridge, C. (2006). Xylem-borne cytokinins: still in search of a role? *Journal of Experimental Botany*, 57, S. 1-4
- El-Showk, S., Ruonala, R., & Helariutta, Y. (2013). Crossing path: cytokinin signalling and crosstalk. *Development*, 140, S. 1373-1383.
- Engeldow, F., & Wadham, S. (1923). Investigations on yield in the cereals. *Journal of Agricultural Science*, 13, S. 390-439.
- Faiss, M., Zalubilova, J., Strnad, M., & Schmulling, T. (1997). Conditional transgenic expression of the ipt gen indicates a function for cytokinins in paracrine signaling in whole tobacco plants. *The Plant Journal*, 12, S. 401-415.
- Feil, B. (1997). The inverse yield-protein relationship in cereals: possibilities and limitations for genetically improving the grain protein yield. *Trends in Agronomy*, 1, S. 103-119.
- Fischer, K., Fischer, A., & Wendland, M. (2012). Düngungsempfehlung kommt per E-Mail. DSN online. *Bayrisches Landwirtschaftliches Wochenblatt*.
- Foo, E., Morris, S., & Parmeter, K. (2007). Feedback regulation of xylem cytokinin content is conserved in pea and Arabidopsis. *Plant Physiology*, 143, S. 1418-1428.
- Galaktionov, Y., Ashmarina, L., & Galaktionova, T. (2009). Wheat yield prediction from winter temperature and precipitation. *Russian Agricultural Science*, 35 (3), S. 147-149.
- Gerendás, J., Zhu, Z., Bendixen, R., Ratcliffe, R., & Sattelmacher, B. (1997). Physiological and Biochemical Processes Related to Ammonium Toxicity in Higher Plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 160, S. 239-251.
- Gerendas, J., & Sattelmacher, B. (1998). Influence of N and Ni supply on nitrogen metabolism and urease activity in rice. *Journal of Experimental Botany*, 49, S. 1545-1554.
- Gillissen, B., Bürkle, L., Andre, B., Kühn, C., Rentsch, D., Brandl, B., et al. (2000). A new family of high-affinity transporters for adenine, cytosine, and purine derivatives in Arabidopsis. *Plant Cell*, 12, S. 291-300.
- Goos, R., Schimelfenig, J., Bock, B., & Johnson, B. (1999). Response of Spring Wheat to Nitrogen Fertilizer of Different Nitrification Rates. *Agronomy Journal*, 91, S. 287-293.

- Gregersen, P., Holm, P., & Krupinska, K. (2008). Leaf senescence and nutrient remobilisation in barley and wheat. *Plant Biology*, 10, S. 37-49.
- Grossmann, K., Kwiatkowski, J., & Caspar, G. (1999). Regulation of phytohormone levels, leaf senescence and transpiration by the Strobilurin Kresoxim-methyl in wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Plant Physiology*, 154, S. 805-808.
- Gupta, R., Masci, S., Lafiandra, D., Bariana, H., & MacRitchie, F. (1996). Accumulation of protein subunits and their polymers in developing grains of hexaploid wheat. *Journal of Experimental Botany*, 47, S. 1377-1385.
- Gupta, R., Shepherd, K., & MacRitchie, F. (1991). Genetic control and biochemical properties of some high molecular weight albumins in bread wheat. *Journal of Cereal Science*, 12, S. 221-235.
- Hanus, H., & Schönberger, H. (1976). Anbautechnische Voraussetzungen für die Maximierung der Weizenertäge. *Schriftenreihe des agrarwissenschaftlichen Fachbereich der Universität Kiel*, 56, S. 38-49.
- Harrison, M., & Kaufman, P. (1980). Hormonal Regulation of Lateral Bud (Tiller) Release in Oats (*Avena sativa* L.). *Plant Physiology*, 66, S. 1123-1127.
- Hay, R., & Kirby, E. (1991). Convergence of synchrony - a review of the coordination of development in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 42, S. 661-700.
- Heberer, J., & Bellow, F. (1989). Mixed nitrogen nutrition and productivity of wheat grown in hydroponics. *Annals Botany*, 63, S. 643-649.
- Heyland, K. (1996). Allgemeiner Pflanzenbau. *Ulmer*.
- Heyland, K., & Scheer, M. (1984). Die Saat als Mittel zur Optimierung innerer- und zwischenpflanzlicher Konkurrenzverhältnissen bei Winterweizen. *Die Bodenkultur*, 35, S. 41-55.
- Heyland, K., & Triebel, U. (1986). Gezielte Stickstoffdüngung zur gesteuerten Ertragsbildung von Winterweizen unter Berücksichtigung verschiedener anbautechnischer Maßnahmen. *Die Bodenkultur*, 37, S. 133-148.
- Hirel, B., Le Gouis, J., Ney, B., & Gallais, A. (2007). The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *Journal of Experimental Botany*, 58, S. 2369-2387.
- Hirose, N., Makita, N., Yamaya, T., & Sakakibara, H. (2005). Functional characterization and expression analysis of a gene, OsENT2, encoding an equilibrative nucleoside transporter in rice suggest a function in cytokinin transport. *Plant Physiology*, 138, S. 196-206.
- Hirose, N., Takei, K., Kuroha, T., Kamada-Nobusada, T., Hayashi, H., & Sakakibara, H. (2008). Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. *Journal of Experimental Botany*, 59 (1), S. 75-83.

- Howell, S., Lall, S., & Che, P. (2003). Cytokinins and shoot development. *TRENDS in Plant Science*, 8 (9), S. 453-459.
- Hucklesby, D., Brown, C., Howell, S., & Hagemann, R. (1971). Late Spring Application of Nitrogen for Efficient Utilisation and Enhanced Production of Grain and Grain Protein of Wheat. *Agronomy Journal*, 63 (2), S. 274-276.
- Husted, S., Hebborn, C., Mattsson, M., & Schjoerring, J. (2000). A critical experimental evaluation of methods for determination of  $\text{NH}_4^+$  in plant tissue, xylem sap and apoplastic fluid. *Physiologia Plantarum*, 109, S. 239-245.
- Jahn-Deesbach, W., & Weipert, D. (1964). Untersuchungen über den Einfluss der Stickstoffdüngung auf Ertrag und backtechnologische Qualitätseigenschaften des Weizens. *Landwirtschaftliche Forschung*, 18, S. 132-145.
- Kirby, E. (1988). Analysis of leaf, stem and ear growth in winter wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crop Research*, 18, S. 127-140.
- Klepper, B., Belford, R., & Rickman, R. (1984). Root and Shoot Development in Winter Wheat. *Agronomy Journal*, 76, S. 117-122.
- Kriby, E. (1984). Book Reviews. *Journal of Experimental Botany*, 35, S. 279-280.
- Krogmeier, M., McCarty, G., & Bremner, J. (1989). Potential phytotoxicity associated with the use of soil urease inhibitors. *Proceedings in the National Academy of Sciences*, 86, S. 1110-1112.
- Krogmeier, M., McCarty, G., & Bremner, J. (1989). Phytotoxicity of foliar-applied urea. *Proceedings in the National Academy of Sciences*, 86, S. 8189-8191.
- Kronzucker, H., Schjoerring, J., Erner, Y., Kirk, G., Siddiqi, M., & Glass, A. (1998). Dynamic Interactions between Root  $\text{NH}_4^+$  Influx and Long-Distance N Translocation in Rice: Insights into Feedback Processes. *Plant Cell Physiology*, 39 (12), S. 1287-1293.
- Kronzucker, H., Siddiqi, M., & Glass, A. (1997). Conifer roots discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature*, 385, S. 59-61.
- Kuderova, A., Urbankova, I., Valkova, M., Malback, J., Brzobohaty, B., Nemethova, D., et al. (2008). Effects of Conditional IPT-Dependent Cytokinin Overproduction on Root Architecture of Arabidopsis Seedlings. *Plant Cell Physiology*, 49 (4), S. 570-582.
- Kudoyarova, G., Vysotskaya, L., Cherkosyanova, A., & Dodd, I. (2007). Effect of partial rootzone drying on the concentration of zeatin-type cytokinins in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) xylem sap and leaves. *Journal of Experimental Botany*, 58, S. 161-168.
- Kuroha, T., Kato, H., Asami, T., Yoshida, S., Kamada, H., & Satoh, S. (2002). A trans-zeatin riboside in root xylem sap negatively regulates adventitious root formation on cucumber hypocotyls. *Journal of Experimental Botany*, 53, S. 2193-2200.
- Kyllingsbaek, A. (1975). Extraction and colorimetric determination of urea in plants. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 25, S. 109-112.

- Langer, R., Prasad, P., & Laude, H. (1973). Effect of Kinetin on Tiller Bud Elongation in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*, 37, S. 565-571.
- Liu, J., Williams, J., Zehnder, A., & Yang, H. (2007). GEPIC - modelling wheat yield and crop productivity with high resolution on a global scale. *Agricultural Systems*, 94, S. 478-493.
- Liu, L., Ludewig, U., Gassert, B., Frommer, W., & von Wirén, N. (2003). Urea transport by nitrogen-regulated tonoplasic intrinsic proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 133, S. 1220-1228.
- Ljung, K., Bhalerao, R., & Sandberg, G. (2001). Sides and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. *The Plant Journal*, 28, S. 465-474.
- Logemann, J., Shell, J., & Willmitzer, L. (1987). Improved method for isolation of RNA from plant tissue. *Analytical Biochemistry*, 163, S. 16-20.
- Luo, J., Lian, Z., & Yan, X. (1993). Urea transformation and the adaptability of three leafy vegetables to urea as a source of nitrogen in hydroponic culture. *Journal of Plant Nutrition*, 16 (5), S. 797-812.
- Luquet, D., Zhang, B., Dingkuhn, M., Dexet, A., & Clement-Vidal, A. (2005). Phenotypic plasticity of rice seedlings: Case of phosphorus deficiency. *Plant Production Science*, 8, S. 145-151.
- Müller, D., & Leyser, O. (2011). Auxin, cytokinin and the control of shoot branching. *Annals of Botany*, 107, S. 1203-1212.
- Magalhaes, J., Huber, D., & Tsai, C. (1992). Evidence of increased <sup>15</sup>N-ammonium assimilation in tomato plants with exogenous  $\alpha$ -ketoglutarate. *Plant Science*, 85 (2), S. 135-141.
- Makowski, D., Wallach, D., & Meynard, J. (1997). Models of yield, grain protein, and residual mineral nitrogen responses to applied nitrogen for winter wheat. *Agronomy Journal*, 91 (3), S. 377-385.
- Marschner. (2012). Mineral Nutrition of Higher Plants. *Academic Press*.
- Matsumoto-Kitano, M., Kusumoto, T., & Tarkowski, P. (2008). Cytokinins are central regulators of cambial activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, S. 20027-20031.
- McKenzie, F. (1998). Influence of applied nitrogen on vegetative, reproductive, and aerial tiller densities in *Lolium perenne* L. during the establishment year. *Australian Journal of Agricultural Research*, 49, S. 707-711.
- Methes, K., & Baudisch, W. (1958). Untersuchung über die Reversibilität der Ausbleichung grüner Blätter. *Flora*, 146, S. 521-531.

- Misselbrook, T., van der Weerden, Y., Pain, B., Jarvis, S., Chambers, B., Smith, K., et al. (2000). Ammonia emission factors for UK agriculture. *Atmospheric Environment*, 34, S. 871-880.
- Miyawaki, K., Matsumoto-Kitano, M., & Kakimoto, T. (2004). Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in Arabidopsis: tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate. *The Plant Journal*, 37, S. 128-138.
- Morgensen, V., Jensen, H., & Abdur Rab, M. (1985). Grain yield, yield components, drought sensitivity and water use efficiency of spring wheat subjected to water stress at various growth stages. *Irrigation Science*, 6, S. 131-140.
- Morris, S., Turnbull, C., Murfet, I., & Beveridge, C. (2001). Mutational analysis of branching in pea. Evidence that Rms1 and Rms5 regulate the same novel signal. *Plant Physiology*, 126, S. 1205-1213.
- Nicoulaud, B., & Bloom, A. (1998). Nickel supplement improve growth when foliar urea is the sole nitrogen source for tomato. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123, S. 556-559.
- Nordstrom, A., Tarkowsky, P., & Tarkowska, D. (2004). Auxin regulation of cytokinin biosynthesis in Arabidopsis thaliana: a factor of potential importance for auxin-cytokinin-regulated development. *Proceedings in the National Academie of Sciences*, 101, S. 8039-8044.
- Olesen, J., Jorgensen, L., Petersen, J., & Mortensen, J. (2003). Effect of rates and timing of nitrogen fertilizer on disease control by fungicides in winter wheat. Crop growth and disease development. *Journal of Agricultural Science*, 140 (1), S. 15-29.
- Oury, F., Chiron, H., Faye, A., Gardet, O., Giraud, A., Heumez, E., et al. (2010). The prediction of bread wheat quality: joint use of the phenotypic information brought by the technical test and the genetic information brought by HMW and LMW gluten subunits. *Euphytica*, 171, S. 87-109.
- Padhye, S., & Groninger, J. (2009). Influence of Benzyladenine, Trinexapac-ethyl, or Uniconazole Applications on Height and Tillering of six Ornamental Grasses. *HortTechnology*, 19 (4), S. 737-742.
- Panigrahi, B., & Audus, I. (1966). Apical dominace in Vicia faba. *Annals of Botany*, 30, S. 457-473.
- Perarson, J., & Steward, G. (1993). The deposition of atmospheric ammonia and its effect on plant. *New Phytologist*, 125, S. 283-305.
- Percival, J. (1921). The wheat plant. *Duckworth London* .
- Peterson, R. (1965). Wheat botany, cultivation and utilisation. *Interscience Publisher, New York* .
- Pingali, P. (2012). Green Revolution: Impacts, limits, and the path ahead. *Proceedings in the National Academie of Sciences*, 109, S. 12302-12308.



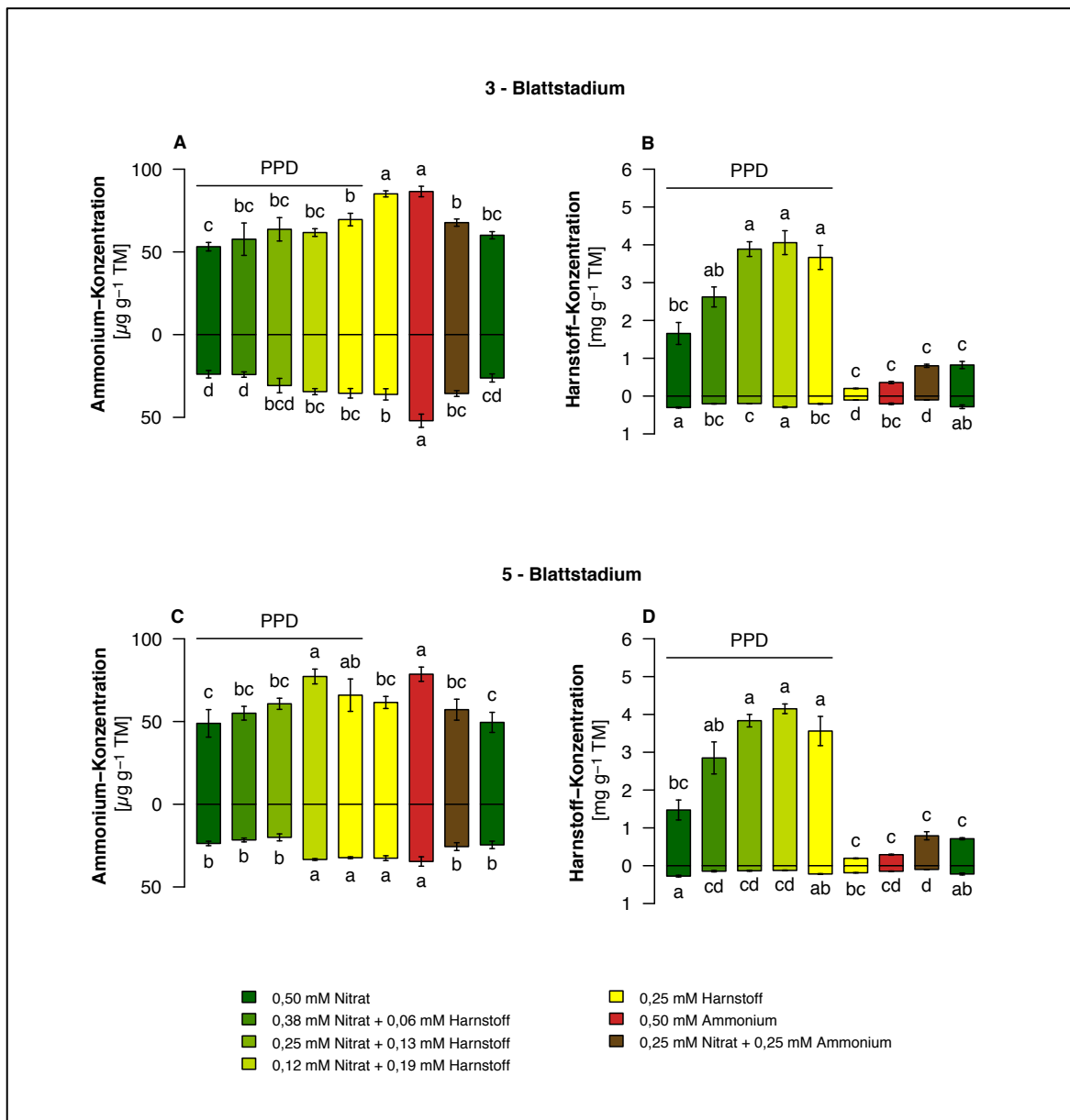
- Rahayu, Y., Walch-Liu, P., Neumann, G., Römheld, V., von Wirén, N., & Bangert, F. (2005). Root-derived cytokinins as long-distance signals for NO<sub>3</sub>-induced stimulation of leaf growth. *Journal of Experimental Botany*, 56, S. 1143-1152.
- Raun, W., & Johnson, G. (1999). Improving Nitrogen Use Efficiency for Cereal Production. *Agronomy Journal*, 91, S. 357-363.
- Reisenauer, H. (1978). Nitrogen in the Environment. *Academic New York*.
- Reynolds, M., Bonnett, D., Chapman, S., Furbank, R., Manés, Y., Mather, D., et al. (2012). Raising yield potential of wheat. I. Overview of consortium approach and breeding strategies. *Journal of Experimental Botany*, 62 (2), S. 439-452.
- Reynolds, M., Rajaram, S., & McNab, A. (1996). Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers. *CIMMYT*.
- Richmond, A., & Lang, A. (1957). Effect of kinetin on protein content and survival of detached Xanthium leaves. *Science*, 125, S. 650-651.
- Rodriguez, S., Alonso-Gaite, A., & Alvarez-Benedi, J. (2005). Characterization of Nitrogen Transformation, Sorption and Volatilization Processes in Urea Fertilized Soils. *Soil Science Society of America*, 4, S. 329-336.
- Sach, T., & Thimann, V. (1967). The role of auxins and cytokinins in the release of buds from dormancy. *American Journal of Botany*, 54, S. 136-144.
- Santi, C., Bogusz, D., & Franche, C. (2013). Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Annals of Botany*, 111, S. 743-767.
- Schönberger, H. et al. (2006). Versuchbericht. *Institut für Bodenkultur und Pflanzenbau e.V., N.U. Agrar GmbH*.
- Schönberger, H. (2007). Versuchsbericht. *Institut für Bodenkultur und Pflanzenbau e.V., N.U. Agrar GmbH*.
- Schönberger, H., & Bauer, B. (2012). Präzisierung der Stickstoffdüngung zu verschiedenen Stadien des Winterweizens in Abhängigkeit von Standort und Bestandesentwicklung. *Tagungsband: Nährstoff- und Pflanzenversorgung der Pflanzenbestände unter den Bedingungen des Klimawandels*.
- Scheffer/Schachtschabel. (2002). Lehrbuch der Bodenkunde. *Spektrum*.
- Schjoerring, J., Husted, S., Mäck, G., & Mattsson, M. (2002). The regulation of ammonium translocation in plants. *Journal of Experimental Botany*, 53, S. 883-890.
- Schrotemeyer, M., Stamp, P., & Feil, B. (1996). Ammonium Tolerance and Carbohydrate Status in Maize Cultivars. *Annals of Botany*, 79 (1), S. 25-30.
- Shewry, P. (2009). Wheat. *Journal of Experimental Botany*, 60 (6), S. 1537-1553.

- Simmonds, N. (1995). The relation between yield and protein in cereal grains. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 67, S. 309-315.
- Singh, N., Shepherd, K., Langridge, P., & Gruen, L. (1991). Purification and biochemical characterization of triticin, a legumin-like protein in wheat endosperm. *Journal of Cereal Science*, 13, S. 207-219.
- Slafer, G. (2003). Genetic basis of yield as view from crop physiologist's perspective. *Annals of applied Biology*, 142, S. 117-128.
- Slafer, G., & Andrade, F. (1989). Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum*) yield in Argentina. *Field Crop Research*, 21, S. 289-296.
- Slafer, G., & Andrade, F. (1993). Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released in different areas. *Field Crop Research*, 31, S. 351-367.
- Slafer, G., Andrade, F., & Feingold, S. (1990). Genetic improvement of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in Argentina: relationships between nitrogen and dry matter. *Euphytica*, 50, S. 63-71.
- Snyder, W. (1949). Some response of plants to 2,3,5-triiodobenzoic acid. *Plant Physiology*, 24, S. 195-206.
- Srivastava, L. (2002). Plant growth and development. Hormones and environment. *Academic Press*.
- Su, Y., Liu, Y., & Zheng, X. (2011). Auxin-Cytokinin Interaction Regulates Meristem Development. *Molecular Plant*, 4 (4), S. 616-625.
- Sun, J., Hirose, N., Wang, X., Wen, P., Xue, L., Sakakibara, H., et al. (2005). Arabidopsis SOI33/AtENT8 gene encodes a putative equilibrative nucleoside transporter that is involved in cytokinin transport in planta. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47, S. 588-603.
- Takei, K., Sakakibara, H., Taniguchi, M., & Sugiyama, T. (2001). Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator. *Plant and Cell Physiology*, 42, S. 85-93.
- Takei, K., Ueda, N., Aoki, K., Kuromori, T., Hirayama, T., Shinozaki, K., et al. (2004). AtIPT3 is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in Arabidopsis. *Plant and Cell Physiology*, 45, S. 1053-1062.
- Thimann, K., & Skoog, F. (1933). Studies of the growth hormone of plants: III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. *Proceedings of the National Academie of Sciences*, 19, S. 714-716.
- Thomas, E. (2005). Feldversuchswesen. *Ulmer* .
- Vogel, K., Johanson, V., & Mattern, P. (1978). Protein und lysine contents of endosperm and bran of the parents and progenies of crosses of common wheat. *Crop Science*, 18, S. 751-754.

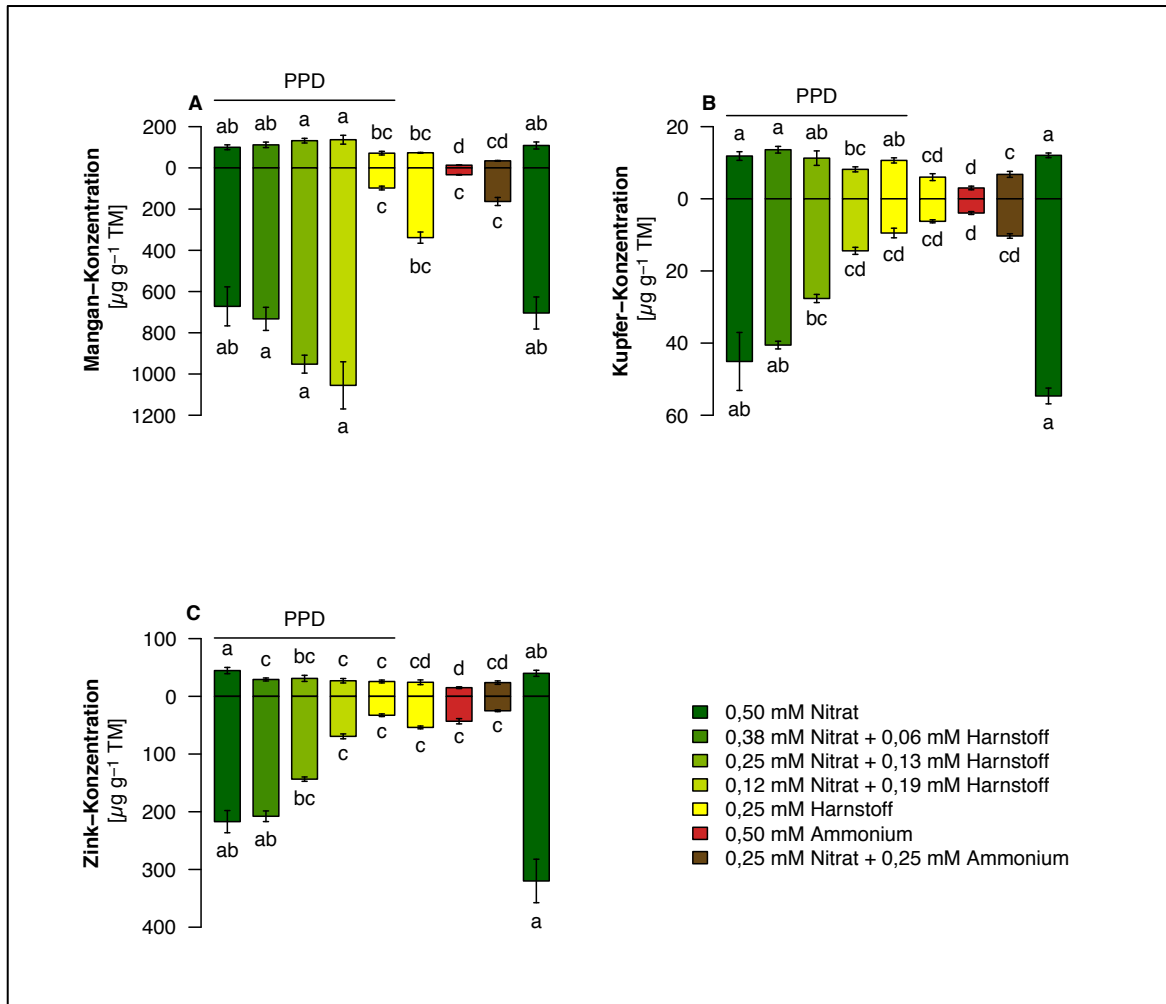
- Wagner, H., & Michael, G. (1971). The influence of varied nitrogen supply in the production of cytokinins in the roots of sunflower. *Biochemical Physiology of Plants*, 162, S. 147-158.
- Walch-Liu, P., Neumann, G., Bangerth, F., & Engels, C. (2000). Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. *Journal of Experimental Botany*, 51, S. 227-237.
- Wang, T., Bogracheva, T., & Hedley, C. (1998). Starch: as simple as A, B, C? *Journal of Experimental Botany*, 49, S. 481-502.
- Wang, X., & Bellow, F. (1992). Root growth, nitrogen uptake and tillering of wheat induced by mixed nitrogen source. *Crop Science*, 32, S. 997-1002.
- Wang, X., & Bellow, F. (1996). Tillering, nutrient accumulation, and yield of winter wheat as influenced by nitrogen form. *Journal Plant Nutrition*, 18, S. 1177-1189.
- Wickson, M., & Thimann, K. (1958). The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. *Physiologia Plantarum*, 11, S. 62-74.
- Wiedemuth, K., Müller, K., Kahlau, A., Amme, S., & Mock, H. (2005). Successive maturation and senescence of individual leaves during barley whole plant ontogeny reveals temporal and spatial regulation of photosynthetic function in conjunction with C and N metabolism. *Journal Plant Physiology*, 162, S. 1226-1236.
- Wilson, M., & Walker, N. (1988). The transport and metabolism of urea in *Chara australis*: Passive diffusion, specific transport and metabolism of urea and methylurea. *Journal of Experimental Botany*, 39, S. 739-751.
- Wilson, M., O'Donoghue, S., & Walker, N. (1988). The transport and metabolism of urea in *Chara australis*: The two specific transport systems. *Journal of Experimental Botany*, 39, S. 763-774.
- Woodward, E., & Marshall, C. (1988). Effect of Plant Growth Regulators and Nutrient supply on Tiller Bud Outgrowth in Barley (*Hordeum distichum* L.). *Annals of Botany*, 61, S. 347-354.
- Yong, J., Wong, S., Letham, D., Hocart, C., & Farquhar, G. (2000). Effect of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen nutrition on cytokinins in the xylem sap and leaves of cotton. *Plant Physiology*, 124, S. 767-780.

## Annex

## Einfluss der N-Formen auf Sommergerste im Nährlösungsversuch

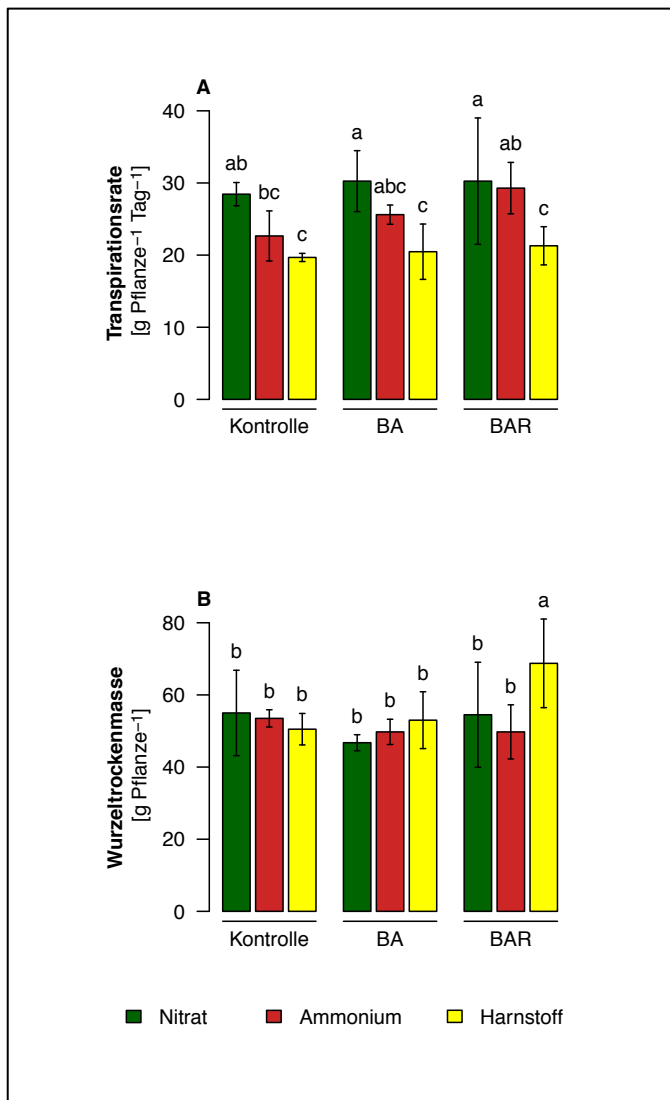


**Abbildung 31:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die [A] Ammoniumkonzentration und [B] Harnstoffkonzentration im 3-Blattstadium und die [C] Ammoniumkonzentration und [D] Harnstoffkonzentration im 7-Blattstadium jeweils in Spross und Wurzel. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 12 oder 22 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .



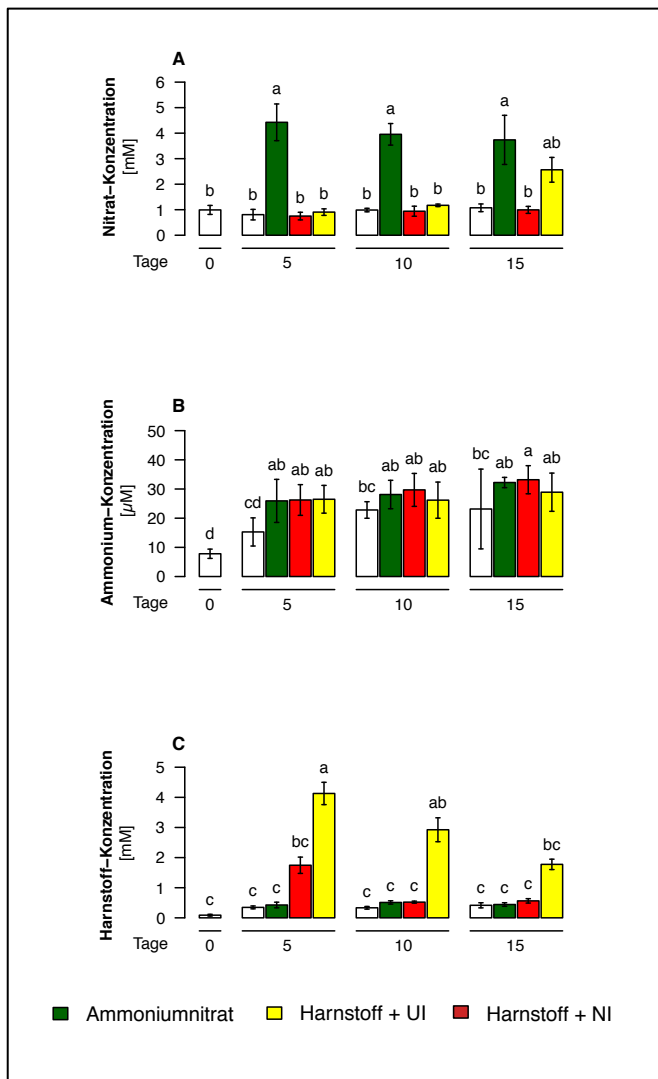
**Abbildung 32:** Einfluss unterschiedlicher N-Formen auf die [A] Mangankonzentration, [B] Kupferkonzentration und [C] Zinkkonzentration im 7-Blattstadium jeweils in Spross und Wurzel. Alle Pflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 40 Tage auf Nährlösung mit den angegebenen N-Konzentrationen weiterkultiviert. Säulen repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

### Einfluss von exogenem Cytokinin auf die Bestockung



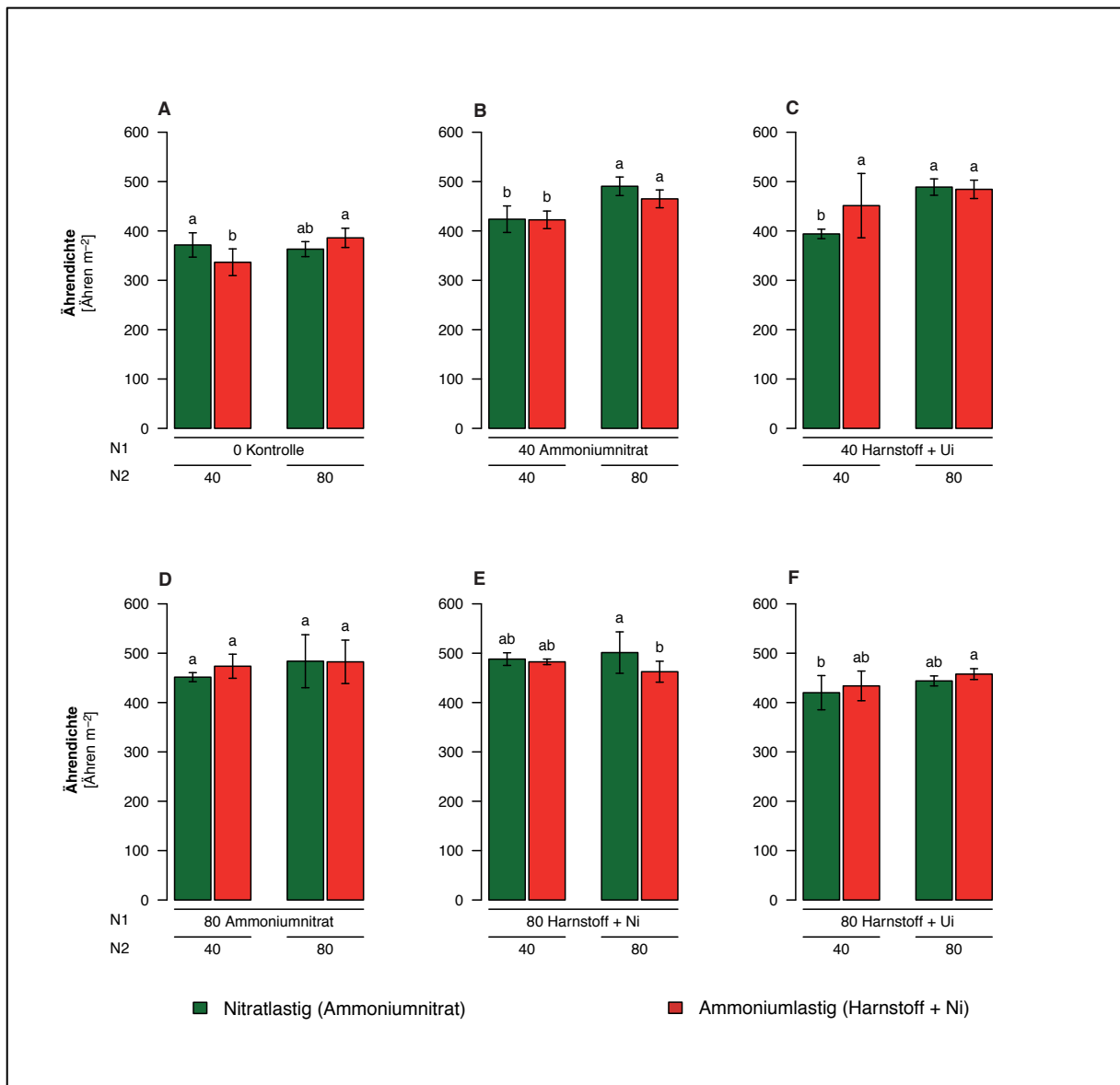
**Abbildung 33:** Einfluss der N-Formen Nitrat, Ammonium und Harnstoff auf die Translokationsraten von Benzyladenin (BA) oder Benzyladenosin (BAR) im Xylem. Gerstenpflanzen wurden nach 3 Tagen Vorkultur ohne N für 25 Tage auf Nährlösung mit 0,5 mM N als Ammoniumnitrat weiterkultiviert. Die Pflanzen wurden 48 h vor der Sammlung der Xylemexsudate auf 0,5 mM N in Form von Nitrat, Ammonium oder Harnstoff umgesetzt. 12 h vor der Ernte wurde den Nährlösungen 100µM BA oder BAR zugesetzt. [A] Transpirationsrate und [B] Wurzeltrockenmasse. Säulen repräsentieren Mittelwerte ± Standardabweichung; unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ .

### Verfügbarkeit der N-Formen in der Bodenlösung



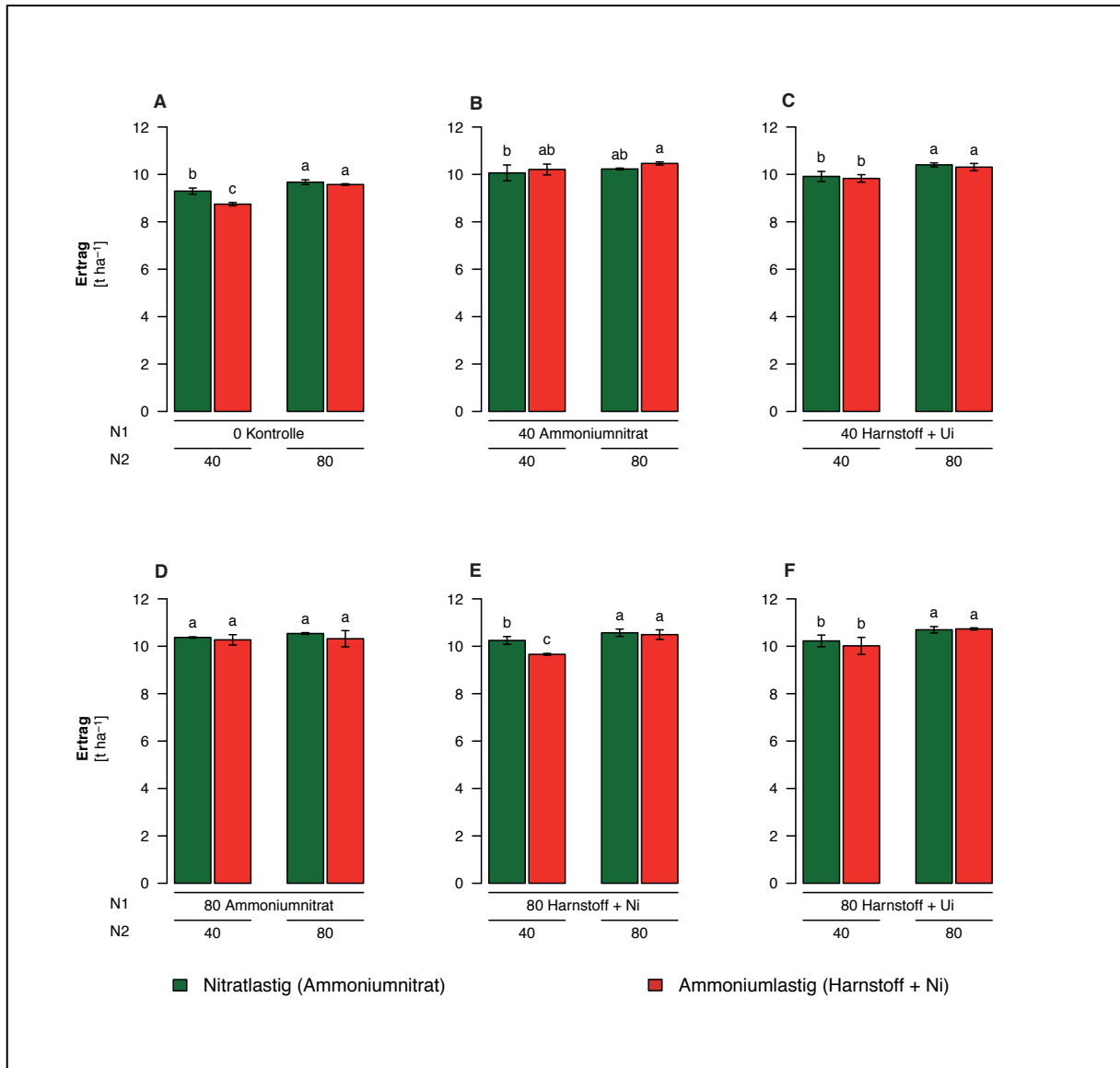
**Abbildung 34:** Verlauf der Konzentrationen im Bodenwasser von [A] Nitrat, [B] Ammonium und [C] Harnstoff nach der Düngung von Ammoniumnitrat, Harnstoff mit Ureaseinhibitor (UI) und Harnstoff mit Nitrifikationsinhibitor (NI) über 5, 10 und 15 Tage nach der Düngung. Extrakt wurde aus Bodenproben gewonnen.

### Einfluss der N-Formen auf die Triebreduktion

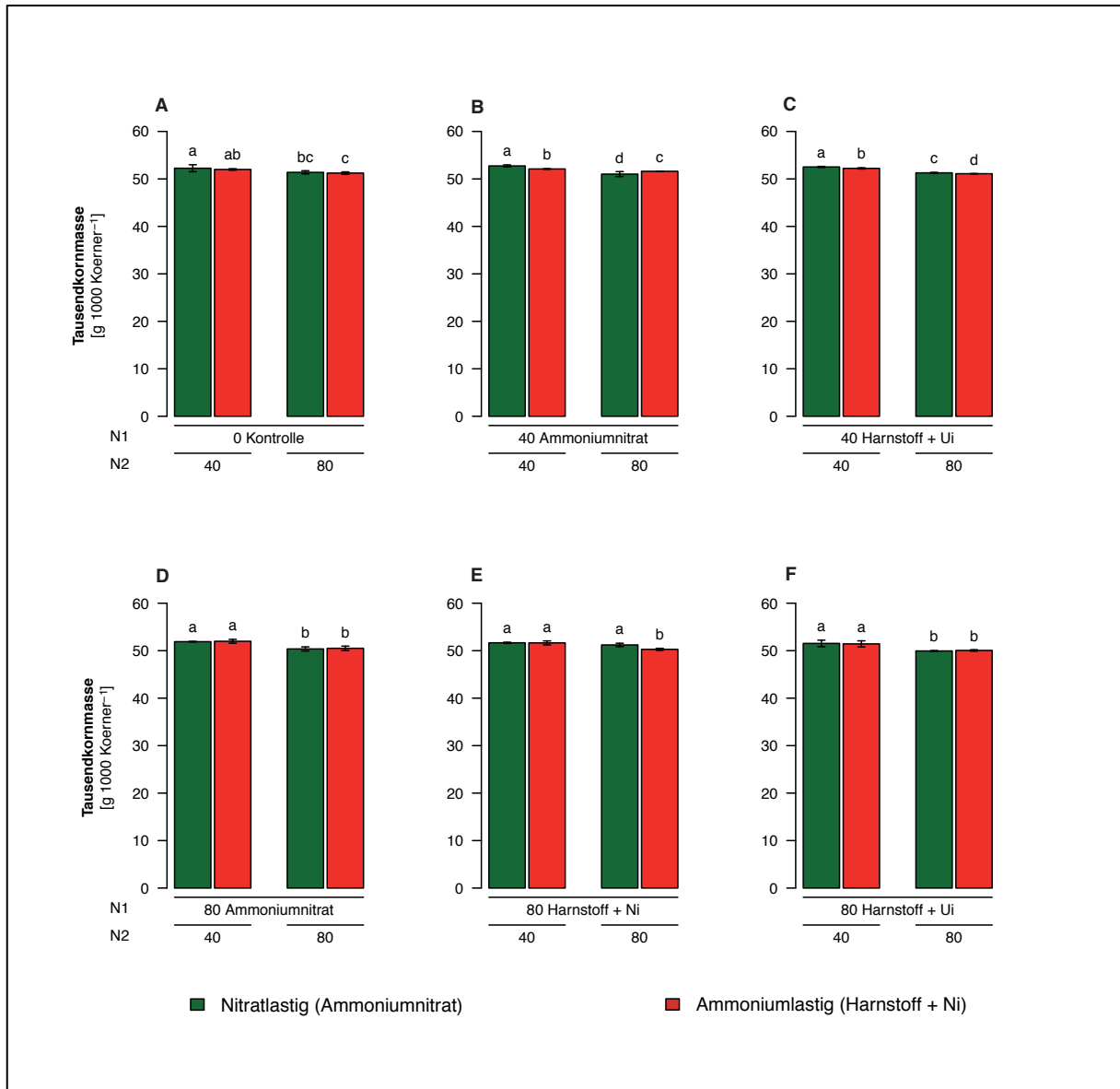


**Abbildung 35:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in kg N ha<sup>-1</sup> zu N2 auf die Ährendichte in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Böhnshausen 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

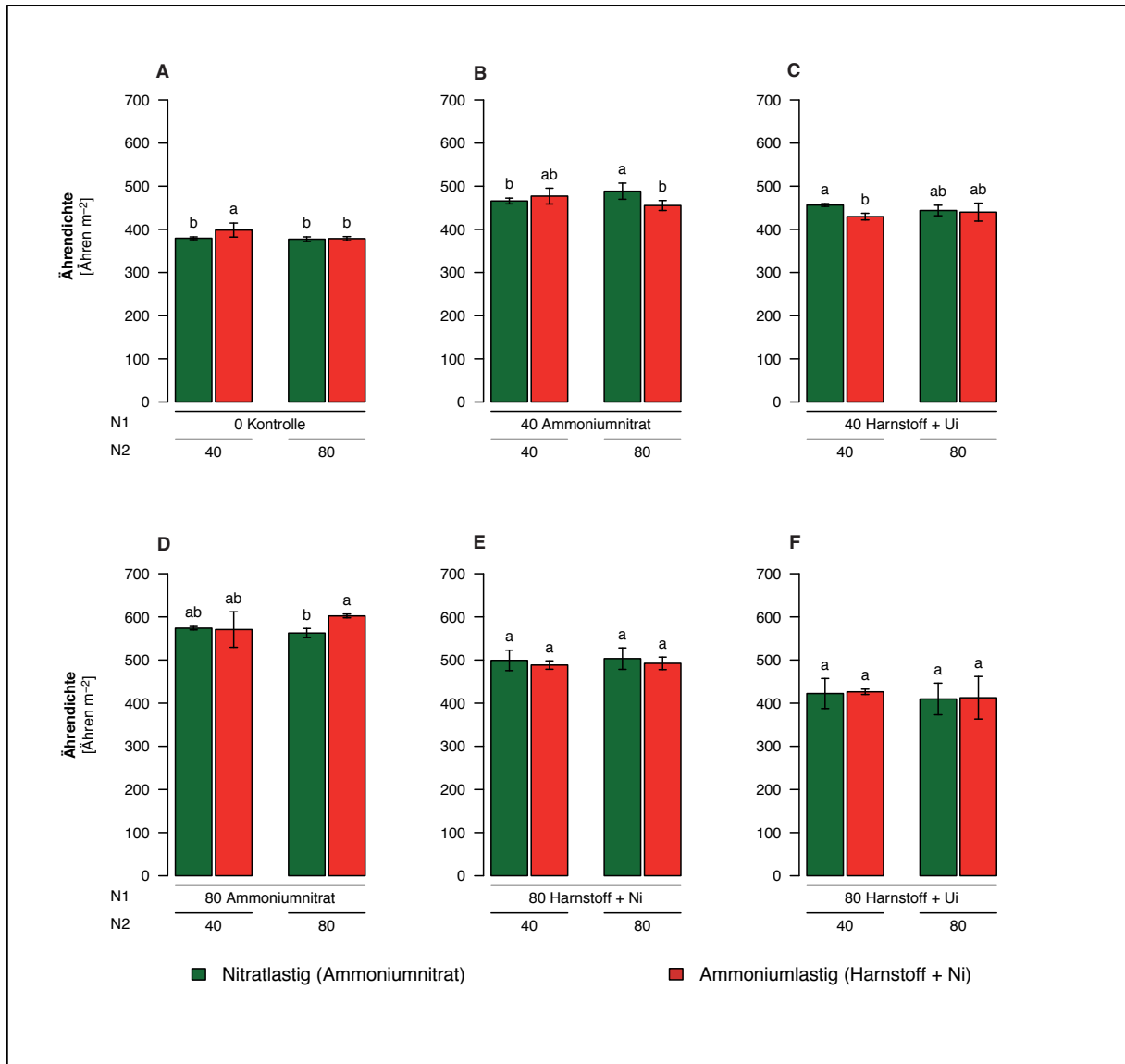




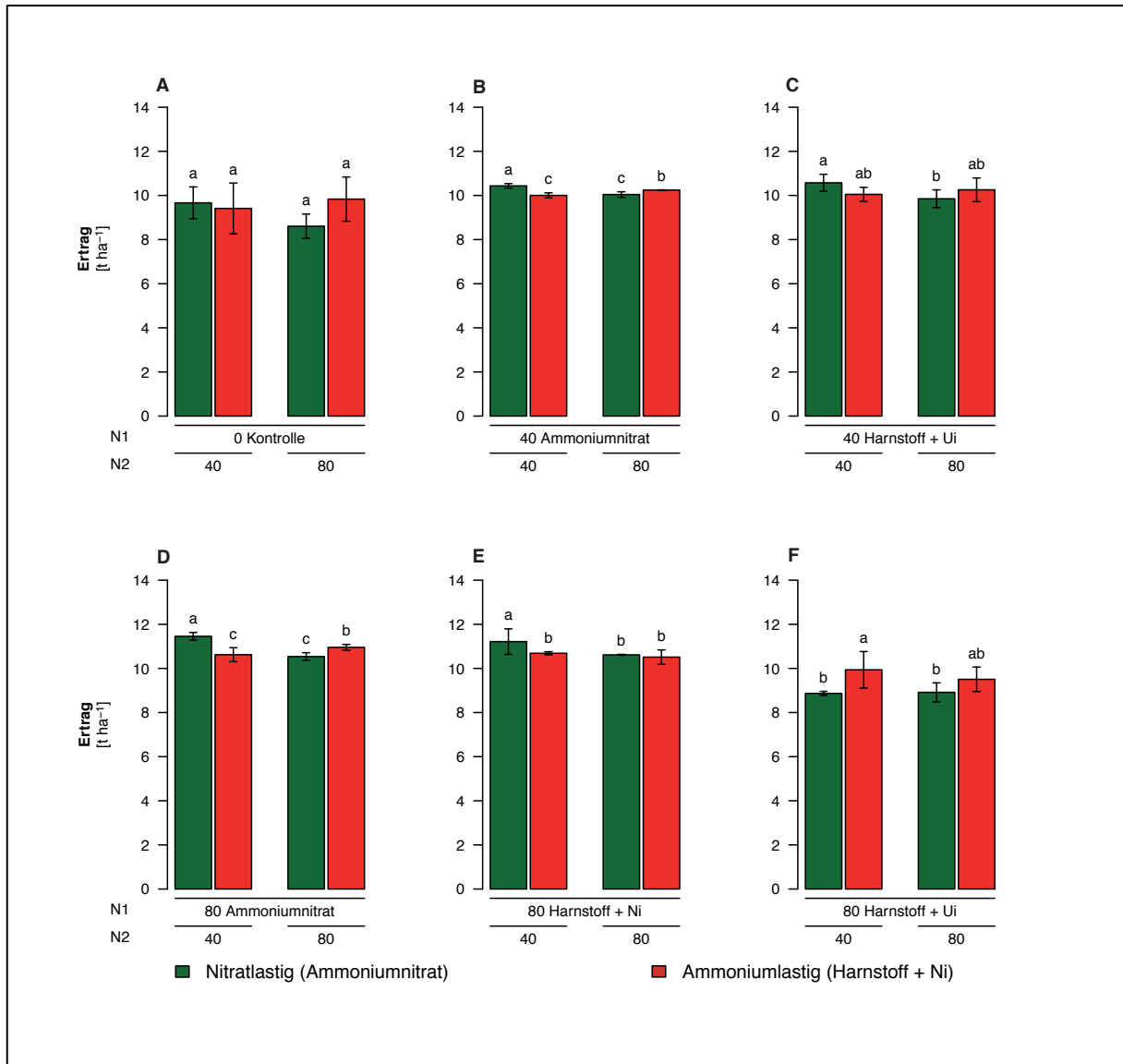
**Abbildung 36:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in  $\text{kg N ha}^{-1}$  zu N2 auf den Ertrag in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Böhnshausen 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .



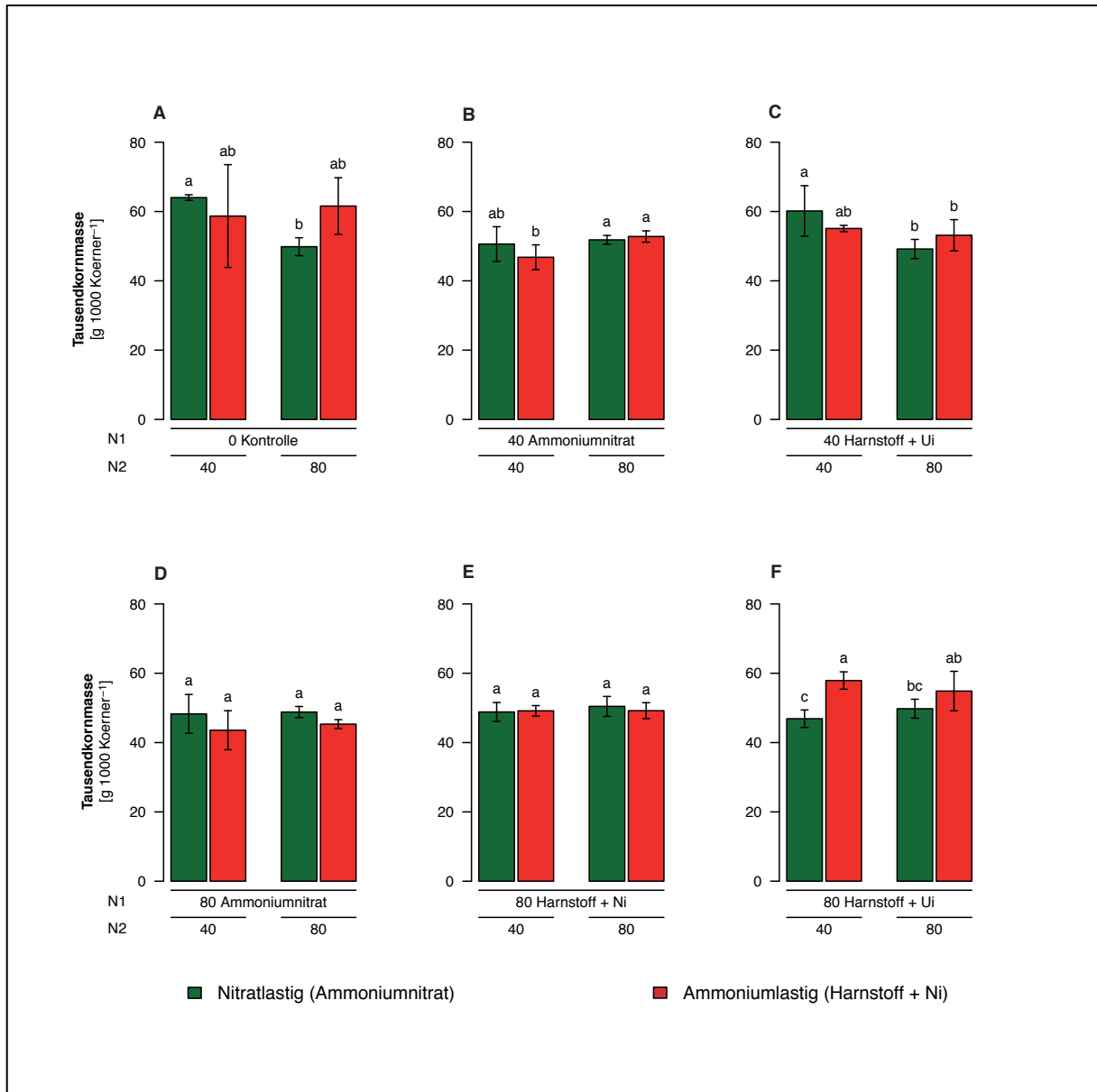
**Abbildung 37:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in kg N ha<sup>-1</sup> zu N2 auf das Tausendkorngewicht in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Böhnshausen 2005/06. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fishers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .



**Abbildung 38:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in  $\text{kg N ha}^{-1}$  zu N2 auf die Ährendichte in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Dörrhof 2006/07. Balken repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fishers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .

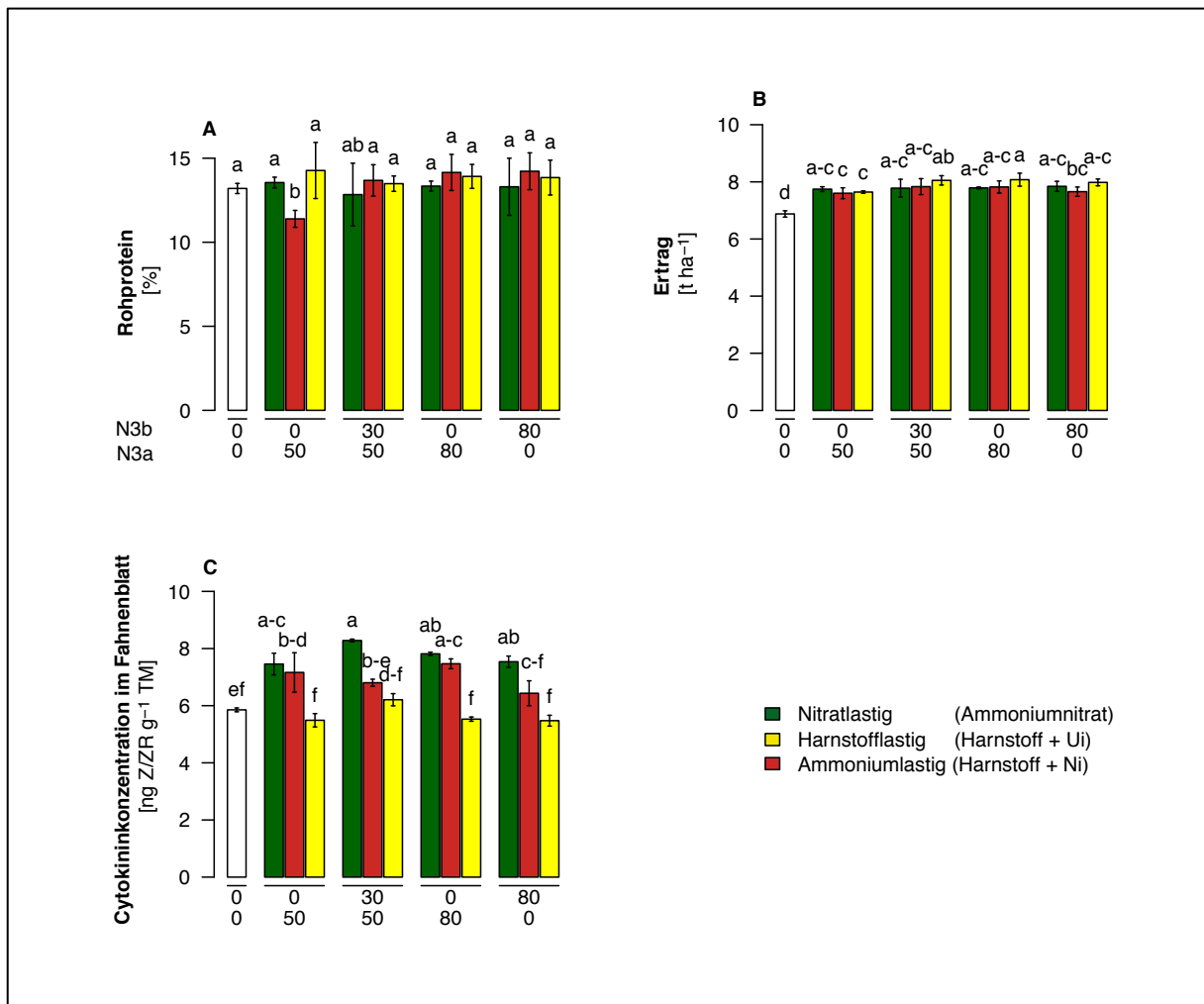


**Abbildung 39:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in  $\text{kg N ha}^{-1}$  zu N2 auf den Ertrag in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Dörrhof 2006/07. Balken repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .



**Abbildung 40:** Einfluss der Düngerform und der Applikationsmenge in kg N ha<sup>-1</sup> zu N2 auf das Tausendkorngewicht in Abhängigkeit der N-Form und N-Menge bei der Startgabe (N1). Standort Dörrhof 2006/07. Balken repräsentieren Mittelwerte ± SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test, p ≤ 0,05; n = 4.

### Einfluss der N-Formen auf die Proteinkonzentration im Korn



**Abbildung 41:** Einfluss der Düngerform, der Applikationsmenge ( $\text{kg N ha}^{-1}$ ) und des Applikationszeitpunkt (N3a BBCH 39 und N3b BBCH 51) bei der Spätdüngung N3 auf die [A] Rohprotein-Konzentration im Korn, den [B] Kornertrag und die [C] Zeatin/Zeinribosid-Konzentration im Fahnenblatt zu BBCH 69 in Winterweizen. Die N1 erfolgte mit  $21 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Schwefelsaures Ammoniak und die N2 mit  $30 \text{ kg N ha}^{-1}$  als Ammoniumnitrat. Standort Böhnshausen 2006/07. Balken repräsentieren Mittelwerte  $\pm$  SA. Unterschiedliche Buchstaben repräsentieren signifikante Unterschiede nach Fischers LSD-Test,  $p \leq 0,05$ ;  $n = 4$ .

## Lebenslauf

Bernhard Bauer

---

*Dörrhof 1*  
74542 Braunsbach

Tel: +49 171 5373 118

Email: [bbauerdo@me.com](mailto:bbauerdo@me.com)

---

- Geburtsdatum: 4. Dezember 1976
  - Staatsangehörigkeit: deutsch
- 

Aug. 87 - 17.06.93	Herman Merz Realschule, Ilshofen
Aug. 09 - 03.07.96	Technisches Gymnasium der Max-Eyth-Schule, Schwäbisch Hall
02.09.96 – 30.09.97	Zivildienst, Altenheim Schloss Stetten
01.10.97 – 30.09.99	Universität Hohenheim, Wirtschaftswissenschaften
01.10.99 – 30.09.02	Universität Hohenheim, Bachelor of Science, Agrarwissenschaften
21.02.00 – 28.04.00	NU Agrar GmbH, Flensburg Praktikum in Pflanzenbau, Versuchswesen und Beratung
01.10.02 – 30.09.04	Universität Hohenheim, Master of Science, Pflanzenwissenschaften
seit 01.05.00	Freier Mitarbeiter der NU Agrar GmbH, Flensburg – Schackenthal Beratung im Bereich Pflanzenproduktion für Landwirte und Unternehmen im vor- und nachgelagerten Bereich, Feldversuchswesen & Auftragsforschung, Dozent in Seminaren für Landwirte, Berater, Hochschulen und Industrie
seit 01.01.03	Leitung Unternehmen „Bauer Dörrhof“
seit 01.05.03	Erzeugergemeinschaft für Qualitätsrapanbau, Baden-Württemberg Mitglied des Vorstands
01.03.05 – 31.06.09	Institut für Pflanzenernährung, Universität Hohenheim
seit 01.03.05	Institut für Bodenkultur und Pflanzenbau e.V., Schackenthal Mitglied des Vorstands
01.07.09 – 30.04.12	Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung (IPK), Gatersleben, Molekulare Pflanzenernährung
2010 - 2012	Lehrbeauftragter an der Hochschule Anhalt, Bernburg im Modul „Innovationen in der Pflanzenproduktion“ im SSemester
01.03.11 – 30.03.12	Agri benchmark Cash Crop Team am Institut für Agrarökonomie, von Thünen Institut, Braunschweig, Koordinator, internationales Forschungsprojekt „Global Perspectives of Wheat Production“
seit 01.10.2013	Lehrbeauftragter an der Hochschule Weihenstephan-Triesdorf für die Module „Agrarökologie“, „Biotechnologie der Pflanze“ und „Ökolandbau“

## **Eidesstattliche Erklärung**

Ich erkläre an Eides statt, dass ich die Arbeit selbstständig und ohne fremde Hilfe verfasst, keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.



---

## Vielen Dank

... an alle, die mich bei der Entstehung der Arbeit unterstützt haben.

Prof. Dr. Nicolaus von Wirén danke ich für die Betreuung und die vielen spannenden Diskussionen und Prof. Dr. E. Peiter und Prof. W. Horst, dass Sie die Begutachtung übernommen haben.

In der Zeit an der Univ. Hohenheim und dem IPK Gatersleben möchte ich mich bei allen Kollegen und Freunden für die Unterstützung bedanken. Besonders aber bei Carolin Stahl Elke Dachtler, Dagmar Böhmer, Christa Callas und Peter Schreiber und Team für die technische Assistenz im Labor und Feld.

Vielen Dank gilt auch Dr. Hansgeorg Schönberger und der gesamten N.U. Agrar GmbH, die im entscheidenden Moment mich nicht nur zu Feldversuchen überzeugt haben, sondern auch die gesamte Logistik und Infrastruktur dafür bereitstellten. Besonders bedanken möchte ich mich bei Kerstin Fischer und ihrem Team in Böhnshausen für die Unterstützung bei den Feldversuchen und bei Irene Schellstede für das Korrekturlesen.

Herzlichst danke ich meiner Familie samt Unternehmen.