

Aus dem Institut für Pflanzenernährung und Bodenkunde  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

**Auswirkungen von zeitweiliger Überstauung zu  
unterschiedlichen Entwicklungsstadien von Weizen und  
Raps auf Ertragsparameter und  
Nährstoffzusammensetzung**

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades  
der Agrar- und Ernährungswissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorlegt von

M.Sc. Anna-Catharina Wollmer  
aus Kaltenkirchen

Kiel, 2017

---

Dekan: Prof. Dr. J. Krieter

1. Berichterstatter: Prof. Dr. K. H. Mühling

2. Berichterstatter: Prof. Dr. A. Herrmann

Tag der mündlichen Prüfung: 08.11.2017

Gedruckt mit Genehmigung der Agrar- und Ernährungswissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

## Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis.....	i
Abbildungsverzeichnis.....	iv
Tabellenverzeichnis.....	v
Abkürzungsverzeichnis.....	vi
1. Kapitel: Einleitung.....	1
1.1 Definition und Ursachen von Staunässe.....	2
1.2 Staunässe verändert die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Bodens .....	4
1.3 Reaktionen von Kulturpflanzen auf Staunässe.....	5
1.4 Auswirkungen von Staunässe auf die Ertragsbildung und den Ertrag.....	7
1.5 Möglichkeiten monetärer Absicherung von Landwirten gegenüber Wetterextremen	8
1.6 Die Bedeutung von Gefäßversuchen für Staunässe-Experimente.....	9
1.7 Zielsetzung.....	10
1.8 Referenzen.....	11
2. Kapitel: Transient waterlogging during stem elongation or flowering of winter wheat impairs nutrient status and results in yield depressions.....	15
2.1 Abstract.....	16
2.2 Introduction.....	17
2.3 Material and methods.....	18
2.3.1 Experimental setup.....	18
2.3.2 Treatments.....	19
2.3.3 Plant sampling and analysis.....	20
2.3.4 Statistical analysis.....	21
2.4 Results.....	21
2.4.1 Fresh weight.....	21
2.4.2 Yield and yield components.....	23
2.4.3 Tissue nutrient concentrations.....	26
2.5 Discussion.....	29
2.6 References.....	35
3. Kapitel: Waterlogging during stem elongation or flowering affects yield of oilseed rape ( <i>Brassica napus</i> L.) but not seed quality.....	39
3.1 Abstract.....	40
3.2 Introduction.....	41
3.3 Material and methods.....	42
3.3.1 Experimental setup.....	42
3.3.2 Treatments.....	42
3.3.3 Plant sampling and analysis.....	43
3.3.4 Statistical analysis.....	43

3.4	Results .....	44
3.4.1	Yield and yield components.....	46
3.4.2	Tissue nutrient concentrations.....	48
3.4.3	Seed quality .....	50
3.5	Discussion.....	51
3.6	Conclusions.....	56
3.7	References.....	57
4.	Kapitel: Grain storage protein concentration and composition of winter wheat ( <i>Triticum aestivum</i> L.) as affected by waterlogging events during stem elongation or flowering....	60
4.1	Abstract.....	61
4.2	Introduction .....	62
4.3	Material and methods.....	63
4.3.1	Experimental setup .....	63
4.3.2	Treatments.....	63
4.3.3	Plant sampling and analysis.....	64
4.3.4	Extraction and quantification of storage protein fractions.....	65
4.3.5	Sodium Dodecyl Sulfate Polyacrylamide Gel Electrophoresis (SDS-PAGE)....	65
4.3.6	Image Analysis.....	65
4.3.7	Statistical analysis.....	66
4.4	Results.....	66
4.4.1	N uptake and protein yield.....	66
4.4.2	Protein concentration and protein content .....	67
4.4.3	Protein composition.....	68
4.5	Discussion.....	75
4.6	Conclusions.....	77
4.7	References.....	77
5.	Kapitel: Auswirkungen von Staunässe auf den Mikronährstoffgehalt von Winterweizen und Winterraps .....	80
5.1	Zielsetzung.....	81
5.2	Material und Methoden.....	82
5.2.1	Pflanzenmaterial .....	82
5.2.2	Anzucht.....	82
5.2.3	Simulation der Überstauung.....	84
5.2.4	Pflanzenschutzmaßnahmen .....	84
5.2.5	Probennahme und Bestimmung von Frisch- und Trockenmasse.....	84
5.2.6	Analyse der Mikronährstoffe.....	85
5.2.7	Statistische Auswertung .....	85
5.3	Ergebnisse .....	85
5.3.1	Mikronährstoff-Gehalte nach früher Überstauung.....	85

5.3.2	Mikronährstoff-Gehalte in der Regenerationsphase nach der frühen Überstauung .....	86
5.3.3	Mikronährstoff-Gehalte nach später Überstauung .....	88
5.3.4	Mikronährstoff-Gehalte zur Ernte.....	88
5.3.5	Mikronährstoff-Gehalte in Rapspflanzen nach früher Überstauung.....	89
5.3.6	Mikronährstoff-Gehalte nach später Überstauung .....	90
5.3.7	Mikronährstoff-Gehalte zur Ernte.....	91
5.4	Referenzen .....	93
6.	Kapitel: Abschließende Diskussion.....	94
6.1	Hintergrund .....	95
6.2	Ertragsverluste durch zeitweilige Überstauung in Weizen und Raps .....	95
6.3	Einfluss des Entwicklungsstadiums auf Ertragsverluste nach Überstauung in Weizen und Raps.....	98
6.4	Einfluss von Nährstoffmängeln auf Ertragsverluste in Weizen und Raps.....	100
6.5	Einfluss von Nährstofftoxizitäten auf Ertragsverluste in Weizen und Raps .....	103
6.6	Auswirkungen von Staunässe auf die Weizen- und Rapsqualität .....	105
6.7	Monetäre Schäden des Landwirts durch Staunässe und der Nutzen einer Versicherung gegen Staunässe .....	108
6.8	Referenzen .....	111
7.	Zusammenfassung.....	117
8.	Summary.....	119
	Danksagung .....	121
	Anhang – Rohdaten .....	122

## Abbildungsverzeichnis

Fig. 1-1: Mittlere jährliche Niederschlagshöhe in Deutschland 1881 bis 2016.....	3
Fig. 1-2: Lineare Trends in der Niederschlagshöhe zwischen 1881 und 2016. ....	3
Fig. 1-3: Auftretende Nährstoffmangelsymptome während und nach Staunässeperioden in Weizen und Raps. ....	6
Fig. 1-4: Reaktionen von Weizen und Raps auf zeitweilige Staunässe.....	7
Fig. 2-1: (a) Early yellowing of basal leaves of JB Asano and (b) punctual necrosis on Kredo leaves. ....	21
Fig. 2-2: Fresh weight of (a) the whole plant, (b) the whole plant separated into shoot and spike, (c) the whole plant separated in straw, chaff and grains at (a) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 31, (b) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 51, (c) at harvest after maturity. ....	22
Fig. 2-3: Yield components and yield after harvest at maturity.....	24
Fig. 2-4: Correlations between yield and (a) + (b) the number of spikes per container, (c) + (d) the number of grains per spike and (e) + (f) the thousand kernel weight in the cultivars JB Asano ((a), (c), and (f)) and Kredo ((b), (d) and (f)). ....	25
Fig. 2-5: (a) Nitrogen, (b) K, (c) Mg and (d) P content of the whole plant. W0 = control, W1 = waterlogged at BBCH 31. ....	26
Fig. 2-6: (a) Nitrogen, (b) K, (c) Mg and (d) P content of the whole plant separated into shoots and spikes. ....	27
Fig. 2-7: (a) N, (b) K, (c) Mg and (d) P content of the whole plant separated in straw, chaff and grains at harvest after maturity.....	29
Fig. 2-8: Water content of (a) the whole plant, (b) the whole plant separated into shoot and spike at (a) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 31, (b) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 51.....	30
Fig. 3-1: (a) + (b) Anthocyanin coloration of older leaves of waterlogged rapeseed plants....	44
Fig. 3-2: Fresh weight of (a) and (b) the whole plant separated into shoot and flower, (c) the whole plant separated in straw, pod-walls and grains at (a) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 31, (b) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 55, (c) at harvest after maturity. ....	45
Fig. 3-3: (a) + (b) Wilted and folded main raceme of a late waterlogged rapeseed plant.....	46
Fig. 3-4: Yield components and yield after harvest at maturity.....	47
Fig. 3-5: (a)+(c)+(e) N and (b)+(d)+(f) S content of the whole plant separated in shoot and flower at the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 31 [(a)+(b)], at BBCH 55 [(c)+(d)] and after harvest [(e)+(f)]......	49
Fig. 3-6: Quality parameters after harvest at maturity. (a) Glucosinolates, (b) humidity of the grains, (c) oil content, (d) oleic acid content, (e) linolenic acid content and (f) protein content in the rapeseed meal were determined. ....	51
Fig. 3-7: Calcium content of the whole plant separated in shoot and flower at the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 55.....	53

Fig. 3-8: Growing secondary raceme in the leaf axil after late waterlogging.....	54
Fig. 4-1: (a) Plant N uptake, (b) protein yield, (c) protein concentration and (d) protein content per grain at harvest of the wheat cultivars JB Asano and Kredo.. ..	67
Fig. 4-2: Example of harvest grains after waterlogging treatments .....	68
Fig. 4-3: Example image of the separated wheat storage protein fractions gliadins and glutenins in SDS-gels. ....	70
Fig. 4-4: Sulfur content in the grains at harvest of the wheat cultivars JB Asano and Kredo. 76	
Fig. 5-1: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt der Winterweizensorten JB Asano und Kredo nach früher Überstauung zu BBCH 31.....	86
Fig. 5-2: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt im Spross und in der Ähre der Winterweizensorten JB Asano und Kredo nach später Überstauung zu BBCH 51. ....	87
Fig. 5-3: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt in Stroh, in der Spreu und in den Körnern der Winterweizenkultivare JB Asano und Kredo zur Ernte.....	89
Fig. 5-4: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt der Winterrapsorte Avatar in Spross und Blüte nach früher Überstauung zu BBCH 31.....	90
Fig. 5-5: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt des Winterrapskultivars Avatar in Spross und Blüte nach später Überstauung zu BBCH 51. ....	91
Fig. 5-6: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt des Winterrapskultivars Avatar in Stroh, Spreu und Körnern zur Ernte.....	92
Fig. 6-1: Auswirkungen von zeitweiliger Staunässe auf Wurzeln. ....	100

## Tabellenverzeichnis

Tab. 2-1: Fertilizer application of the containers in autumn and spring. ....	19
Tab. 2-2: Nutrient concentrations after early waterlogging in non-waterlogged (W0) and early waterlogged (W1) wheat plants.....	32
Tab. 4-1 Protein composition as affected by waterlogging treatments. ....	69
Tab. 4-2 (a) Percentages of the gliadin sub-fractions of the total gliadin fraction. (b) Pattern of the gliadin subunits, molecular weight and relative abundance of the individual bands in percent as affected by waterlogging treatments.....	71
Tab. 4-3: (a) Percentages of the glutenin sub-fractions of the total gliadin fraction. (b) Pattern of the glutenin subunits, molecular weight and relative abundance of the individual bands in percent as affected by waterlogging treatments.....	73
Tab. 5-1: Bodenparameter des Versuchsbodens.....	82
Tab. 5-2: Düngung der Container (a) Winterweizen, (b) Winterraps. ....	83
Tab. 5-3 Tagesmitteltemperaturen in den Monaten Oktober bis Juli im Versuchsjahr 2015/16 .....	84

**Abkürzungsverzeichnis**

N	Stickstoff
S	Schwefel
Mn	Mangan
Fe	Eisen
Cu	Kupfer
Zn	Zink
ROS	reaktive Sauerstoffspezies
K <sub>2</sub> O	Kaliumoxid
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	Phosphorpentoxid
Mrd	Milliarden
m <sup>2</sup>	Quadratmeter
et al	<i>et alii</i>
ATP	Adenosintriphosphat
NAD <sup>+</sup>	Nicotinamidadenosindinukleotid
NADH	reduzierte Form des NAD <sup>+</sup>
N <sub>2</sub>	Luftstickstoff
N <sub>2</sub> O	Lachgas
mmol	Millimol
μL	Mikroliter
L	Liter
mL	Milliliter
mm	Millimeter
Mn <sup>2+</sup>	pflanzenverfügbares Mangan
Fe <sup>3+</sup>	pflanzenverfügbares Eisen
HNO <sub>3</sub>	Salpetersäure
H <sub>2</sub> S	Schwefelwasserstoff
P	Phosphor
K	Kalium



Mg	Magnesium
Ca	Calcium
CO <sub>2</sub>	Kohlenstoffdioxid
BBCH	<b>B</b> iologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, <b>B</b> undessorteamt und <b>chemische</b> Industrie (Skala zur einheitlichen Codierung der phänologischen Entwicklungsstadien mono- und dikotyle Pflanzen)
m	Meter
Cu <sup>2+</sup>	pflanzenverfügbares Kupfer
Zn <sup>2+</sup>	pflanzenverfügbares Zink
cv.	Kultivar
w/w	Gewicht/Gewicht ( <i>weight per weight</i> )
mg	Milligramm
g	Gramm
cm <sup>3</sup>	Kubikzentimeter
kg	Kilogramm
WK <sub>max</sub>	maximale Wasserhaltekapazität
W	Watt
µg	Mikrogramm
min	Minute
° C	Grad Celsius
ha	Hektar
dt	Dezitonne
t	Tonne
TKG	Tausendkorngewicht
O <sub>2</sub>	Sauerstoff

# **1. Kapitel**

## **Einleitung**

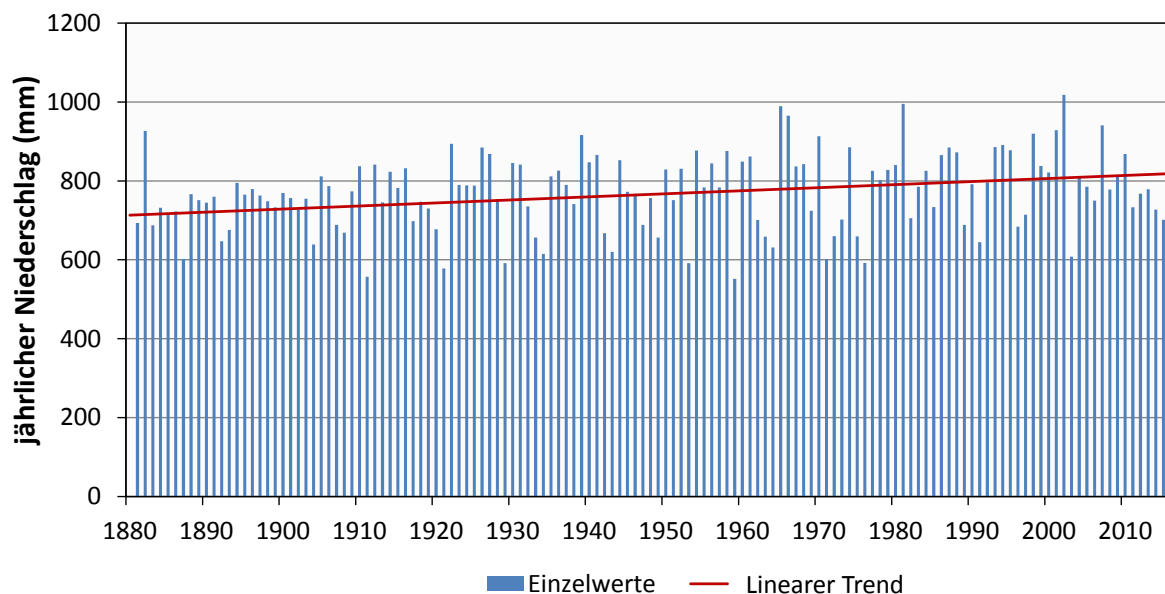
## 1.1 Definition und Ursachen von Staunässe

Staunasse Böden und Überflutung sind ein großes ökologisches und ökonomisches Problem und beeinträchtigen die Getreideproduktion weltweit. Obwohl die Begriffe Staunässe und Überflutung oftmals synonym verwendet werden, beschreiben sie zwei unterschiedliche Zustände auf die Pflanzen reagieren müssen. Wird eine Pflanze ganz oder teilweise überflutet, befinden sich der gesamte Wurzelkörper, sowie Teile des Sprosses oder der gesamte Spross unter der Wasseroberfläche. Staunässe beschreibt die Absättigung des Bodens, dabei sind die Bodenporen mit Wasser gesättigt und das Wurzelsystem der Pflanzen findet sich unter der Wasseroberfläche, der Spross aber wächst unter atmosphärischen Normalbedingungen (Striker, 2012). Mit Ausnahme von Reis, sind die meisten Kulturpflanzen, wie Raps und Baumwolle, aber auch Getreide, wie Weizen und Gerste oder Mais, nicht in der Lage diese Stressbedingungen zu überstehen und reagieren mit Wachstumsdepressionen (Xu et al., 2015; Wang et al., 2017; de San Celedonio et al., 2014; Ren et al., 2016).

Zeitweilige Überflutung von Böden tritt in vielen Regionen der Welt, wie z. B. Australien, Indien oder Süd- und Südostasien, regelmäßig auf (Setter und Waters, 2003). Für Überflutungen und staunasse Böden sind mehrere Faktoren ursächlich. Zum einen können Starkregenereignisse, wie sie z. B. in Indien und Pakistan in Form des Monsuns regelmäßig auftreten, zu überfluteten Böden führen, zum anderen staut sich das Wasser auf schlecht dränenden Böden, wie sie z. B. in Australien zu finden sind. Auf sogenannten Duplex-Böden, die aus einem sandigen Oberboden und einem schweren, lehmigen Unterboden bestehen, kann das Wasser nach Regenereignissen nicht versickern und staut sich auf dem lehmigen Unterboden (Setter und Waters, 2003). Neben den bereits genannten Punkten verstärkt oftmals eine flache Topographie die Überschwemmungsgefahr nach Regenereignissen, da das Wasser nicht ablaufen kann. Dies kann z. B. in Weizenanbauregionen entlang der Golfküste der Vereinigten Staaten von Amerika beobachtet werden (Collaku und Harrison, 2002). In Reisanbauregionen wie China, Pakistan oder Bangladesch tragen außerdem die besonderen Anbaubedingungen zur Staunässeproblematik bei. Hier werden Weizen und Raps in einem Rotationssystem mit Reis angebaut. Zur Optimierung der Wachstumsbedingungen für Reis werden die Böden in diesen Regionen verdichtet und überflutet, was wiederum den Weizen- und Rapsanbau stark beeinträchtigt (Zhou, 1994; Setter und Waters, 2003).

Zunehmend steigen auch in Europa und Nordamerika die Ertragsverluste durch staunasse Böden (Collaku und Harrison, 2002; Dickin und Wright, 2008; Dickin et al., 2009). Aufgrund von klimatischen Veränderungen nehmen Starkregenereignisse und ergiebiger Dauerregen zu. Laut Klimamodellen des Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) wird die Häufigkeit und Intensität dieser extremen Wetterereignisse in Zukunft durch den Klimawandel weiter steigen (IPCC, 2014). In Deutschland wird bereits ein signifikanter Anstieg der mittleren jährlichen Niederschlagshöhe um etwa 10 % seit 1881 beobachtet (Fig. 1-1; Umweltbundes-

amt, 2017). Insbesondere ab der Mitte der 60er Jahre traten vermehrt überdurchschnittlich regenreiche Jahre auf (Fig. 1-1; Umweltbundesamt, 2017).



**Fig. 1-1: Mittlere jährliche Niederschlagshöhe in Deutschland 1881 bis 2016.** Seit 1881 kann ein signifikanter Anstieg der mittleren jährlichen Niederschlagshöhe um 10 % beobachtet werden (verändert nach: Umweltbundesamt, 2017).

Dabei zeigen sich deutliche Unterschiede in der Niederschlagsverteilung in den Jahreszeiten (Fig. 1-2). Während im Winter eine signifikante Zunahme der Niederschläge um etwa 25 % zu verzeichnen ist, sind die Sommerniederschläge leicht zurückgegangen (Fig. 1-2; Umweltbundesamt, 2017). Auch im Frühjahr und Herbst sind Niederschlagszunahmen messbar (Fig. 1-2; Umweltbundesamt, 2017).

Frühling (März, April, Mai)	+19,1 mm
Sommer (Juni, Juli, August)	-3,3 mm
Herbst (September, Oktober, November)	+14,3 mm
Winter (Dezember, Januar, Februar)	+47,3 mm
Jahr	+76,3 mm

Quelle: Deutscher Wetterdienst (DWD), Mitteilung vom 24.04.2017

**Fig. 1-2: Lineare Trends in der Niederschlagshöhe zwischen 1881 und 2016.** Die statistische Signifikanz von mindestens 95% ist durch Einfärbung hervorgehoben (verändert nach: Umweltbundesamt, 2017).

Wie Prognosen zeigen, wird in Zukunft nicht nur die mittlere jährliche Niederschlagshöhe weiter steigen, sondern es werden vermehrt auch Starkniederschläge auftreten, die zu Überschwemmungen führen können (Umweltbundesamt, 2011). Laut Deutschem Wetterdienst (DWD) wird die Häufigkeit solcher Ereignisse ab 2040

deutlich zunehmen (Umweltbundesamt, 2011). Dabei ist auch eine jahreszeitliche Verteilung erkennbar, insbesondere im Winter, aber auch in den Sommermonaten Juni, Juli und August könnte die Anzahl extremer Niederschläge steigen (Umweltbundesamt, 2011). Bereits im Juni 2016 wurden die höchsten Niederschläge gemessen und mit 36,5 % wurde das Niederschlagssoll im Vergleich zur Klimareferenzperiode 1961-1990 deutlich übertroffen (Umweltbundesamt, 2017). Dies hat auch massive Auswirkungen auf die pflanzliche Produktion, denn die Staunässe- und Starkregenereignisse treten damit verstärkt in kritischen Phasen der Bestandesentwicklung, wie z. B. im Herbst nach dem Auflaufen der Saat, im Frühjahr zu Vegetationsbeginn oder im Frühsommer während der Blüte auf und können Wachstum, Entwicklung und Ertragsbildung stark beeinträchtigen.

## **1.2 Staunässe verändert die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Bodens**

Staut sich das Wasser im Boden, kommt es nach kurzer Zeit zu einer starken Abnahme der Sauerstoffkonzentration (Armstrong, 1979). Aufgrund der extrem verringerten Diffusionsgeschwindigkeit von Sauerstoff in Wasser, sinken die Sauerstoffgehalte des Bodens ab, während die Konzentrationen von Kohlenstoffdioxid und Ethylen steigen (Armstrong, 1979; Ponnampereuma, 1984). Die Rate, mit der der Sauerstoffgehalt des Bodens abnimmt, ist dabei von mehreren Faktoren abhängig (Trought und Drew, 1982). Zum einen bestimmt die Respirationsrate von Pflanzenwurzeln und Mikroorganismen, wie schnell der Sauerstoff verbraucht wird, zum anderen ist auch die Löslichkeit des Sauerstoffs im Wasser sowie die Sauerstoffdiffusionsrate durch den Boden von Bedeutung (Trought und Drew, 1982). Der noch vorhandene Sauerstoff kann dadurch innerhalb von Stunden oder weniger Tage verbraucht sein (Trought und Drew, 1982). Durch den entstandenen Sauerstoffmangel sinkt das Redoxpotential des Bodens und es treten signifikante Veränderungen in der Bodenchemie auf. So führen beispielsweise die veränderten Bodeneigenschaften zur Reduktion von Mangan- und Eisenoxiden und erhöhen damit deren Löslichkeit (Ponnampereuma, 1972). Weiterhin dienen die Mangan- und Eisenoxide Mikroorganismen als alternative Elektronenakzeptoren anstelle von Sauerstoff, was zu steigenden Konzentrationen an pflanzenverfügbaren  $Mn^{2+}$  und  $Fe^{3+}$  führt und in für Pflanzen toxischen Konzentrationen resultieren kann (Jackson und Drew, 1984). Neben Mangan- und Eisenoxiden können Mikroorganismen auch Nitrat oder Sulfat als Elektronenakzeptoren in ihrer Atmungskette nutzen (Ponnampereuma, 1972). Sogenannte Denitrifizierer, z. B. Bakterien der Gattung *Pseudomonas* oder *Azospirillum*, wandeln das im Boden vorhandene Nitrat in mehreren Schritten zu Luftstickstoff ( $N_2$ ) um. Oft jedoch verläuft die Umwandlung nur unvollständig und anstatt des  $N_2$ , wird das klimaschädliche  $N_2O$  (Lachgas) freigesetzt. Genau wie Nitrat, kann auch Sulfat von anaeroben Bakterien, die zur Gattung *Desulfovibrio* gehören, unter Sauerstoffabschluss in  $H_2S$  (Schwefelwasserstoff) umgewandelt werden, was in gasförmigen Schwefelverlusten resultiert. Denitrifikation und Desulfurikation stellen damit Verluste an pflanzenverfügbaren

Stickstoff- und Schwefelressourcen dar und können damit zu Nährstoffmängeln beitragen.

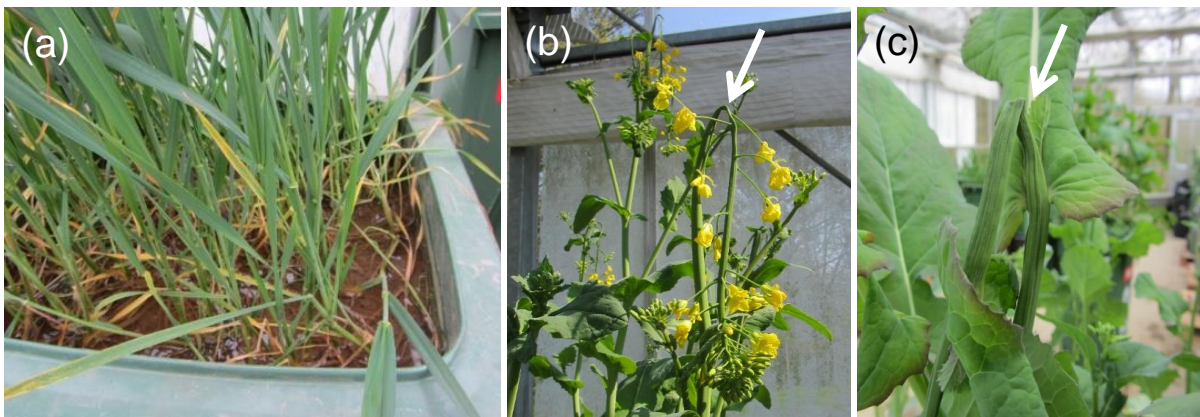
### 1.3 Reaktionen von Kulturpflanzen auf Staunässe

Staunässe ist ein bedeutender abiotischer Stressfaktor für Pflanzen. Wird ein Boden überflutet, ist der Gasaustausch zwischen den Pflanzenwurzeln und der Atmosphäre aufgrund des fehlenden Sauerstoffs stark beeinträchtigt (Setter und Waters, 2003; Striker, 2012). Damit ist der zentrale Stressfaktor für die Pflanze nicht das Wasser, sondern die mit der Staunässe verbundene Hypoxie (Sauerstoffmangel) und darauf folgende Anoxie (völlige Abwesenheit von Sauerstoff) im Wurzelraum (Ponnamperuma, 1984).

Staunässe-tolerante Pflanzen, wie z. B. Reis, haben verschiedene morphologische und anatomische Anpassungen entwickelt, um die sauerstoffarme Wurzelumgebung zu tolerieren (Bailey-Serres und Voeselek, 2008). Zur Vermeidung von Sauerstoffmangel im Gewebe ist Reis in der Lage Durchlüftungsgewebe, sogenannte Aerenchyme, in Internodien, Blättern und Wurzeln zu bilden (Colmer und Pedersen, 2008; Kawai et al., 1998). Aerenchyme sind luftgefüllt, haben über den Spross Zugang zur Atmosphäre und können damit sauerstoffreiche Luft in die überfluteten Wurzeln transportieren. Im Reis werden Aerenchyme konstitutiv gebildet. Auch Staunässe-sensitive Pflanzen, wie Weizen, Gerste und Mais, können Aerenchyme ausbilden (Trought and Drew, 1980; Benjamin und Greenway, 1979; Drew et al., 2000). Die Aerenchyembildung findet hier in den Adventivwurzeln statt, deren Ausbildung durch Staunässe stark gefördert wird, da das Wachstum der seminalen Wurzeln durch die sauerstoffarme Umgebung gehemmt ist (Malik et al., 2002; Malik et al., 2003).

Kann ein zellinterner Sauerstoffmangel nicht vermieden werden, weil Anpassungsreaktionen zu langsam erfolgen, kommt es in den heterotrophen Wurzeln zur Hemmung der mitochondrialen Atmung, da Sauerstoff als finaler Elektronenakzeptor nicht mehr ausreichend für die Atmungskette zur Verfügung steht (Bailey-Serres und Voeselek, 2008). Reduktionsäquivalente in Form von NADH, die aus Glykolyse und Citratzyklus stammen, reichern sich an und die Produktion von ATP ist stark reduziert. Um wichtige Stoffwechselprozesse, wie die Glykolyse, aufrechtzuerhalten, wird das NAD<sup>+</sup> über Milchsäure- und ethanolische Gärung regeneriert. Weil bei der Gärung kein ATP produziert wird, ist die Energiegewinnung für die Pflanze über diesen Stoffwechselweg gering. Es werden nur 2 Moleküle ATP pro Molekül Glucose gebildet, während bei der aeroben Atmung pro Molekül Glucose bis zu 36 Moleküle ATP entstehen (Parent et al., 2008). Damit kommt es zu einem drastischen ATP-Mangel in der Pflanze, der die zellulären Stoffwechselvorgänge einschränkt (Colmer und Greenway, 2011). Die Aufnahme von Nährstoffen und Wasser ist gehemmt, da der Ionentransport über die Plasmamembran durch H<sup>+</sup>-ATPasen vermittelt wird, denen ohne ATP kein Substrat zur Verfügung steht (Armstrong und Drew, 2002; Elzenga und von Veen, 2010). Weiterhin ist auch der

Transport von Wasser und Nährstoffen von den Wurzeln in den Spross reduziert, da das fehlende ATP die Xylembeladung inhibiert (Gibbs und Greenway, 2003). In der Folge kommt es zu Nährstoffmängeln in der Pflanze (Steffens et al., 2005; Kapitel 2; Kapitel 3). Insbesondere die Konzentrationen von N, P, K, Mg und Ca nehmen nach zeitweiligen Staunässeperioden soweit ab, dass Mangelsymptome, wie z. B. Vergilbungen und Chlorosen der Blätter durch N- und Mg- Mangel, entstehen (Fig. 1-3a; Zheng et al., 2009; Kapitel 2; Kapitel 3). Durch Staunässe auftretender Ca-Mangel führt im Raps zu einem Abknicken des Hauptblütenstands, vermutlich aufgrund einer beeinträchtigten Stabilität der Zellwände (Fig. 1-3b, c; Zorn et al., 2016).



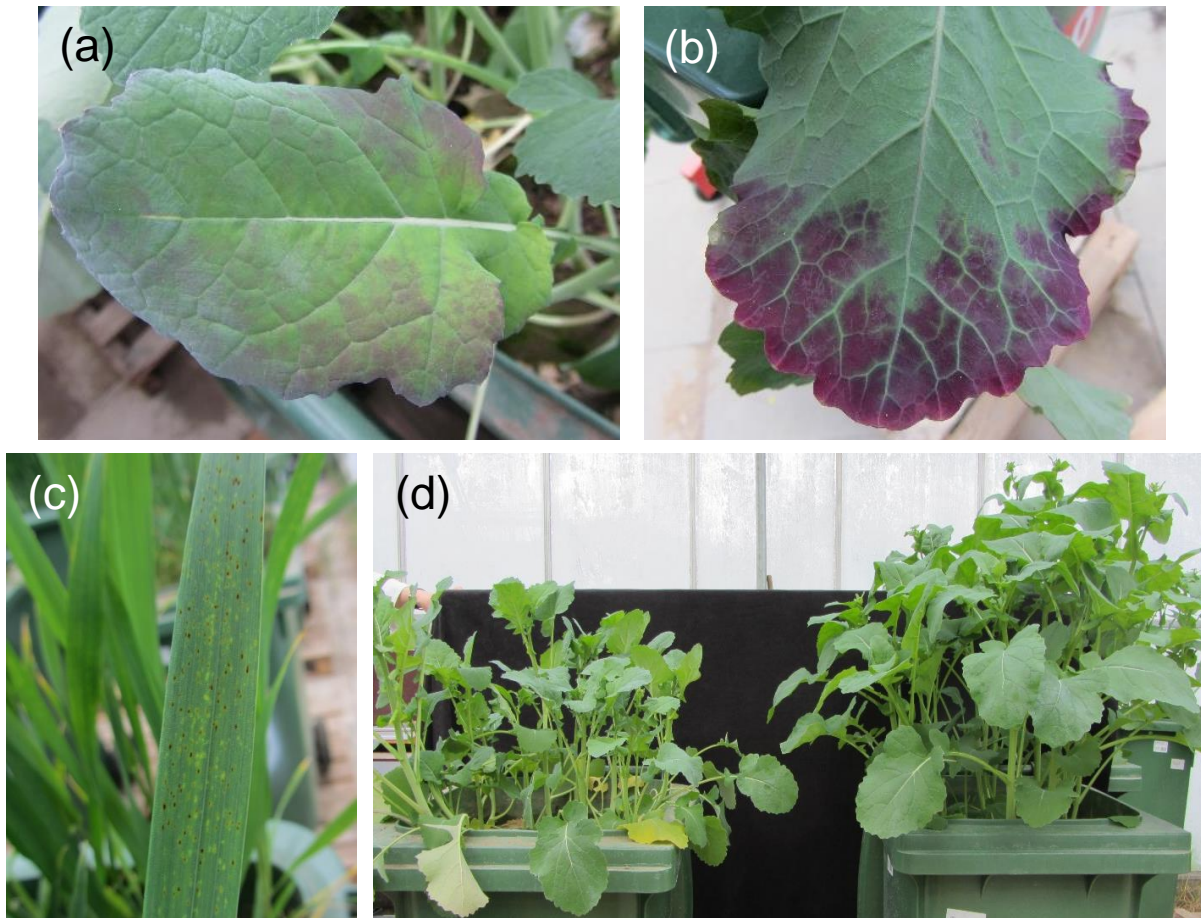
**Fig. 1-3: Auftretende Nährstoffmangelsymptome während und nach Staunässeperioden in Weizen und Raps.** (a) Durch N- und Mg- Mangel induzierte Vergilbungen an Weizenblättern. (b) und (c) Raps mit abgeknicktem Hauptblütenstand infolge von Ca-Mangel, der durch Staunässe induziert wurde. Der Pfeil deutet auf die Abknickstelle.

Neben der Hemmung von Nährstoffaufnahme und -transport, ist auch die Photosynthese als zentraler Stoffwechselweg für die Pflanze durch den staunässe-induzierten Sauerstoffmangel beeinträchtigt (Tan et al., 2008; Zheng et al., 2009; Shao et al., 2013). Ursachen dafür sind z. B. ein verstärkter Stomata-Schluss, der zu einem CO<sub>2</sub>-Mangel in den photosynthetisch aktiven Zellen führt, sowie eine verringerte Transpiration (Zheng et al., 2009). Hypoxische Bedingungen können außerdem im Abbau von Chlorophyll resultieren, was wiederum die Bildung von Chlorosen sowie die Vergilbung älterer Blätter fördert und die Blattseneszenz beschleunigt (Fig. 1-3a; Zheng et al., 2009; Li et al., 2011; Araki et al., 2012). Zusätzlich steigt die Produktion von reaktiven Sauerstoff-Spezies (ROS), die Zellmembranen und photosynthetisches Gewebe schädigen und dadurch Nekrosen verursachen (Fig. 1-4c; Bailey-Serres und Chang, 2005). Einige Kulturpflanzen, wie z.B. Raps, reagieren mit einer Akkumulation von Anthocyanen auf zeitweilige Staunässe (Fig. 1-4a, b; Kapitel 3; Gutierrez-Boem et al., 1996). Die genauen Mechanismen für die Anthocyan-Akkumulation sind bisher noch nicht geklärt; vermutlich dienen die Anthocyane als Lichtschutz und erleichtern damit den Nährstoffabbau in den alternden Blättern (Koeslin-Findeklee et al., 2015).

Resultierend aus den Beeinträchtigungen des gesamten Stoffwechsels sind bei zeitweiliger Staunässe Spross- und Wurzelwachstum gehemmt, was zu reduzierten



Frisch- und Trockenmassen führt (Fig. 1-4d; Kapitel 2; Kapitel 3; Huang et al., 1994; Malik et al., 2002).



**Fig. 1-4: Reaktionen von Weizen und Raps auf zeitweilige Staunässe.** (a) + (b) Raps reagiert auf Staunässe mit der Akkumulation von Anthocyanen. (c) Im Weizen führt die durch Staunässe verursachte ROS-Akkumulation zur Bildung von punktförmigen Nekrosen. (d) Zeitweilige Staunässe hemmt das Sprosswachstum im Raps.

#### 1.4 Auswirkungen von Staunässe auf die Ertragsbildung und den Ertrag

Inwieweit sich temporäre Staunässe auf die Ertragsbildung in Getreide und Raps auswirkt, ist von mehreren Faktoren abhängig. Neben der Anfälligkeit der Art oder Varietät an sich (Setter et al., 1999; Pang et al., 2007), beeinflussen Dauer und Häufigkeit des Staunässeereignisses während einer Vegetationsperiode die Ertragsbildung. In verschiedenen Studien mit Weizen, Gerste und Mais konnte gezeigt werden, dass mit zunehmender Dauer der Staunässeperiode Wachstumshemmungen von Spross und Wurzel zunehmen, Photosyntheseraten sinken und eine verfrühte Blattseneszenz einsetzt, was zu Ertragsreduktionen führt (Malik et al., 2002, de San Celedonio et al., 2014, Ren et al., 2016). Von entscheidender Bedeutung ist auch das Entwicklungsstadium, in dem die Pflanzen überstaut werden, denn hierdurch wird bestimmt, welche Ertragskomponenten besonders geschädigt werden (Kapitel 2 und 3). Staunässeperioden in vegetativen Entwicklungsstadien



reduzieren die Anzahl der Bestockungstriebe in Weizen, hauptsächlich durch Staunässe-induzierten N-Mangel, was wiederum die Anzahl der ährentragenden Halme pro Quadratmeter verringert (Watson et al., 1976; Cannell et al., 1984; Robertson et al., 2009). Staunässeperioden in generativen Entwicklungsstadien beeinträchtigen die Blütenbildung und -fertilität und damit die Anzahl der Körner je Ähre (de San Celedonio et al., 2014; Marti et al., 2015). Außerdem können Staunässeperioden zu generativen Entwicklungsstadien durch eine verfrühte Blattsenesenz die Kornfüllungsphase verkürzen und durch unzureichende Remobilisierung von Kohlenhydratreserven die Kornfüllungsrate reduzieren (Hossain et al., 2011; Araki et al., 2012; Li et al., 2013). Ertragsverluste sind die Folge (Araki et al., 2012; de San Celedonio et al., 2014; Marti et al., 2015).

### **1.5 Möglichkeiten monetärer Absicherung von Landwirten gegenüber Wetterextremen**

In Deutschland verursachten Wetterextreme in der Landwirtschaft zwischen 1990 bis 2006 etwa 8 Mrd € Ernteschäden (Langner, 2009). Davon entfielen etwa 1,26 Mrd € auf Ernteschäden, die durch Sturm, Starkregen und Überschwemmung verursacht wurden (Langner, 2009). Sturm, Starkregen und Überschwemmung waren damit die dritthäufigste Ursache für Ernteauffälle nach Dürre und Hagel (Langner, 2009). Da diese Wetterextreme nicht langfristig vorhersehbar sind und ihr Auftreten sowie die Intensität großen Schwankungen unterliegt, können Wetterextreme für den Einzelbetrieb, z. B. durch den Totalverlust der Ernte, existenzbedrohend sein. Jedoch sind die agronomischen Anpassungsstrategien der Betriebe begrenzt. Eine wirksame Maßnahme, dem Risiko von Ernteverlusten durch Wetterextreme entgegenzuwirken, ist der Abschluss einer Ernteversicherung. Bei der Ernte-Ertragsversicherung erhält der Landwirt nach einem durch ein Wetterextrem bedingten Schaden, einen finanziellen Ausgleich des festgestellten Ertragsverlustes (Langner, 2009). Verschiedene Versicherungen, wie z.B. die Vereinigte Hagel VVaG, die Münchener und Magdeburger Agrarversicherung AG sowie die Versicherungskammer Bayern, bieten sogenannte Mehrgefahrenversicherungen an, die Schäden, die durch Hagel, Sturm, Frost, Starkregen oder Auswinterung verursacht wurden, umfassen.

Obwohl eine Mehrgefahrenversicherung auch durch Starkregen verursachte Verschlammungen und sichtbare Wasseransammlungen, also Staunässe, auf der Anbaufläche einschließt, bietet sie dem Landwirt dennoch keinen ausreichenden Schutz. Zwei Gründe sind dafür maßgeblich: zum einen haftet die Mehrgefahrenversicherung nur von der Aussaat bis zum Ende der Bestockung (BBCH 29) (Vereinigte Hagel, 2015). Laut DWD, 2017 wird jedoch die Häufigkeit von Starkregen- und damit verbundenen Staunässeereignissen besonders in den Sommermonaten zunehmen (Umweltbundesamt, 2011). Damit werden die Pflanzen in späteren Entwicklungsstadien geschädigt, die nicht versichert werden können. Zum anderen treten Überschwemmungs- und Staunässeereignisse zunehmend im Herbst, Winter und Frühjahr auf, aufgrund des Anstiegs von anhaltenden, ergiebigen

Niederschlägen (Umweltbundesamt, 2011). Diese Wetterereignisse sind jedoch nicht versicherbar, obwohl auch sie zu Totalverlusten führen können. Es stellt sich daher die Frage, warum nicht auch anhaltende Staunässe durch eine Mehrgefahrenversicherung versicherbar ist. Der Grund ist eindeutig, bisher sind der Umfang und die Höhe der Schäden durch Staunässe weder für den Landwirt noch für die Versicherungen kalkulierbar. Bisher veröffentlichte Studien zu Ertragsverlusten durch Staunässe stammen aus dem Ausland, vor allem aus Australien, Argentinien und China. Da Klima und verwendete Sorten jedoch nicht mit den hier vorherrschenden Bedingungen vergleichbar sind, ist es nicht möglich, die Ergebnisse als Bemessungsgrundlage heranzuziehen. Zudem werden in diesen Studien die Pflanzen in kleinen Gefäßen angebaut, sodass die erzielten Ergebnisse nicht auf Feldbedingungen projiziert werden können.

## 1.6 Die Bedeutung von Gefäßversuchen für Staunässe-Experimente

Zur Untersuchung der Auswirkungen von Staunässe auf Kulturpflanzen wurden bisher in den meisten der durchgeführten Studien Gefäßversuche verwendet (Stieger und Feller, 1994; Malik et al., 2002; Setter et al., 2009; Li et al., 2011). Tatsächlich sind Gefäßversuche eine adäquate Methode verlässliche Ergebnisse zu erhalten, denn sie sind kontrollierbarer, leicht zu wiederholen und die Ergebnisse sind reproduzierbarer als in Feldexperimenten. Oftmals können jedoch die in den Gefäßversuchen erzielten Ergebnisse nicht auf das Feld übertragen werden, was ihren Nutzen für die praktische Landwirtschaft erschwert (Passioura et al., 2006). Die größten Probleme der Gefäßversuche liegen in der Größe der verwendeten Gefäße. Meist werden kleine Gefäße mit einem Volumen von 2 L bis 17 L verwendet (Setter et al., 2009; Malik et al., 2002; Robertson et al., 2009). Diese bieten jedoch nur limitierten Raum für die Pflanzenwurzeln (Poorter et al., 2012), was zu einem eingeschränkten Wurzelwachstum führt, das sich negativ auf Transpiration und Photosynthese auswirkt (Ronchi et al. 2006; Wu et al., 2011; Poorter et al., 2012). Weitere Faktoren, die den Ergebnistransfer auf das Feld erschweren sind, höhere Bodentemperaturen, eine veränderte Nährstoffverfügbarkeit sowie eine verminderte Wasserhaltekapazität (Poorter et al., 2012).

Da die in dieser Arbeit erzielten Ergebnisse als Grundlage für die praktische Landwirtschaft dienen sollen, ist es von zentraler Bedeutung die Durchführung so praxisnah wie möglich zu gestalten. Weil aber die Aufstauung eines ganzen Feldes zur Simulation von Staunässe nicht möglich ist, wurden Weizen und Raps in Großcontainern angezogen. Diese Großcontainer (Höhe: 0,9 m, Fläche: 0,16 m<sup>2</sup>, Volumen: 120 L) bieten mehrere Vorteile: zum einen können die Pflanzen in feldähnlichen Saatstärken ausgebracht werden, zum anderen können sich durch das große Bodenvolumen und die Bodentiefe die Wurzeln nahezu ohne Einschränkungen entwickeln (Wu et al., 2011). Weiterhin können die Pflanzen gezielt zu den gewünschten Entwicklungsstadien überstaut werden, und das Wasser kann nach einer definierten Zeitspanne über installierte Auslassventile wieder aus den Containern abgelassen werden. In einer Studie von Hohmann et al. (2016) zeigte

sich zudem, dass Ergebnisse, die in Großcontainer-Versuchen erzielt werden, vergleichbar sind mit Ergebnissen, die in Feldversuchen erlangt werden. Damit bieten Großcontainer eine adäquate Lösung zur Durchführung von Versuchen, die praxisnah gestaltet werden sollen, deren Durchführung im Feld aber nicht möglich ist.

## 1.7 Zielsetzung

Staunässe stellt einen abiotischen Stressfaktor für Kulturpflanzen dar, der durch das sich wandelnde Klima zunehmend auch in den gemäßigten Breiten ökologisch und ökonomisch an Bedeutung gewinnt. Für Deutschland wird im Zuge des Klimawandels ein Anstieg der mittleren jährlichen Niederschlagshöhe, sowie eine Zunahme von Starkregenereignissen erwartet, die zu anhaltenden Staunässeperioden führen können. Im Pflanzenbau führt die Zunahme von Extremwetterlagen, insbesondere von Stark- und Dauerregen, zu einem erhöhten Ertragsrisiko für die Landwirte, das durch Ernteversicherungen nicht abzusichern ist, da keine Versicherungen gegen Staunässe existieren. Bisher sind die Ertragsverluste durch solche Ereignisse für die Landwirte nicht kalkulierbar, da keine ausreichende Datengrundlage zu Ertragsverlusten durch Staunässe unter den hiesigen klimatischen Bedingungen und Sorten vorhanden ist. Andere zu diesem Thema durchgeführte Studien verwenden zudem kleine Gefäße zur Pflanzenanzucht, wodurch ein Transfer in die Praxis schwierig, wenn nicht unmöglich, ist. Ziel dieser Arbeit ist es daher, einen Beitrag dazu zu leisten, die Auswirkungen von Staunässe auf die Kulturpflanzen Winterweizen und Winterraps unter feldähnlichen Bedingungen zu untersuchen. Dabei wurden folgende Fragestellungen verfolgt:

- Führt anhaltende Staunässe zu einem Ertragsrückgang in Winterweizen und Winterraps?
- Unterscheiden sich Winterweizen und Winterraps in ihrer Anfälligkeit gegenüber Staunässe?
- Ist der Ertragsrückgang abhängig vom Entwicklungsstadium, in dem die Pflanzen überstaut wurden?
- Können Ertragsverluste durch auftretende Nährstoffmängel oder -toxizitäten in Winterweizen und Winterraps erklärt werden?
- Beeinflusst anhaltende Staunässe die Qualität von Winterweizen und Winterraps?

Zur Beantwortung der Versuchsfragen wurden zwei Winterweizensorten und ein Winterrapskultivar in Großcontainern unter kontrollierten Bedingungen angezogen und in zwei verschiedenen Entwicklungsstadien für zwei Wochen überstaut.

## 1.8 Referenzen

- Araki, H., A. Hamada, M.A. Hossain und T. Takahashi, 2012.** Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crop Res* 137, 27–36.
- Armstrong, W. und M.C. Drew, 2002.** Root growth and metabolism under oxygen deficiency. In: Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi (eds) *Plant roots: The hidden half* (3<sup>rd</sup> Edition). Marcel Dekker, New York and Basel, 729-761.
- Armstrong, W., 1979.** Aeration in higher plants. *Adv Bot Res* 7, 225-332.
- Bailey-Serres, J. und L. A. C. J. Voesenek, 2008.** Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annu Re Plant Biol* 59, 313-339.
- Bailey-Serres, J. und R. Chang, 2005.** Sensing and signalling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms. *Ann Bot* 96, 507-518.
- Benjamin, L. R. und H. Greenway, 1979.** Effect of a range of O<sub>2</sub> concentrations on porosity of barley roots and on their sugar and protein concentrations. *Ann Bot* 43, 383-391.
- Cannell, R. Q., R. K. Belford, K. Gales, R. J. Thomson und C. P. Webster, 1984.** Effects of waterlogging and drought on winter wheat and winter barley grown on a clay and a sandy loam soil. *Plant Soil* 80, 53-66.
- Collaku, A. und S. A. Harrison, 2002.** Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Sci* 42, 444-450.
- Colmer, T. D. und H. Greenway, 2011.** Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O<sub>2</sub> deficiency. *J Exp Bot* 62, 39-57.
- Colmer, T. D. und O. Pedersen, 2008.** Oxygen dynamics in submerged rice (*Oryza sativa*). *New Phytol* 178, 326-334.
- de San Celedonio, R. P., G. L. Abeledo und D. J. Miralles, 2014.** Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant Soil* 378, 265-277.
- Dickin E. und D. Wright, 2008.** The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Eur J of Agron* 28, 234–244.
- Dickin, E., S. Bennett und D. Wright, 2009.** Growth and yield responses of UK wheat cultivars to winter waterlogging. *J Agric Sci* 147, 127-140.
- Drew, M. C., C. J. He und P. W. Morgan, 2000.** Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends Plant Sci* 5, 123-127.
- Elzenga, J.T.M. und H. van Veen, 2010.** Waterlogging and plant nutrient uptake. In: S. Mancuso and S. Shabala (eds) *Waterlogging signalling and tolerance in plants*. Springer, Berlin and Heidelberg, 23-35.
- Gibbs, J. und H. Greenway, 2003.** Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Funct Plant Biol* 30, 1-47.
- Gutierrez-Boem, F. H., R. S. Lavado und C. A. Porcelli, 1996.** Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rapeseed. *Field Crop Res* 47, 175-179.
- Hohmann, M., A. Stahl, J. Rudloff, B. Wittkop und R. J. Snowdon, 2016.** Not a load of rubbish: simulated field trials in large-scale containers. *Plant Cell Environ* 39, 2064–2073.
- Hossain, M. A., H. Araki und T. Takahashi, 2011.** Poor grain filling induced by waterlogging is similar to that in abnormal early ripening in wheat in Western Japan. *Field Crop Res* 123, 100-108.

- Huang, B., J. W. Johnson, S. Nesmith und D. C. Bridges, 1994.** Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *J Exp Bot* 45, 193-202.
- IPCC, 2014: Climate Change 2014.** Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jackson, M. B. und M. C. Drew, 1984.** Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Kozlowski TT (ed) *Flooding and plant growth*. Academic Press, New York, 47-128.
- Kawai, M., P. K. Samarajeewa, R. A. Barrero, M. Nishiguchi und H. Uchimiya, 1998.** Cellular dissection of the degradation of cortical cell death during aerenchyma formation of rice roots. *Planta* 204, 277-287.
- Koeslin-Findeklee, F., V. S. Rizi, M. A. Becker, S. Parra-Londono, M. Arif, S. Balazadeh, B. Mueller-Roeber, R. Kunze und W. J. Horst, 2015.** Transcriptomic analysis of nitrogen starvation- and cultivar-specific leaf senescence in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Plant Sci* 233, 174-185.
- Langner, R. 2009.** Wie entwickeln sich Extremwetterlagen und welche Perspektive ergeben sich daraus für die Zukunft der Mehrgefahrenversicherung? Vortrag beim Dachverband Agrarforschung, 2009. Verfügbar unter: [www.agrarforschung.de/fileadmin/download/11\\_Langner\\_DAF\\_2009.pdf](http://www.agrarforschung.de/fileadmin/download/11_Langner_DAF_2009.pdf). (Stand: 30.7.2017)
- Li, C., D. Jiang, B. Wollenweber, Y. Li, T. Dai und W. Cao, 2011.** Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Sci* 180, 672–678.
- Li, H., J. Cai, F. Liu, T. Dai und W. Cao, 2013.** Carbohydrates accumulation and remobilization in wheat plants as influenced by combined waterlogging and shading stress during grain filling. *J Agro Crop Sci* 199, 38-48.
- Malik, A. I., T. D. Colmer, H. Lambers und M. Schortemeyer, 2003.** Aerenchyma formation and radial O<sub>2</sub> loss along adventitious roots of wheat with only the apical root portion exposed to O<sub>2</sub> deficiency. *Plant Cell Environ* 26, 1713-1722.
- Malik, A. I., T. D. Colmer, H. Lambers, T. L. Setter und M. Schortemeyer, 2002.** Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytol* 153, 225–236.
- Marti, J., R. Savin und G.A. Slafer, 2015.** Wheat Yield as Affected by Length of Exposure to Waterlogging During Stem Elongation. *J Agro Crop Sci* 201, 473-486.
- Pang, J., T. Cuin, L. Shabala, M. Zhou, N. Mendham und S. Shabala, 2007.** Effect of secondary metabolites associated with anaerobic soil conditions on ion fluxes and electrophysiology in barley roots. *Plant Physiol* 145, 266-276.
- Parent C., N. Capelli, A. Berger, M. Crèvecoeur und D. F. Dat, 2008.** An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2, 20-27.
- Passioura, J.B., 2006.** Viewpoint: The perils of pot experiments. *Funct Plant Biol* 33, 1075.
- Ponnamperuma, F. N., 1972.** The chemistry of submerged soil. *Adv Agron* 24, 29-96.
- Ponnamperuma, F.N., 1984.** Effects of flooding on soils: In: Kozlowski TT (ed) *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando, 9-45.
- Poorter, H., J. Bühler, D. van Dusschoten, J. Climent und J. A. Postma, 2012.** Pot size matters: A meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Funct Plant Biol* 39, 839-850.

- Ren, B. J. Zhang, S. Dong, P. Liu und B. Zhao, 2016.** Effects of duration of waterlogging at different growth stages on grain growth of summer maize (*Zea mays* L.) under field conditions. *J Agr Crop Sci* 202, 564-575.
- Robertson, D., H. Zhang, J. A. Palta, T. Colmer und N. C. Turner, 2009.** Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. *Crop Pasture Sci* 60, 578-586.
- Ronchi, C. P., F. M. DaMatta, K. D. Batista, G. A. B. K. Moraes, M. E. Loureiro und C. Ducatti, 2006.** Growth and photosynthetic down-regulation in *Coffea arabica* in response to restricted root volume. *Funct Plant Biol* 33, 1013.
- Setter, T. L. und I. Waters, 2003.** Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant Soil* 253, 1–34.
- Setter, T. L., I. Waters, S. K. Sharma, K. N. Singh, N. Kulshreshtha, N. P. S. Yaduvanshi, P. C. Ram, B. N. Singh, J. Rane, G. McDonald, H. Khabaz-Saberi, T. B. Biddulph, R. Wilson, I. Barclay, R. McLean und M. Cakir, 2009.** Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India: the importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. *Ann Bot* 103, 221–235.
- Setter, T. L., P. Burgess, I. Waters und J. Kuo, 1999.** Genetic diversity of barley and wheat for waterlogging tolerance in Western Australia. In: Proceedings of the 9<sup>th</sup> Australian Barley Technical Symposium, 1999.
- Shao, G. C., J. J. Lan, S. E. Yu, N. Liu, R. Q. Guo und D. L. She, 2013.** Photosynthesis and growth of winter wheat in response to waterlogging at different growth stages. *Photosynthetica* 51, 429-437.
- Steffens, D., B. W. Hütsch, T. Eschholz, T. Lošák und S. Schubert, 2005.** Water logging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity. *Plant Soil Environ* 51, 545–552.
- Stieger, P.A. und U. Feller, 1994.** Nutrient accumulation and translocation in maturing wheat plants grown on waterlogged soil. *Plant Soil* 160, 87–95.
- Striker, G. G., 2012.** Flooding Stress on Plants: Anatomical, Morphological and Physiological Responses. In: Mworia JK (ed) *Botany*. InTech, 3-28.
- Tan, W, J. Liu, T. Dai, Q. Jing, W. Cao und D. Jiang, 2008.** Alterations in photosynthesis and antioxidant enzyme activity in winter wheat subjected to post-anthesis waterlogging. *Photosynthetica* 46, 21-27.
- Trought, M. C. T. und M. C. Drew, 1980.** The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) 1. Shoot and root growth in relation to the changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution. *Plant Soil* 54, 77-94.
- Trought, M. C. T. und M. C. Drew, 1982.** Effects of waterlogging on young wheat plants (*Triticum aestivum* L.) and on soil solutes at different soil temperatures. *Plant Soil* 69, 311-326.
- Umweltbundesamt, 2011.** Gefahren durch extreme Niederschläge werden ab 2040 deutlich zunehmen. Verfügbar unter: [http://www.umweltbundesamt.de/sites/default/files/medien/press/pd11-009\\_gefahren\\_durch\\_extreme\\_niederschlaege\\_werden\\_ab\\_2040\\_deutlich\\_zunehmen.pdf](http://www.umweltbundesamt.de/sites/default/files/medien/press/pd11-009_gefahren_durch_extreme_niederschlaege_werden_ab_2040_deutlich_zunehmen.pdf) (Stand: 10.05.2017).
- Umweltbundesamt, 2017.** Trends der Niederschlagshöhe. Verfügbar unter: <http://www.umweltbundesamt.de/daten/klimawandel/trends-der-niederschlagshoehe>, (Stand: 10.05.2017).
- Vereinigte Hagel, 2015.** Kundeninformation, 53-54.

- Wang, X., Z. Deng, W. Zhang, Z. Meng, X. Chang und M. Lv, 2017.** Effect of waterlogging duration at different growth stages on the growth, yield and quality of cotton. PLOS one 12, e0169029. doi:10.1371/journal.pone.0169029.
- Watson, E. R., P. Lapins und R. J. W. Barron, 1976.** Effect of waterlogging on the growth, grain and straw yield of wheat, barley and oats. Aust J Exp Agric Anim Husb 16, 114-122.
- Wu, Y., M. Huang und D. N. Warrington, 2011.** Growth and transpiration of maize and winter wheat in response to water deficits in pots and plots. Environ Exp Bot 71, 65–71.
- Xu, M., H. Ma, L. Zeng, Y. Cheng, G. Lu, J. Xu, X. Zhang und X. Zou, 2015.** The effect of waterlogging on yield and seed quality at the early flowering stage in *Brassica napus* L. Field Crop Res 180, 238-245.
- Zheng, C., D. Jiang, F. Liu, T. Dai, Q. Jing und W. Cao, 2009.** Effects of salt and waterlogging stresses and their combination on leaf photosynthesis, chloroplast ATP synthesis, and antioxidant capacity in wheat. Plant Sci 176, 575-582.
- Zhou, W. J., 1994.** Oilseed rape cultivation: In: Ding YS (ed) Cultivation of crops. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai, 357-380.
- Zorn, W., G. Marks, H. Heß, und W. Bergmann, 2016.** Handbuch zur visuellen Diagnose von Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Springer Fachmedien Wiesbaden. doi: 10.1007/978-3-662-49145\_1.

## **2. Kapitel**

### **Transient waterlogging during stem elongation or flowering of winter wheat impairs nutrient status and results in yield depressions**

Anna-Catharina Wollmer, Britta Pitann und Karl Hermann Mühling

(to be submitted)



## 2.1 Abstract

*Aims* Frequent waterlogging increases the risk of possible harvest losses in winter wheat. The aim of this study was to analyze which developmental stages of wheat was impaired by waterlogging and if yield losses can be explained by nutrient deficiencies.

*Methods* A large-scale container experiment was designed to evaluate growth, yield and nutrient status of two wheat cultivars after 14 d of waterlogging at two different developmental stages: BBCH 31 (first node visible) and BBCH 51 (middle of ear emergence).

*Results* Early waterlogging treatment impaired vegetative growth stages of winter wheat and nutrient uptake, leading to transient nutrient deficiencies, but yield was not significantly reduced. Late waterlogging at the beginning of ear emergence mainly affected generative growth stages and caused yield reductions ranging between 42% to 61%. The main reason for yield loss was the significantly decreased thousand kernel weight in combination with a decreased number of grains per spike.

*Conclusions* Yield depressions in winter wheat depend on the timing of waterlogging. Early waterlogging transiently reduces vegetative growth through nutrient deficiencies, whereas late waterlogging results in an impaired grain development and associated therewith, yield losses.

Key words: waterlogging, winter wheat, yield, nitrogen, large-scale containers

## 2.2 Introduction

Climate models of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) predict an increased frequency and intensity of heavy precipitation events for Europe and North America (IPCC 2014) due to the man-induced climate change. For Germany, it is predicted that heavy rainfall events will increase by about 50% until the year 2040 (Umweltbundesamt 2011). Often, these extreme weather events result in temporarily waterlogged landscapes which is increasingly problematic, since such weather events tremendously affect crop production (Trnka et al. 2014). For example, in the UK, waterlogging at sowing for 44 to 58 days resulted in winter wheat yield losses ranging from 20 to 25% (Dickin and Wright 2008).

A soil is characterized as waterlogged, when water is overlaying the soil surface and the soil pores are saturated with water (Striker 2012). Gas diffusion rate in water is extremely reduced resulting in the depletion of O<sub>2</sub> and accumulation of CO<sub>2</sub> (Armstrong 1979). Due to the lack of O<sub>2</sub>, the soil redox potential declines causing significant changes in soil chemistry (Ponnamperuma 1972). Nitrate can be reduced to nitrous oxide or free nitrogen by anaerobic bacteria, and, as a result, denitrification processes increase, promoting volatile N-losses (Ponnamperuma 1972). Additionally, altered soil properties could influence the availability of other nutrients, such as phosphorus, which could become more available for plants (Ponnamperuma 1972).

Waterlogging strongly impedes gas exchange between plant roots and atmosphere (Striker 2012). As a consequence, roots switch from aerobic respiration to anaerobic fermentation causing restrictions in ATP synthesis which limits the capacity to absorb water and nutrients (Colmer and Voesenek 2009). Root and shoot growth is inhibited, leading to reduced root and shoot dry mass production (Huang et al. 1994; Malik et al. 2002). Degradation of chlorophyll and an increased production of reactive oxygen species reduce photosynthetic capacity (Li et al. 2011) resulting in an accelerated leaf senescence (Trought and Drew 1980; Araki et al. 2012). Tiller production and floret fertility are impaired by waterlogging, reducing spike numbers per plant (Malik et al. 2002; Robertson et al. 2009; de San Celedonio et al. 2014), grains per spike and lowering thousand grain weight (Araki et al. 2012; Marti et al. 2015) which results in marked yield losses.

There have been several studies investigating the effects of waterlogging on plant growth, yield or mineral nutrients, but most of them use pot experiments (Stieger and Feller 1994; Malik et al. 2002; Li et al. 2011).

These methods are valuable, because they run under controlled environmental conditions and are more repeatable and reproducible than field experiments, but transfer of results received from pot experiments to natural field conditions is often problematic (Passioura et al. 2006). A major constraint of pot experiments is the limited space for roots resulting in hampered root growth, which leads to reduced transpiration and photosynthesis (Wu et al. 2011; Poorter et al. 2012). Higher soil temperatures, a reduced nutrient availability or a diminished water holding capacity contribute also to a poor transferability. To overcome these problems, large-scale

containers filled with soil from arable land were used in the present experiment. In these containers plants can be sown in similar densities as in the field and the enlarged soil volume and depth allow the development of a similar above-ground architecture with fewer limitations on root development (Wu et al. 2011). Hohmann et al. (2016) demonstrated that results obtained from large-scale container experiments can effectively predict plant behavior under natural field conditions. This is advantageous for performing waterlogging experiments, since it is not possible to temporarily regulate waterlogging events in the field. Large-scale container trials allow to implement waterlogging events at determined developmental stages for a defined period.

Several studies analyzed the effects of waterlogging at different growth stages (Huang et al. 1995; Steffens et al. 2005; de San Celedonio et al. 2014; Marti et al. 2015), but there has been no agreement which growth stage is most susceptible. The reason is that, in most studies, plants were harvested directly after the waterlogging treatment and were not cultivated until maturity, so that capacity to recover after stress was not given (Huang et al. 1995; Malik et al. 2002). Having reliable evidence of which developmental stages are more susceptible to waterlogging with regard to final yield could help farmers to estimate potential yield losses. Additionally, we analyzed whether two winter wheat cultivars responded differently to transient waterlogging. Knowledge about possible cultivar variations could facilitate variety choice on areas exposed to waterlogging. However, the research up to now has focused on either physiological determinants, such as tillering, or nutrient concentrations in waterlogged wheat, but none has focused on the relationship between nutrient concentration and yield reduction. Therefore, in addition, we analyzed how nutrient contents of winter wheat were affected by waterlogging and if yield losses can be explained by nutrient deficiencies.

## 2.3 Material and methods

### 2.3.1 Experimental setup

The experiment was conducted in the wheat growing season of 2015-2016 in an unheated greenhouse at the experimental station of the Institute of Plant Nutrition and Soil Science, Kiel University, Germany (54°20' 50"N, 10°6' 55"E). In this study, two winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars (cvs. Kredo and JB Asano) were used. The cultivar Kredo is expected to produce high yields, whereas JB Asano is expected to produce high grain protein concentrations (BSA, 2016). Both cultivars were grown to maturity in large containers (height: 0.9 m; area: 0.16 m<sup>2</sup>), built from transportable household refuse containers with a volume of 120 L according to Hohmann et al. (2016). The soil used in this trial was separately collected in topsoil and subsoil from the experimental farm "Hohenschulen" of Kiel University, Germany. It is classified as Cambisol according to WRB 2015 (IUSS Working Group WRB, 2015). Before filling the containers the soil was air-dried and crushed to homogenize the soil structure. The containers were filled with 20 kg of gravel as a drainage layer

and 132 kg of soil: (1) gravel layer, (2) mixture of sandy loam subsoil and sand [(1 : 1 (w/w))] and (3) mixture of loamy sand topsoil with sand [9 : 1 (w/w)]. The sandy loam subsoil contained 4 g kg<sup>-1</sup> organic matter, 0.3 g kg<sup>-1</sup> total N, 0.04 g kg<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>O and 0.05 g kg<sup>-1</sup> P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>; pH was 5.5. The loamy sand topsoil contained 15 g kg<sup>-1</sup> organic matter, 0.9 g kg<sup>-1</sup> total N, 0.12 g kg<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>O and 0.11 g kg<sup>-1</sup> P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>; pH was 5.8. Fertilizer application followed standard applications recommended for field grown wheat, but were given as nutrient solution to ensure uniform nutrient availability (see Table 2-1).

**Tab. 2-1: Fertilizer application of the containers in autumn and spring.**

		Spring	Amount
	<b>Autumn</b>	<b>Spring</b>	
N [urea, (NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> ]		245 kg ha <sup>-1</sup>	Beginning of March 70 kg N ha <sup>-1</sup>
P (Ca(H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> )	44 kg ha <sup>-1</sup>		March 20th 25 kg N ha <sup>-1</sup>
K (K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> )	156 kg ha <sup>-1</sup>		After W1 80 kg N ha <sup>-1</sup>
Mg (Mg <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> )	23 kg ha <sup>-1</sup>		After W2 70 kg N ha <sup>-1</sup>

Plant protection was applied as required. Water content was applied at 60% water holding capacity (WC). Climate data were recorded once per hour throughout the whole vegetation period by using a data logger (EasyLog data logger, EL-USB-1, Lascar Electronics, Whiteparish, UK).

In October 2015, 80 seeds from both cultivars were sown directly in a depth of 2 cm in each container and, in the beginning of the growing season, thinned to 64 plants.

### 2.3.2 Treatments

Waterlogging treatments were imposed during two different periods throughout the crop cycle. The treatments started (1) at BBCH 31 (first node visible, early waterlogging, W1) and (2) at BBCH 51 (beginning of ear emergence, late waterlogging, W2) and were imposed for two weeks. The corresponding control containers (W0) were kept at 60% WC throughout the entire crop cycle. The waterlogging treatment was imposed by closing the faucets deployed at the bottom of the containers and watering the containers to approx. 2 cm above the soil surface. Waterlogged containers were re-irrigated daily to keep them flooded during the duration of the treatments. At the end of the waterlogging treatments, faucets were opened to allow drainage of the soil to the respective target WC of 60%. After draining, all containers were retained at 60% WC until seed maturity. For exact control of water supply, the containers were weighed every second day for adjustment to the respective target soil water capacity (WC) and, if necessary, water was added to retain target WC. Containers were randomized twice a week.

### 2.3.3 Plant sampling and analysis

Plant samples were taken at the end of the waterlogging treatments and fresh weight was determined. After W1 whole plants were used for analysis, while after W2 each plant was separated in leaves *plus* stem and spikes. To analyze if plants recover from subsequent waterlogging, plant samples from W1 were taken four weeks after the W1 (recovery phase, second sampling date). At seed maturity, all plants grown in a container were harvested and each plant was separated into straw, chaff with rachis, and grains. Biomasses of straw and spikes were quantified as well as grain yield and yield components. Spikes per container were counted, hand-threshed and weighed for total grain weight. To calculate thousand kernel weight, 500 grains were counted and weighed.

The number of grains per spike was determined as:

$$\frac{\text{Total grain weight} \div \text{TGW} \cdot 1000}{\text{spikes per container}}. \quad (1)$$

Yield ( $\text{t ha}^{-1}$ ) was calculated as:

$$\text{total grain weight} \times \frac{1/\text{area of container}}{100}. \quad (2)$$

Samples of each treatment were oven-dried at 65°C to constant weight and dry weight was determined. Afterwards, samples were milled to a fine powder for further analysis.

To determine total N concentration of each fraction, 5 to 10 mg of finely grounded material were weighed in tin capsules and measured by using a CNS elemental analyzer (Flash EA 1112 NCS, Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). A certified wheat flour standard was used as standard (Isotopenstandard Weizenmehl, IVA Analysentechnik, Meerbusch, Germany).

For mineral analysis, finely grounded plant material was digested with 69%  $\text{HNO}_3$  at 190°C for 45 min in a 1800W microwave oven (MARS 6, Xpress, CEM, Matthews, MC, USA) according to the method described in Jezek et al. (2015). Concentrations of the macronutrients  $\text{Mg}^{2+}$  and  $\text{K}^+$  were measured by using an atomic adsorption spectrometer (AAS 5EA Thermo Electron S, Carl Zeiss, Jena, Germany).

Phosphorus concentration was measured by using the vanadate-molybdate method (Gericke and Kurmies, 1952).

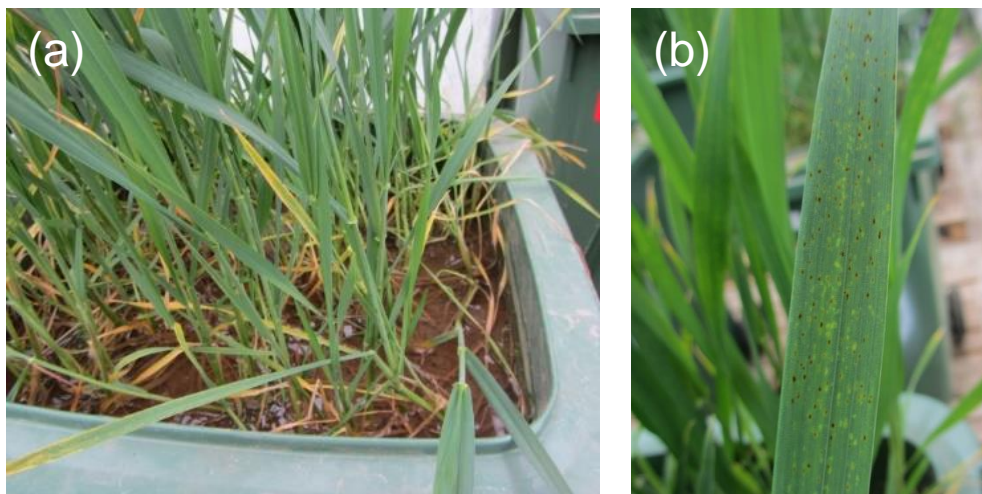
### 2.3.4 Statistical analysis

Statistical analysis based on four to five biological replicates. Data were statistically analyzed using R software (2017). Effects of treatments were tested using a statistical mixed model. The data were assumed to be normally distributed and to be heteroscedastic after performance of a graphical residual analysis. Based on this model, an analysis of variances (ANOVA) was conducted, followed by multiple contrast tests in order to compare the several levels of the influence factors, respectively. Significance of the correlations was tested using two-tailed Pearson's correlation coefficient at  $P \leq 1\%$ .

## 2.4 Results

### 2.4.1 Fresh weight

After 14 d of waterlogging treatment at BBCH 31 (W1), all stressed plants wilted. Their height was reduced and they showed leaf chlorosis of older leaves and an early yellowing of basal leaves (Fig. 2-1a). The leaves of Kredo displayed punctual necrosis (Fig. 2-1b). This resulted in a reduced fresh weight in both wheat cultivars (-50%, Fig. 2-2a). Dry weight of W1 plants was not significantly reduced after waterlogging treatment compared to the corresponding control (data not shown).



**Fig. 2-1: (a) Early yellowing of basal leaves of JB Asano and (b) punctual necrosis on Kredo leaves.**

During the subsequent non-waterlogged period (recovery phase), stressed plants could recover, leading to non-significant differences between W0 and W1 plants in shoot fresh weight at the second sampling date (Fig. 2-2b). Spike fresh weight of JB Asano was also not significantly different to the corresponding controls, but spike fresh weight of Kredo was reduced after the recovery phase (Fig. 2-2b). At harvest, no significant differences in straw, chaff and grain weight could be obtained between W0 and W1 in both cultivars (Fig. 2-2c). W2 led to accelerated leaf senescence and earlier maturation. At the second sampling date after W2, W2 plants were nearly

completely senescent. A significantly reduced shoot fresh weight compared to the controls could be measured in both cultivars (Fig. 2-2b). In Kredo, the spike fresh weight was significantly decreased by 40%, but not in JB Asano (Fig. 2b). W2 did not reduce dry weights of shoots and spikes of W2 plants compared to dry weights of W0 plants (data not shown). At harvest, fresh weight of straw and chaff was not significantly different from the controls after the late waterlogging treatment both in JB Asano and Kredo, but grain weight was significantly decreased in both cultivars (Fig. 2-2c).

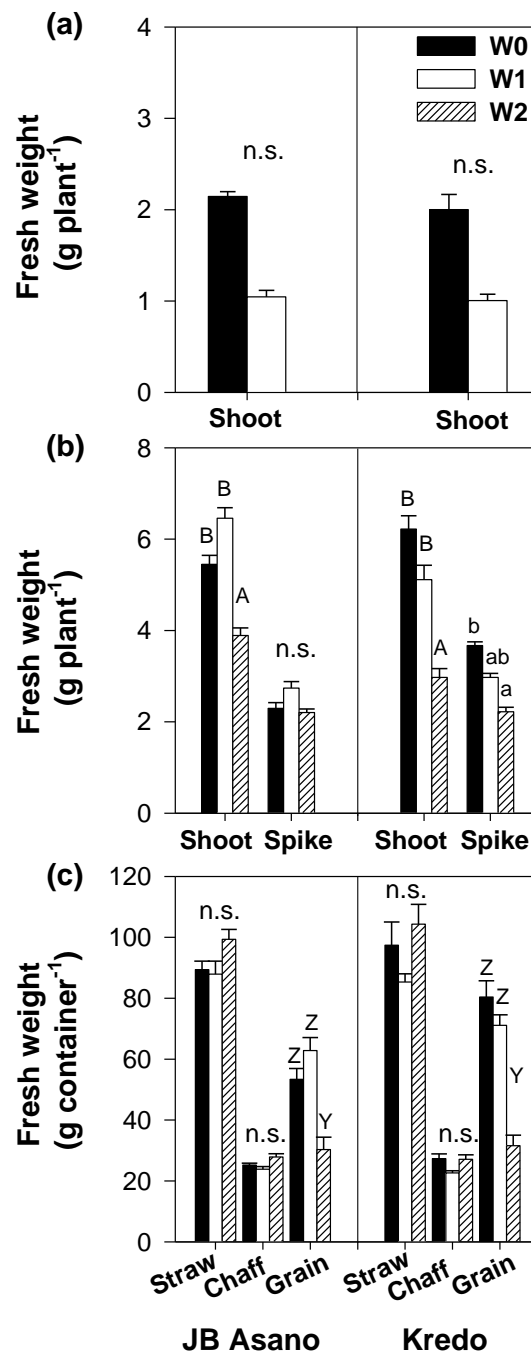


Fig. 2-2: Fresh weight of (a) the whole plant, (b) the whole plant separated into shoot and spike, (c) the whole plant separated in straw, chaff and grains at (a) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 31, (b) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 51, (c) at harvest after

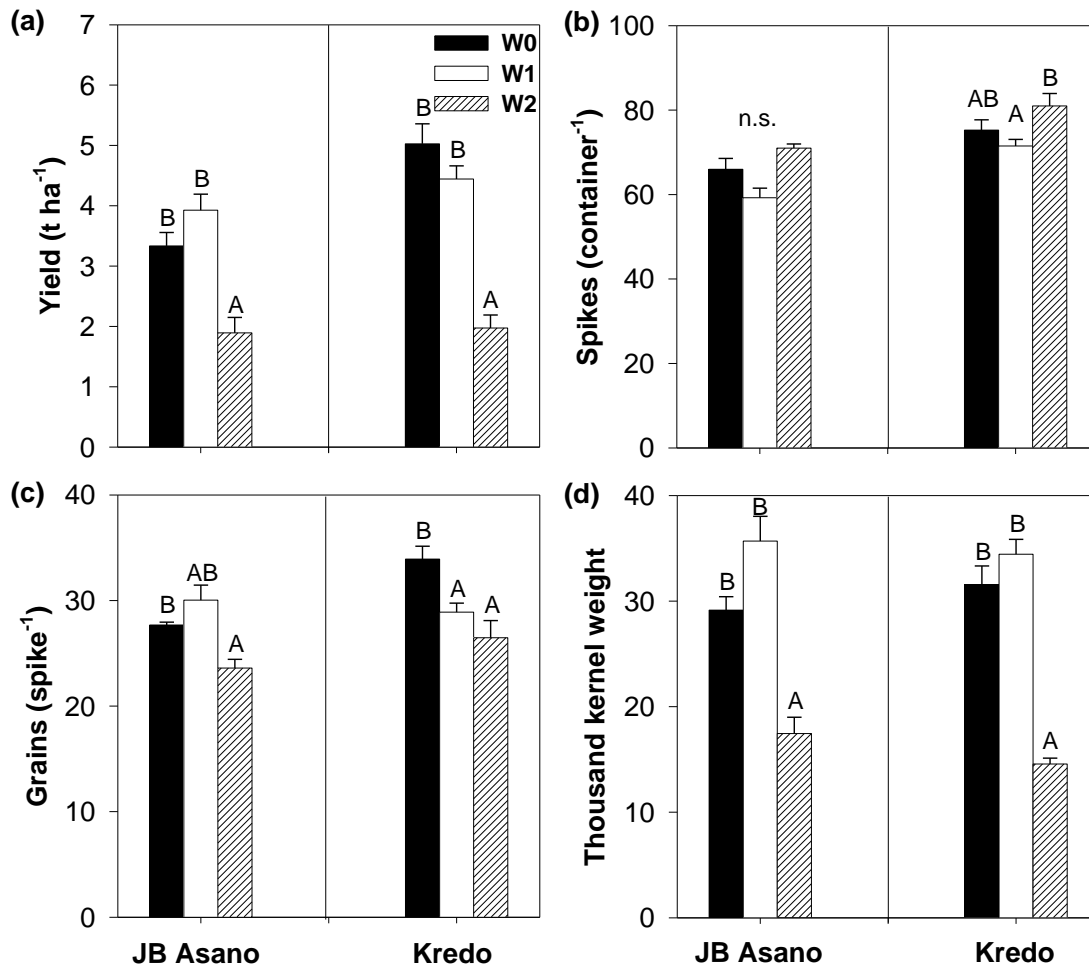
**maturity.** W0 = control, W1 = waterlogged at BBCH 31, W2 = waterlogged at BBCH 51. Bars represent means + standard errors (n=4, except JB Asano in W1 and W2 where n=5). In (a) asterisks (\*:  $P \leq 0.05$ ) indicate significant differences between drained and waterlogged plants. In (b) and (c) different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments; n.s. indicates no significant difference.

#### 2.4.2 Yield and yield components

Early waterlogging at BBCH 31 did not affect grain yield both in JB Asano and in Kredo (Fig. 2-3a). Late waterlogging at BBCH 51 led to a significantly reduced grain yield in both cultivars (Fig. 2-3a). In JB Asano, grain yield was decreased by 42%, while in Kredo the yield loss was 60%.

Analyzing the major yield components revealed that early waterlogging led to a significantly reduced grain number per spike in Kredo (Fig. 2-3c), but not in JB Asano. Spikes per container and thousand kernel weight were not influenced by early waterlogging, neither in JB Asano nor in Kredo (Fig. 2-3d). Yield reduction after late waterlogging was associated with a significantly decreased number of grains per spike and a lowered thousand kernel weight in both cultivars (Fig. 2-3c, d), whilst the number of spikes per container was not influenced by late waterlogging (Fig. 2-3b).





**Fig. 2-3: Yield components and yield after harvest at maturity. (a) Yield, (b) spikes per container, (c) grains per spike and (d) thousand kernel weight were determined. W0 = control, W1 = waterlogged at BBCH 31, W2 = waterlogged at BBCH 51. Bars represent means + standard errors ( $n=4$ , except JB Asano in W1 and W2 where  $n=5$ ). Different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments.**

Correlating yield with the yield components, showed that there was no correlation between yield and the number of spikes per container (Fig 2-4a, b). The coefficients of determination (JB Asano:  $R^2=0.373$ ; Kredo:  $R^2=0.299$ ) were not significant in both cultivars. A significant correlation could be achieved by correlating yield with the number of grains per spike (Fig. 2-4c, d). In JB Asano, yield correlated to nearly 77% with the number of grains per spike, in Kredo a slightly lower correlation of 63% was determined (Fig. 2-4d). The high significances could be achieved by correlating yield with the thousand kernel weight (Fig. 2-4e, f). In JB Asano, correlation between yield and thousand kernel weight was 93%, in Kredo an approximately similar high correlation of 92% could be observed (Fig. 2-4e, f).

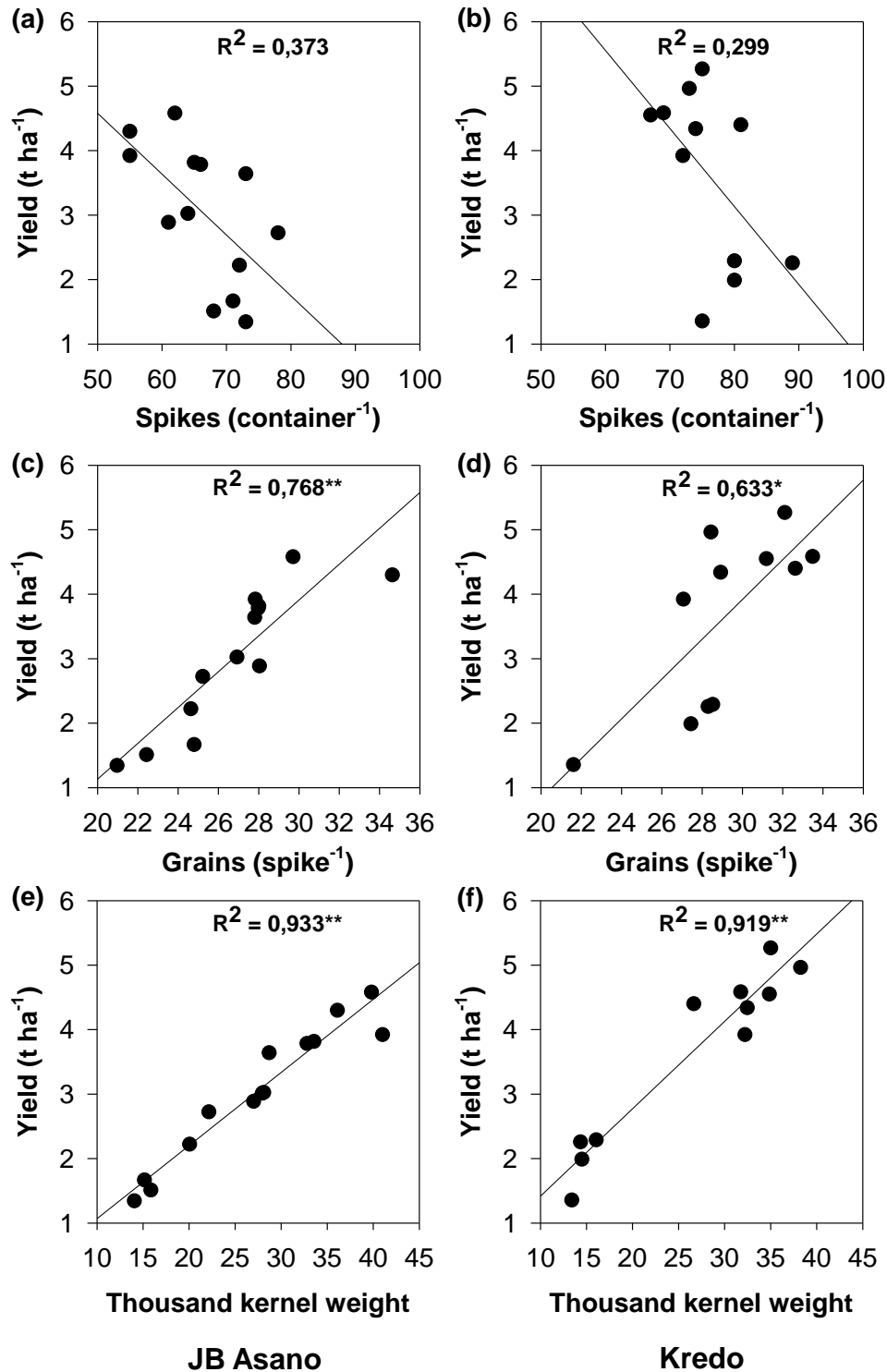
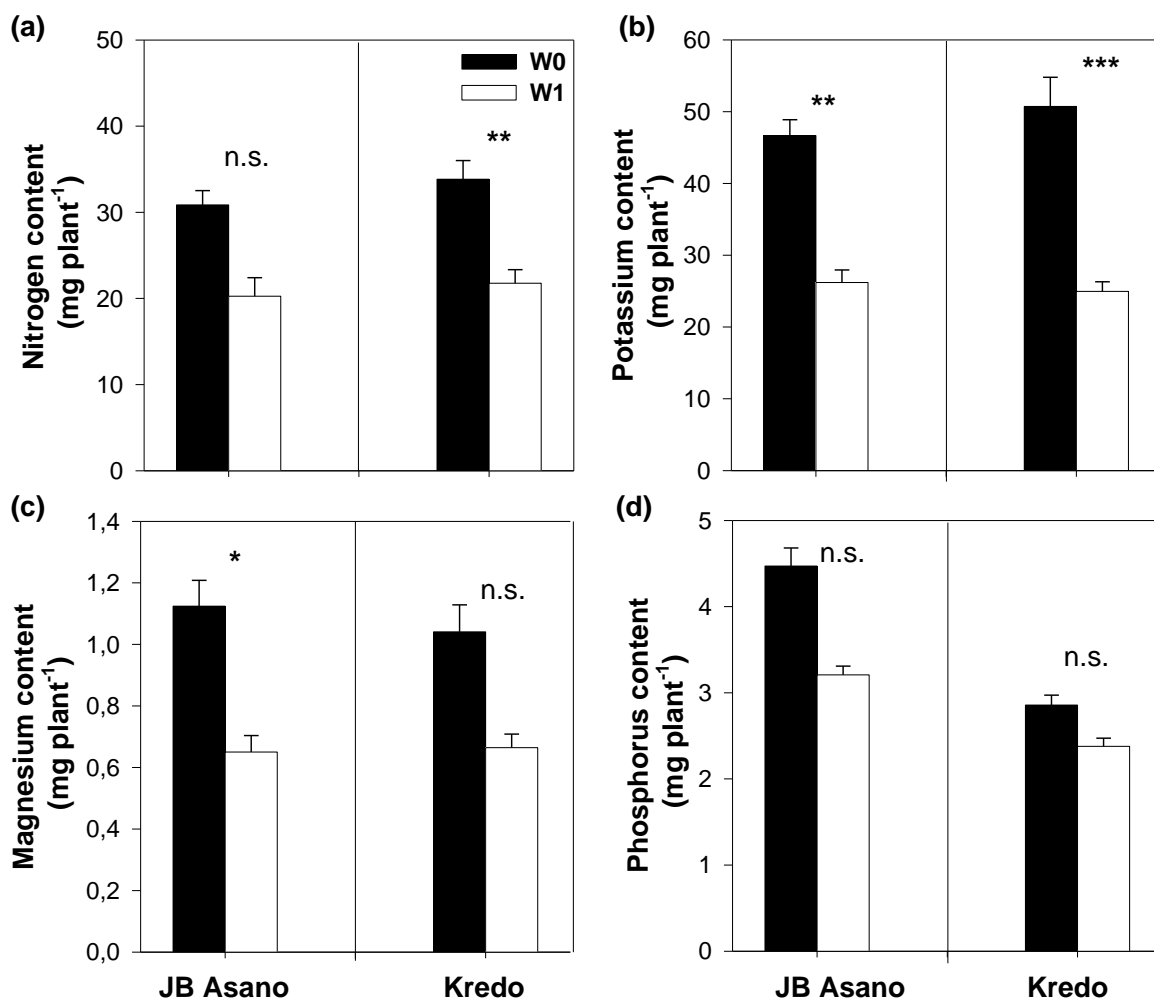


Fig. 2-4: Correlations between yield and (a) + (b) the number of spikes per container, (c) + (d) the number of grains per spike and (e) + (f) the thousand kernel weight in the cultivars JB Asano ((a), (c), and (f)) and Kredo ((b), (d) and (f)). Asterisks (\*\*:  $P \leq 0.01$ ) indicate significant correlation coefficients.

### 2.4.3 Tissue nutrient concentrations

#### Nutrient status after early waterlogging

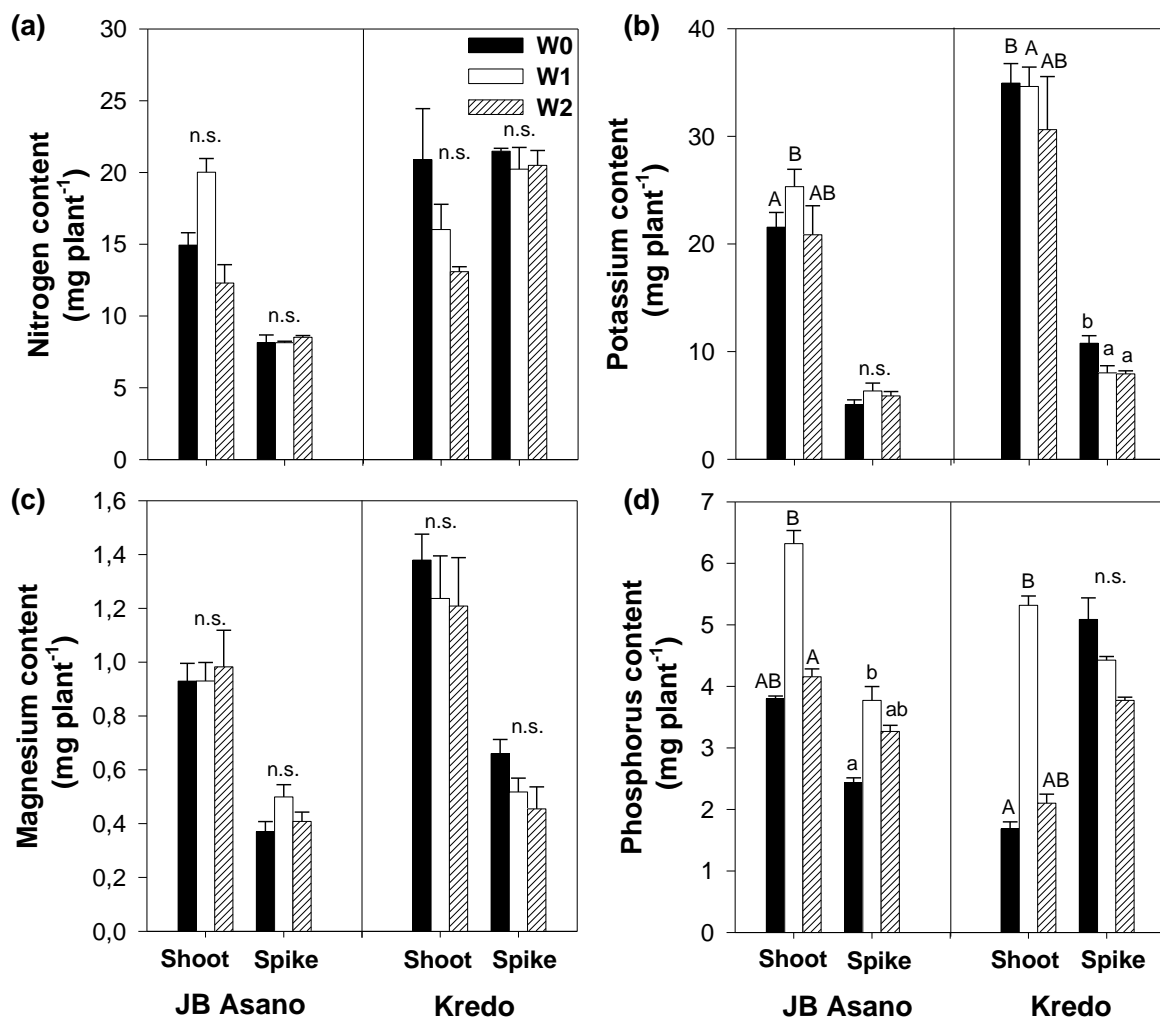
Under W1, N content was significantly decreased compared to control conditions in the cultivar Kredo (Fig. 2-5a). In both cultivars, waterlogging reduced N contents by nearly 35%. Additionally, K content was decreased after W1 (Fig. 2-5b) in both cultivars, whereas Mg content was decreased only in JB Asano (Fig. 2-5c). In JB Asano, waterlogging reduced the K content by 44% (Fig. 2-5b) and the Mg content by 42% (Fig. 2-5c). In Kredo, K content was decreased by 50% (Fig. 2-5b). Reduction of Mg content in Kredo after W1 (36%) was comparable with that in JB Asano (Fig. 2-5c). The P content was not significantly reduced by waterlogging in both cultivars (Fig. 2-5d).



**Fig. 2-5:** (a) Nitrogen, (b) K, (c) Mg and (d) P content of the whole plant. W0 = control, W1 = waterlogged at BBCH 31. Bars represent means + standard errors (n=4, except JB Asano in W1 where n=5). Asterisks (\*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ , \*\*\*  $P \leq 0.001$ ) indicate significant differences between drained and waterlogged plants; n.s. indicates no significant difference.

*Nutrient status of W1 plants at the second sampling date (W2)*

Stressed plants could recover from W1. In both cultivars, N content of shoot and spike of W1 plants did not significantly differ from shoot and spike N content of the control plants (Fig. 2-6a). Potassium content of JB Asano shoot was significantly increased after the recovery period (Fig. 2-6b). In Kredo, a significantly reduced K content in the shoot and in the spike could be measured (Fig. 2-6b). Non-significant differences were observed in the Mg contents after the recovery period in JB Asano and Kredo (Fig. 2-6b, c). In both cultivars, P content in the shoot significantly increased by late waterlogging (Fig. 2-6d). In JB Asano, P content increased by 40% in the shoot and by 35% in the spike (Fig. 2-6d). In Kredo, the P content in the shoot was stronger increased than in JB Asano (68%; Fig. 2-6d).



**Fig. 2-6: (a) Nitrogen, (b) K, (c) Mg and (d) P content of the whole plant separated into shoots and spikes.** W0 = control, W1 = waterlogged at BBCH 31, W2 = waterlogged at BBCH 51. Bars represent means + standard errors ( $n=4$ , except JB Asano in W1 and W2 where  $n=5$ ). Different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments; n.s. indicates no significant difference.

*Nutrient status after late waterlogging*

When plants were waterlogged at BBCH 51 no significant differences in shoot N content could be observed (Fig. 2-6a). Spike N content of both cultivars were unaffected by W2 (Fig. 2-6a). No significant differences could be measured in the K, Mg and P content of JB Asano shoots and spikes after W2 (Fig. 2-6b). Potassium and Mg content of Kredo shoots were not affected either, while Kredo spike K content under waterlogging significantly decreased by 26% (Fig. 2-6b). Phosphorus content of JB Asano and Kredo shoot and spike did not show any significant differences between W0 and W2 plants (Fig. 2-6d).

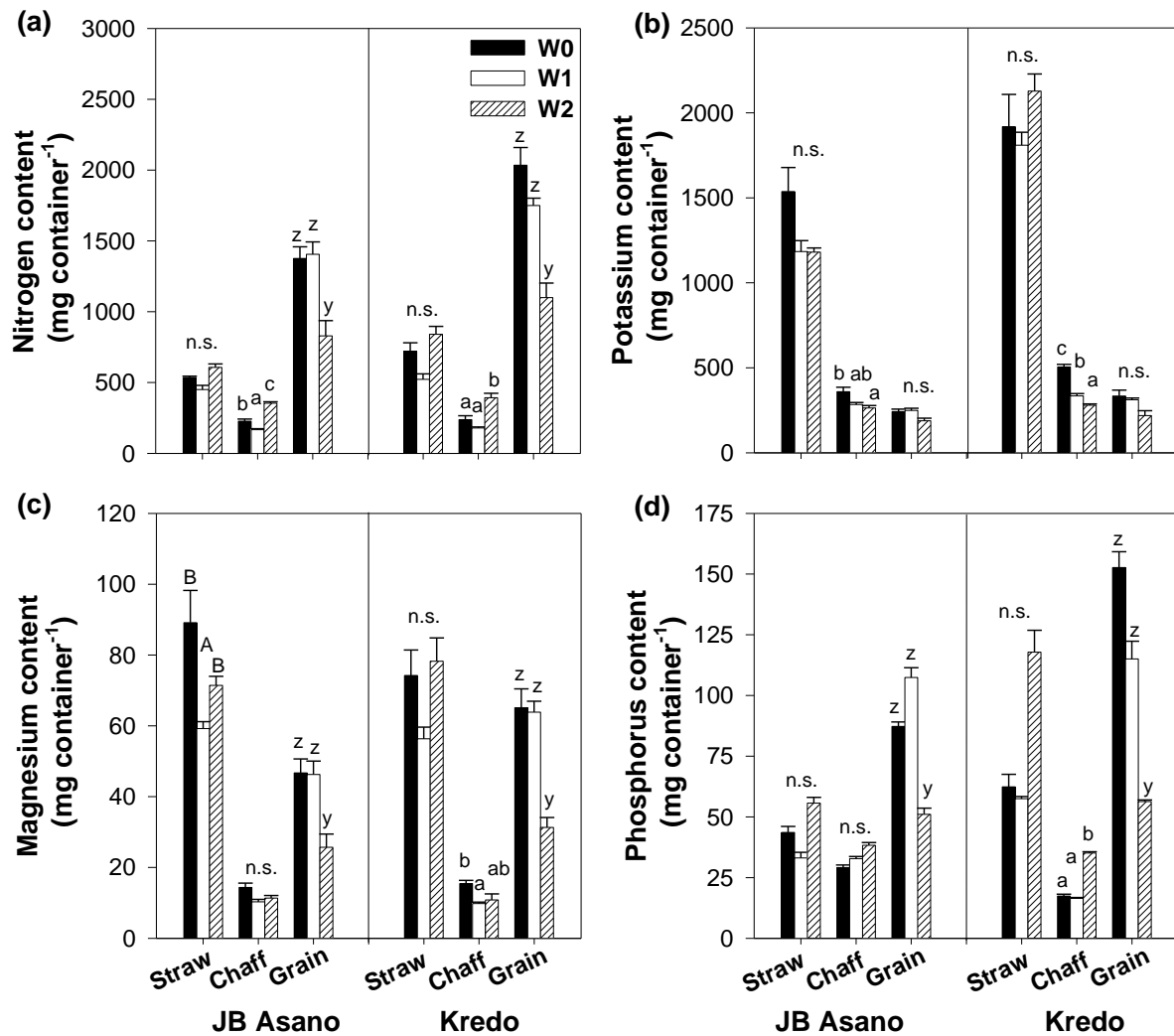
*Nutrient status at harvest*

After harvest, nutrient contents were determined in straw, chaff and grains of both cultivars. Analyzing the N content of the straw of both cultivars did not show any significant differences between waterlogging treatments (Fig. 2-7a), but W1 resulted in lower N contents in the straw of both cultivars compared to W0 and W2 (Fig. 2-7a). In JB Asano and Kredo chaff, W2 plants had the highest N content (Fig. 2-7a). Grain N content of both JB Asano and Kredo was not significantly different between W0 and W1 plants, but significantly reduced by 40% and 45% after W2 (Fig. 2-7a).

Potassium content of JB Asano and Kredo straw was not significantly reduced in W1 and W2 plants compared to W0 plants (Fig. 2-7b). In Kredo chaff, K content was significantly decreased after W1 and W2, in JB Asano (Fig. 2-7b). Analyzing grain K content of JB Asano and Kredo showed no significant differences between the control and the waterlogging treatments (Fig. 2-7b).

Analysis of Mg content of JB Asano straw revealed a significant decrease in W1 plants compared to W0 plants (Fig. 2-7c). In Kredo straw, Mg content of W0 plants was not significantly different from Mg content of W1 and W2 plants (Fig. 2-7c). In Kredo chaff, Mg content was significantly decreased in W1 plants, whereas in JB Asano non-significant differences were measured (Fig. 2-7c). Magnesium content of grains of both cultivars was significantly reduced in W2 plants by approximately 50%, but not in W1 plants (Fig. 2-7c).

Analysis of the P content of JB Asano straw and chaff revealed no significant differences between the waterlogging treatments and non-waterlogged plants (Fig. 2-7d). P content of JB Asano grains was significantly reduced in W2 plants (-49%; Fig. 2-7d). Late waterlogged Kredo showed higher P contents in straw and significantly higher P contents in chaff compared to P contents in straw and chaff of W0 and W1 plants (Fig. 2-7d). In contrast, grain P content of W2 plants was significantly reduced compared to the W0 and W1 Kredo plants (Fig. 2-7d).



**Fig. 2-7: (a) N, (b) K, (c) Mg and (d) P content of the whole plant separated in straw, chaff and grains at harvest after maturity. W0 = control, W1 = waterlogged at BBCH 31, W2 = waterlogged at BBCH 51. Bars represent means + standard errors ( $n=4$ , except JB Asano in W1 and W2 where  $n=5$ ). Different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different watering treatments; n.s. indicates no significant difference.**

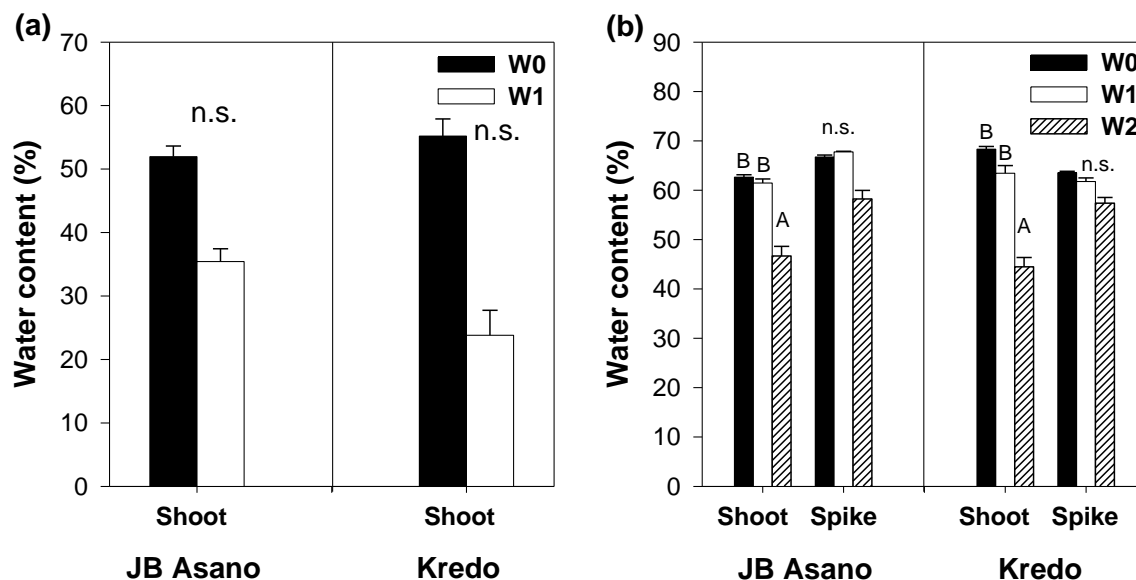
## 2.5 Discussion

Global climate change has already observable impacts on society, environment and economy (Rosenzweig et al. 2001; McMichael et al. 2006). Temporal and spatial distribution of meteorological conditions are changed and can affect soil conditions, water availability and agricultural yields (Rosenzweig et al. 2001). The increasing risk of floods and waterlogged areas can cause serious soil erosion resulting in the loss of arable land and associated therewith, a declined food production (Yang et al. 2003). But also minor events, such as temporal waterlogging, have impacts on crop production and can result in significant yield losses, which has been extensively investigated (e.g., Dickin and Wright 2008; Robertson et al. 2009; Li et al. 2011; de San Celedonio et al. 2014). Most of these studies are conducted with pot experiments with only a poor transferability to field or field-like conditions. For this

reason, two wheat cultivars were cultivated in large-scale containers to overcome problems such as, e.g., limited root growth, simulating more field-like conditions to achieve a more effective comparability. The main aim of this study was to answer the question, whether the developmental stage, in which the wheat plants have been waterlogged, is crucial for the intensity of yield loss and whether nutrient deficiencies also contribute to yield losses. Furthermore, we analyzed different yield components to determine which component contributes most to yield loss, because this is still a point of debate.

#### *Effect of waterlogging on plant growth, behavior and nutrient status*

The present study demonstrated that waterlogging leads to a severely reduced shoot fresh weight, especially in earlier developing stages such as BBCH 31 (Fig. 2-2a, b) caused by adverse effects, such as a reduced shoot height (Huang et al. 1994; Malik et al. 2002) and an early yellowing of basal leaves (Fig. 2-1a; Trought and Drew 1980; Malik et al. 2002). Punctual necrosis on Kredo leaves were detected (Fig. 2-1b), which were probably caused by oxidative stress due to the waterlogging treatment. Waterlogging leads to low oxygen conditions in the soil which in turn leads to an excessive formation of Reactive Oxygen Species (ROS), e.g. superoxide radicals, hydrogen peroxide or singlet oxygen, in the plant tissue (Bailey-Serres and Chang 2005). This excess of ROS cannot be detoxified by the scavenging systems of the plant, which leads to oxidized cell membranes resulting in chlorosis and necrosis (Bailey-Serres and Chang 2005).



**Fig. 2-8: Water content of (a) the whole plant, (b) the whole plant separated into shoot and spike at (a) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 31, (b) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 51. W0 = control, W1 = waterlogged at BBCH 31, W2 = waterlogged at BBCH 51. Bars represent means + standard errors (n=4, except JB Asano in W1 and W2 where n=5). In (a) asterisks (\*:  $P \leq 0.05$ ) indicate significant differences between drained and waterlogged plants. In (b) different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments.**

In this study, waterlogging reduced shoot fresh weight in both Kredo and JB Asano, but Kredo seems to be more susceptible to waterlogging regarding the fresh weight loss (Fig. 2-2a, b). Dry weights of the wheat plants after W1 and W2 did not show any significant differences between W0, W1 and W2 plants (data not shown), but water contents of waterlogged plants decreased after W1 and W2 (Fig. 2-8). Therefore, we conclude that the first and major problem of a waterlogged soil for the plants, especially for the roots, is the water deficit (Fig. 2-8). Holbrook and Zwieniecki (2003) ascribed this to a decreased hydraulic conductivity of waterlogged roots. This response is mediated by a permeability decrease of aquaporins in the plasma membrane (Tournaire-Roux et al. 2003) by which, water absorption is inhibited and, the plant finally wilts. In addition to the restrained water absorption, waterlogged plants often suffer from nutrient deficiencies (Steffens et al., 2005).

Bergmann et al. (1983) states N concentration in the whole plant at BBCH 31 to range from 28 to 48 mg g<sup>-1</sup> dry weight (DW), K concentration from 32 to 51 mg g<sup>-1</sup> DW and Mg concentration from 0.8 to 1.7 mg g<sup>-1</sup> DW. The observed reductions in N, K and Mg content are equivalent to the corresponding nutrient concentrations as shown in Table 2 and reveal deficiencies in the growing wheat plants after W1 (Fig. 2-5). These results are in agreement with the results of Huang et al. (1994), Malik et al. (2002) and Steffens et al. (2005).



Tab. 2-2: Nutrient concentrations after early waterlogging in non-waterlogged (W0) and early waterlogged (W1) wheat plants.

JB Asano	Nutrient concentrations in mg g <sup>-1</sup> dry weight				Kredo	Nutrient concentrations in mg g <sup>-1</sup> dry weight			
	<b>N</b>	<b>K</b>	<b>Mg</b>	<b>P</b>		<b>N</b>	<b>K</b>	<b>Mg</b>	<b>P</b>
W0	33,4 ± 3,7	49,5 ± 0,98	1,2 ± 0,03	4,3 ± 0,14	<b>W0</b>	39,9 ± 0,59	59,7 ± 1,3	1,2 ± 0,04	4,1 ± 0,09
W1	24,5 ± 3,1	31,9 ± 0,54	0,8 ± 0,03	3,8 ± 0,05	<b>W1</b>	28,0 ± 0,66	31,9 ± 0,53	0,8 ± 0,02	3,7 ± 0,11

The main reason for decreasing nutrient contents is the strongly inhibited ion uptake by the roots (Elzenga and van Veen 2010). Under hypoxic conditions plants switch from aerobic respiration to anaerobic fermentation, where only two molecules of ATP are produced in contrast to respiration where 36 molecules of ATP are generated (Parent et al. 2008). Because the ion transport through the plasma membrane is driven by H<sup>+</sup>-ATPases, a low ATP concentration directly reduces ion transport (Elzenga and van Veen 2010).

Analyzing the nutrient contents of W1 plants after the recovery period at the second sampling date revealed that nutrient deficiencies were transient. In contrast, phosphorus content significantly increased (Fig. 2-6), because anoxic conditions during waterlogging result in a declined redox potential leading to an increased P availability (Scheffer/Schachtschnabel, 2002). Non-plant available P complexes were transferred into plant available phosphate (Scheffer/Schachtschnabel, 2002) resulting in higher P uptake. The non-significant differences in shoot K and Mg contents of W2 compared to W0 plants (Fig. 2-6) were in agreement with the results of Huang et al. (1995) who showed that K and Mg accumulation is affected to a lesser degree by waterlogging.

Ion analysis of straw and chaff revealed reduced Mg contents after W1 in both cultivars (Fig. 2-7c). Overall, it was shown that the Mg uptake was limited by W1, which maybe a consequence of the competitive relationship between Mg and manganese (Mn). Heenan and Campbell (1981) described that the Mg uptake is affected by higher Mn concentrations. Due to altered soil properties during waterlogging, manganese (Mn<sup>2+</sup>) becomes more plant available which can result in toxic concentrations (Khabaz-Saberi et al., 2006). In this study, Mn contents in the wheat plants after waterlogging were significantly increased compared to non-waterlogged plants (data not shown), and partly toxic Mn concentrations could be measured, consequently leading to reduced Mg uptake (Fig. 2-7c).

Besides a reduced Mg uptake, Mg translocation into the grains seems to be impaired by late waterlogging. Grain Mg contents of W0 and W1 plants were not significantly different, but grains of W2 plants displayed significantly decreased Mg contents (Fig. 2-7c). Similar observations were made for barley under drought and water stress during grain filling (Lawlor et al. 1981; Nawaz et al. 2015).

### *Effect of waterlogging on wheat yield and its corresponding yield components*

In the present study, early waterlogging at BBCH 31 did not significantly reduce wheat yield neither of JB Asano nor of Kredo (Fig. 2-3a). A slight but non-significant reduction of 12% could be measured in Kredo. These results were in contrast to the study of Robertson et al. (2009) who measured significant yield reductions of 32%. The main reason for yield losses after waterlogging at early vegetative stages was the suppressed tiller production and survival (Robertson et al., 2009). Especially, N deficiency induced by waterlogging enhanced the impaired tiller production. Further, Robertson et al. (2009) showed that N application after waterlogging could alleviate

the detrimental effects of waterlogging on grain yield, which was also the case in the present study. Three days after the end of the early waterlogging treatment, all plants were fertilized with 80 kg N ha<sup>-1</sup>, alleviating most probably the adverse effect of the waterlogging treatment and preventing yield losses (Tab. 2-1, Fig. 2-3a).

Waterlogging in generative stages (in this experiment BBCH 51) of wheat resulted in significant yield reductions between 42% and 61%. This level of yield loss was consistent with those found in other studies (e.g., Araki et al. 2012; de San Celedonio 2014; Marti et al. 2015). The main reason for the observed yield loss after late waterlogging was the significantly reduced thousand kernel weight (Fig. 2-3 and 2-4), but the grain number per spike also contributed to yield loss, which is in agreement with Jiang et al. (2008). Grain number per spike is determined by the number of fertile florets at anthesis. When wheat plants were waterlogged in the middle of anthesis, a part of the fertile florets were aborted which has been shown by Marti et al. (2015). However, decisive for the huge yield losses after late waterlogging is the strongly impaired thousand kernel weight. This was also shown by the significant correlation between yield and thousand kernel weight [ $R^2$ : 0.93 (JB Asano),  $R^2$ : 0.92 (Kredo)]. It can be reasoned that the shortened grain filling period in combination with a reduced grain filling rate was the critical yield limiting factor. The grain filling rate depends on the availability of photosynthesis assimilates and the capacity of remobilizing carbohydrate reserves from vegetative organs (Li et al. 2013). Under waterlogging, photosynthesis rate is reduced due to decreasing enzyme activities (Yordanova and Popova 2001), a declined CO<sub>2</sub>-concentration within the tissue (because of closed stomata to avoid water loss *via* transpiration; Yordanova et al. 2005) and nutrient deficiencies (e.g., Mg which is important in several photosynthetic processes; Farhat et al. 2016). Declined photosynthesis and energy deficit lead to a limited accumulation and transport of carbohydrates into the grains (Li et al. 2013), which explains reduced thousand kernel weight. Besides, Jiang et al. (2008) showed that starch synthesis in the grains was impaired by waterlogging, whereby starch contents in the grain and consequently grain weight were decreased.

A correlation between the number of spikes and yield was not displayed, which is in contrast with the results of Dickin and Wright (2008), but is in line with the studies of Araki et al. (2012) and San Celedonio et al. (2014), who could not confirm a reduced number of spikes by waterlogging.

## 2.5 Conclusions

Waterlogging leads to severe yield depressions in winter wheat. However, yield loss depends on the timing of waterlogging. Our results suggest that plants could mostly recover from early waterlogging during vegetative growth, which therefore had only negligible effects on the generative development of the plants. Significant yield losses after a 14 d waterlogging period at BBCH 31 could not be detected. In contrast, late waterlogging in the middle of anthesis (BBCH 51) caused high yield reductions ranging between 42% to 61% due to an impaired generative development

of the plants. A significantly decreased thousand kernel weight along with a reduced number of grains per spike was the reason for yield loss. Nutrient deficiencies appearing during waterlogging did not contribute to yield loss.

### Acknowledgements

Anna-Catharina Wollmer gratefully acknowledges the financial support provided by the Vereinigte Hagelversicherung VVaG, Gießen.

## 2.6 References

- Araki H, Hamada A, Hossain MA, Takahashi T (2012)** Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crop Res* 137: 27–36.
- Armstrong W (1979)** Aeration in higher plants. *Adv Bot Res* 7: 225-332.
- Bailey-Serres J, Chang R (2005)** Sensing and signaling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms. *Ann Bot* 96: 507-518.
- Bergmann W (1983)** Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Entstehung und Diagnose. 1st Edn Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.
- BSA (Bundessortenamt, German Federal Office of Plant Varieties) (2016)** Beschreibende Sortenliste 2016. [https://www.bundessortenamt.de/internet30/fileadmin/Files/PDF/bsl\\_getreide\\_2017.pdf](https://www.bundessortenamt.de/internet30/fileadmin/Files/PDF/bsl_getreide_2017.pdf). Accessed: 23 June 2017.
- Colmer TD, Voesenek LACJ (2009)** Flooding tolerance: Suites of plant traits in variable environments. *Funct Plant Biol* 36: 665-681.
- de San Celedonio, RP, Abeledo GL, Miralles DJ (2014)** Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant Soil* 378: 265-277.
- Dickin E, Wright D (2008)** The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Eur J of Agron* 28 (3): 234–244.
- Elzenga JTM, van Veen H (2010)** Waterlogging and plant nutrient uptake. In: Mancuso S, Shabala S (eds) *Waterlogging signalling and tolerance in plants*. Springer, Berlin and Heidelberg, pp 23-35.
- Farhat N, Eikhouni A, Zorrig W, Smaoui A, Abdelly C, Rabhi M (2016)** Effects of magnesium deficiency on photosynthesis and carbohydrate partitioning. *Acta Physiol Plant* 145: doi:10.1007/s11738-016-2165-z.
- Gericke S, Kurmies B (1952)** Colorimetrische Bestimmung der Phosphorsäure mit Vanadate-Molybdat. *Fresenius' Zeitschrift für analytische Chemie*, 137: 15-22.
- Heenan DP, Campell LC (1981)** Influence of K and manganese on growth and uptake of Mg by soybeans (*Glycine max* (L.) Merr. Cv Bragg). *Plant Soil* 61: 447-456.

- Hohmann M, Stahl A, Rudloff J, Wittkop B, Snowdon RJ (2016)** Not a load of rubbish: simulated field trials in large-scale containers. *Plant Cell Environ* 39: 2064-2073.
- Holbrook NM, Zwieniecki MA (2003)** Plant biology – Water gate. *Nature* 425: 361.
- Huang B, Johnson JW, Nesmith S, Bridges DC (1994)** Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *J Exp Bot* 45: 193-202.
- Huang B, Johnson JW, Nesmith SD, Bridges DC (1995)** Nutrient accumulation and distribution of wheat genotypes in response to waterlogging and nutrient supply. *Plant Soil* 173: 47-54.
- IPCC (2014)** Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.
- IUSS Working Group WRB (2015)** World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106, FAO, Rome.
- Jezek M, Geilfus CM, Bayer A, Mühling KH (2015)** Photosynthetic capacity, nutrient status, and growth of maize (*Zea mays* L.) upon MgSO<sub>4</sub> leaf-application. *Front Plant Sci* 5: doi.org/10.3389/fpls.2014.00781.
- Jiang D, Fan X, Dai T, Cao W (2008)** Nitrogen fertilizer rate and post-anthesis waterlogging effects on carbohydrate and nitrogen dynamics in wheat. *Plant Soil* 304: 301-314.
- Khabaz-Saberi H, Setter TL, Waters I (2006)** Waterlogging induces high to toxic concentrations of iron, aluminum, and manganese in wheat varieties on acidic soil. *J Plant Nutr* 29: 899–911.
- Lawlor DW, Day W, Johnston AE, Legg BJ, Parkinson KJ (1981)** Growth of spring barley under drought: crop development, photosynthesis, dry-matter accumulation and nutrient content. *J Agric Sci* 96: 167-186.
- Li C, Jiang D, Wollenweber B, Li Y, Dai T, Cao W (2011)** Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Sci* 180: 672–678.
- Li H, Cai J, Liu F, Dai T, Cao W (2013)** Carbohydrates accumulation and remobilization in wheat plants as influenced by combined waterlogging and shading stress during grain filling. *J Agro Crop Sci* 199: 38-48.
- Malik AI, Colmer TD, Lambers H, Setter TL, Schortemeyer M (2002)** Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytol* 153: 225-236.
- Marti J, Savin R, Slafer GA (2015)** Wheat Yield as Affected by Length of Exposure to Waterlogging During Stem Elongation. *J Agro Crop Sci* 201: 473-486.
- McMichael A, Woodruff RE, Hales S (2006)** Climate change and human health: present and future risks. *Lancet* 367: 859-869.
- Nawaz F, Ashraf MY, Ahmad R, Waraich EA, Shabbir RN, Bukhari MA (2015)** Supplemental selenium improves wheat grain yield and quality through alterations

- in biochemical processes under normal and water deficit conditions. *Food Chem* 175: 350-357.
- Parent C, Capelli N, Berger A, Crèvecoeur M, Dat JF (2008)** An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2: 20-27.
- Passioura JB (2006)** Viewpoint: The perils of pot experiments. *Funct Plant Biol* 33: 1075-1079.
- Ponnamperuma FN (1972)** The chemistry of submerged soil. *Adv Agron* 24: 29-96.
- Poorter H, Bühler J, van Dusschoten D, Climent J, Postma JA (2012)** Pot size matters: A meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Funct Plant Biol* 39: 839-850.
- Robertson D, Zhang H, Palta JA, Colmer T, Turner NC (2009)** Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. *Crop Pasture Sci* 60: 578-586.
- Rosenzweig C, Iglesias A, Yang XB, Epstein PR, Chivian E (2001)** Climate change and extreme weather events. Implications for food production, plant diseases, and pests. *Global change & Human Health* 2: 90-104.
- Scheffer F, Schachtschnabel P (2002)** Lehrbuch der Bodenkunde. Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg, Berlin.
- Steffens D, Hütsch BW, Eschholz T, Lošák T, Schubert S (2005)** Waterlogging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity. *Plant Soil Environ* 51: 545–552.
- Stieger PA, Feller U (1994)** Nutrient accumulation and translocation in maturing wheat plants grown on waterlogged soil. *Plant Soil* 160: 87-95.
- Striker GG (2012)** Flooding Stress on Plants: Anatomical, Morphological and Physiological Responses. In: Mworio JK (ed) *Botany*. InTech: 3-28.
- Tournaire-Roux C, Sutka M, Javot H, Gout E, Gerbeau P, Luu DT, Bligny R, Maurel C (2003)** Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature* 425: 393-397.
- Trnka M, Rötter RP, Ruiz-Ramos M, Kersebaum KC, Olesen JE, Žalud Z, Semenov MA (2014)** Adverse weather conditions for European wheat production will become more frequent with climate change. *Nat Clim Change* 4: 637-643.
- Trought MCT, Drew MC (1980)** The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) 1. Shoot and root growth in relation to the changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution. *Plant Soil* 54: 77-94.
- Umweltbundesamt (2011)** Gefahren durch extreme Niederschläge werden ab 2040 deutlich zunehmen. [http://www.umweltbundesamt.de/sites/default/files/medien/press/pd11-009\\_gefahren\\_durch\\_extreme\\_niederschlaege\\_werden\\_ab\\_2040\\_deutlich\\_zunehmen.pdf](http://www.umweltbundesamt.de/sites/default/files/medien/press/pd11-009_gefahren_durch_extreme_niederschlaege_werden_ab_2040_deutlich_zunehmen.pdf) (accessed: 10.05.2017).
- Wu Y, Huang M, Warrington DN (2011)** Growth and transpiration of maize and winter wheat in response to water deficits in pots and plots. *Environ Exp Bot* 71: 65–71.

**Yang D, Kanae S, Oki T, Koike T, Musiake K (2003)** Global potential soil erosion with reference to land use and climate changes. *Hydrol Process* 17: 2913-2928.

**Yordanova RY, Popova LP (2001)** Photosynthetic response of barley plants to soil flooding. *Photosynthetica* 39: 515-520.

**Yordanova RY, Uzonova AN, Popova LP (2005)** Effects of short-term soil flooding on stomata behavior and leaf gas exchange in barley plants. *Biol Plant* 49: 317-319.

### 3. Kapitel

#### **Waterlogging events during stem elongation or flowering affects yield of oilseed rape (*Brassica napus* L.) but not seed quality**

Anna-Catharina Wollmer, Britta Pitann und Karl Hermann Mühling

Journal of Agronomy and Crop Science (2017)

DOI: 10.1111/jac.12244



### **3.1 Abstract**

Oilseed rape suffers from serious waterlogging in many regions of the world limiting the cultivation area for rapeseed. Due to the man-induced climate change, the risk of severe waterlogging events and associated therewith, the damage of rapeseed plants will increase, even in Europe and North America. To investigate the effects of waterlogging on growth, yield and seed quality, rapeseed was cultivated throughout its vegetation period and waterlogged for 14 d at two different growth stages: at stem elongation (BBCH 31) or at floral bud appearance (BBCH 55). The experiments revealed that waterlogging at BBCH 31 affected plant growth and nutrient accumulation, and finally, resulted in lower yields. Waterlogging at BBCH 55 seriously impaired main racemes, but due to an increased production of secondary racemes, yield losses were lower than after waterlogging at BBCH 31. Oil quality was not affected by any waterlogging treatment under the chosen experimental conditions.

Key words: waterlogging, oilseed rape, yield, seed quality, nutrient status

## 3.2 Introduction

Oilseed rape is the second largest oil crop after soybean worldwide (FAO, 2016). Oilseed rape is produced on approx. 34 million ha in the world through the various applications in food and oil industry (Statista, 2017). The largest producers are Canada, China, the EU and India. In China, rapeseed is planted as a rotation crop in rice paddy fields, which means young seedlings are exposed to the humid paddy soil, and rainfalls in spring during the flowering stage lead to temporarily waterlogged soils (Zhou, 1994). This tends to be problematic for rapeseed production, because rapeseed is sensitive to waterlogging stress (Zhou and Lin, 1995, Zou et al., 2014). Excess moisture inhibits growth and development of the rapeseed plants and leads to lower yields (Zhou and Lin, 1995; Xu et al., 2015). Not only in China oilseed rape cultivation is affected by waterlogging, even in Europe and North America temporarily waterlogged landscapes increase due to an increased frequency and intensity of heavy precipitation events induced by the climate change (IPCC, 2014).

When a soil becomes waterlogged, soil pores are saturated with water and soil gas exchange is severely impeded (Ponnamperuma, 1972; Striker, 2012). Free oxygen ( $O_2$ ) is rapidly depleted and carbon dioxide ( $CO_2$ ) accumulates (Ponnamperuma, 1972). Furthermore, waterlogging leads to significant soil chemistry changes, such as a declined soil redox potential and an altered pH value (Ponnamperuma, 1972; Khabaz-Saberi et al., 2006). Due to the altered soil properties, mineral nutrients, such as manganese ( $Mn^{2+}$ ) and iron ( $Fe^{2+}$ ), become more plant available which can result in toxic concentrations (Khabaz-Saberi et al., 2006). In contrast, waterlogged soils are often devoid of nitrate ( $NO_3^-$ ) and sulfate ( $SO_4^{2-}$ ), because denitrification and desulfurication processes promote nitrogen (N) and sulfur (S) losses by volatilization as well as by leaching (Ponnamperuma, 1972, Steffens et al., 2005).

Hypoxic conditions in soil affect plant roots, because roots switch from aerobic to anaerobic metabolism leading to restrictions in ATP synthesis (Colmer and Voesenek, 2009). The energy deficit limits the capacity to absorb water and nutrients, resulting in an inhibited root and shoot growth (Huang et al., 1994; Malik et al., 2002). Additionally, photosynthesis is impaired due to stomatal closure and leaf chlorosis, finally resulting in an accelerated leaf senescence (Araki et al., 2012). In wheat and barley, waterlogging during vegetative growth, e.g., during stem elongations phase, can result in reductions in plant growth rate and an increased tiller mortality, resulting in a reduced number of spikes per plant (Malik et al., 2002; de San Celedonio et al., 2014). Waterlogging at generative development, e.g., during anthesis, impairs reproductive organs. The floret fertility can be diminished, which leads to reductions in grain number per spike (Marti et al., 2015) and hence, lower yields. The amount of yield loss depends on several factors such as growth stage of the plants (de San Celedonio et al., 2014) or duration of the waterlogging event (Malik et al., 2002). It can be concluded from these studies that plants seem to be less tolerant to waterlogging stress in early vegetative stages than in reproductive stages (Xu et al., 2015). However, all these studies were performed with crops as wheat and barley, but studies dealing with effects of waterlogging on rapeseed are scarce (Zhou and

Lin, 1995; Gutierrez-Boem et al., 1996; Xu et al., 2015). Against this background, it is of great importance to analyze different rapeseed developmental stages regarding their susceptibility to waterlogging.

In the present study, a waterlogging experiment at the beginning of stem elongation stage (BBCH 31) and at the floral bud appearance stage (BBCH 55) was performed. The aim of this study was to test the hypothesis whether rapeseed plants waterlogged at vegetative stages show a higher susceptibility than plants waterlogged at generative stages. Furthermore, the adverse effects of waterlogging on yield and yield components as well as on seed quality were investigated. Apart from that, we analyzed N and S contents of the plants evaluating if nutrient deficiencies also contribute to yield loss.

### 3.3 Material and methods

#### 3.3.1 Experimental setup

The experiment was carried out in large containers (height: 0.9 m, area: 0.16 m<sup>2</sup>, volume: 120 L, according to Hohmann et al., 2016) filled with soil that was separately collected in topsoil and subsoil at the experimental farm “Hohenschulen” of Kiel University, Germany. It is classified as Cambisol according to WRB 2015 (IUSS Working Group WRB, 2015). After drying and homogenization, the soil was filled in the containers: (1) gravel layer as drainage, (2) mixture of sandy loam subsoil and sand [1 : 1 (w/w)] and (3) mixture of loamy sand topsoil with sand [9 : 1 (w/w)]. The sandy loam subsoil contained: 4 g kg<sup>-1</sup> organic matter (OM), 0.3 g kg<sup>-1</sup> total N, 0.04 g kg<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>O and 0.05 g kg<sup>-1</sup> P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>; pH was 5.5. The loamy sand topsoil contained: 15 g kg<sup>-1</sup> OM, 0.9 g kg<sup>-1</sup> total N, 0.12 g kg<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>O and 0.11 g kg<sup>-1</sup> P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>; pH was 5.8. Twenty seeds of the rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivar “Avatar” were sown in each container on October 14, 2015. In the beginning of the growing season, seedlings were thinned to ten plants per container. The experiment was conducted in an unheated greenhouse at the experimental station of the Institute of Plant Nutrition and Soil Science, Kiel University, Kiel (54°20' 50"N, 10°6' 55"E) in the growth season 2015-2016. Rapeseed plants were grown to maturity over its entire lifecycle. Fertilizer application followed standard applications for the field, but were given as nutrient solution to ensure uniform nutrient availability. Plant protection was applied as required. Water content was applied at 60% water holding capacity (WC). Climate data were recorded once per hour throughout the whole vegetation period by using a data logger (EasyLog data logger, EL-USB-1, Lascar Electronics, Whiteparish, UK).

#### 3.3.2 Treatments

Waterlogging treatments were carried out at two sensitive developmental stages throughout the life cycle. The treatments started (1) when the stem started to elongate (BBCH 31, early waterlogging) and (2) when the flower buds were visible but still closed (BBCH 55, late waterlogging) and were imposed for two weeks. The

corresponding control containers were set at 60% WC throughout their entire life cycle. The waterlogging treatment was imposed by closing the faucets deployed at the bottom of the containers and watering the containers to approx. 2 cm above the soil surface. To keep the containers flooded, they were re-irrigated daily during the treatment. At the end of the waterlogging treatments, faucets were opened to allow drainage of the soil to the respective target WC of 60%. After drainage, all containers were maintained at 60% WC until seed maturity. For exact control of water supply, the containers were weighed every second day for adjustment to the respective target soil WC and, if necessary, water was added to retain target WC. Containers were randomized twice a week.

### 3.3.3 Plant sampling and analysis

Plant samples were taken at the end of the waterlogging treatments and fresh weight was determined. After the waterlogging treatments, plants were separated into shoot and flower and further used for analysis. All plants grown in one container were harvested at seed maturity and each plant was separated in straw, pod-walls and grains. Biomasses of straw and pods were quantified as well as grain yield. Pods per container were counted, threshed and weighed for total grain weight. 500 grains were counted and weighed for calculation of the thousand kernel weight.

The number of grains per pod was calculated as: 
$$\frac{\text{total grain weight} \div \text{TGW} \times 1000}{\text{pods per container}}. \quad (1)$$

Grain yield in  $\text{t ha}^{-1}$  was calculated as: 
$$\text{total grain weight} \times \frac{1/\text{area of container}}{100}. \quad (2)$$

Dry weight was determined by oven-drying at 65°C to constant weight. For further analysis, samples were milled to a fine powder.

Total N and S concentration of each fraction was determined by using a CNS elemental analyzer (Flash EA 1112 NCS, Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). Five to 10 mg of finely grounded material were weighed in tin capsules. A certified wheat flour standard was used as standard (Isotopenstandard Weizenmehl, IVA Analysentechnik, Meerbusch, Germany).

Glucosinolate content, humidity of the grains, oil content, oleic acid and linolenic acid content, as well as protein content in rapeseed meal were determined using a FOSS-NIR system (FOSS-NIR systems 5000, Foss, Hamburg, Germany).

### 3.3.4 Statistical analysis

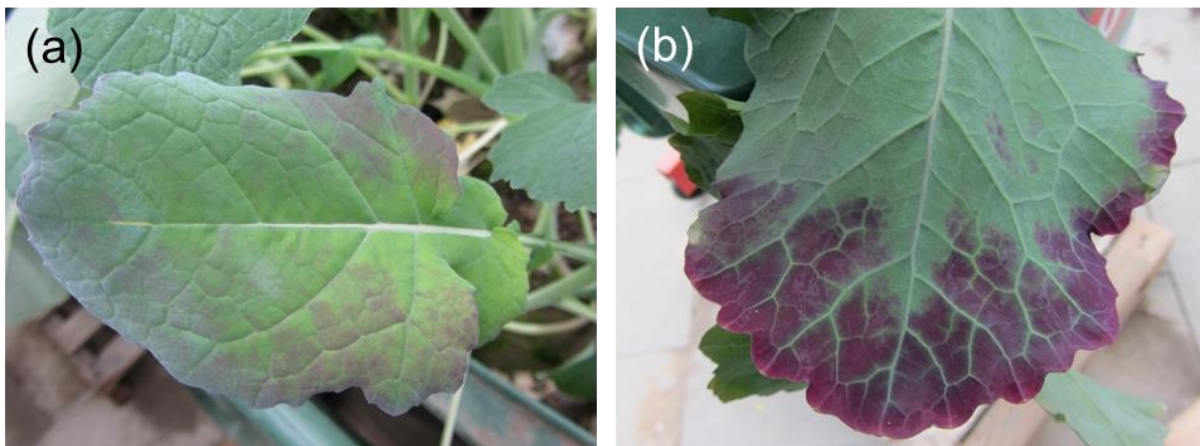
Statistical analysis based on three biological replicates and two technical replicates. Data were statistically analyzed using R software (2017). Effects of treatments were tested using a statistical mixed model. The data were assumed to be normally distributed and to be heteroscedastic after performance of a graphical residual analysis. Based on this model, an analysis of variances (ANOVA) was conducted,

followed by multiple contrast tests in order to compare the several levels of the influence factors, respectively.

### 3.4 Results

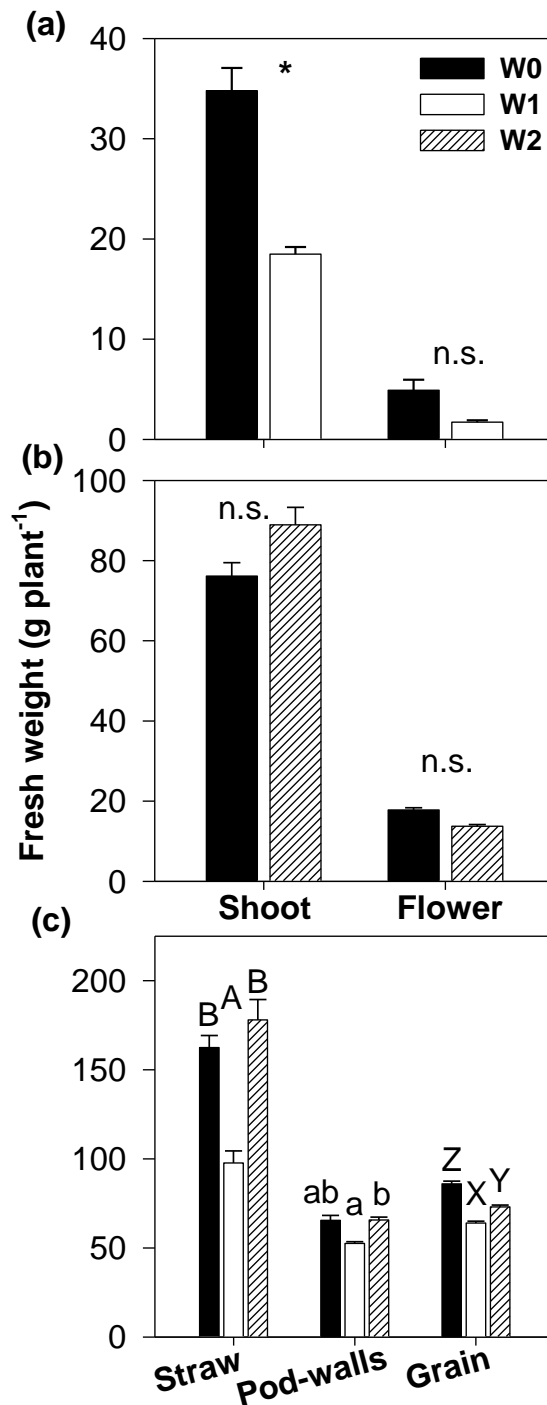
#### 3.3.1 Plant growth

Waterlogging at the beginning of stem elongation (BBCH 31) resulted in significantly reduced plant heights. Waterlogged plants showed leaf chlorosis at younger leaves, whereas older leaves of the rapeseed plants turned purple due to an accumulation of anthocyanins (Fig. 3-1a, b).



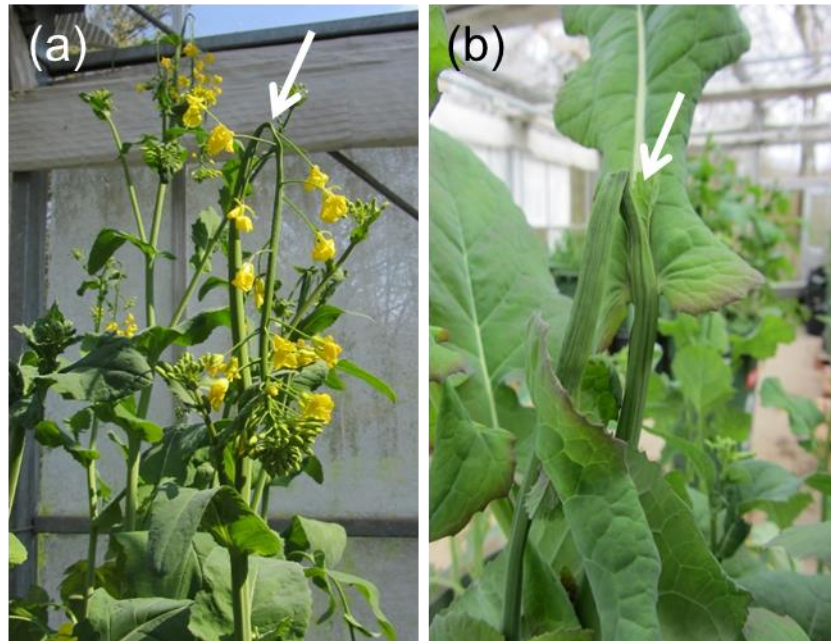
**Fig. 3-1: (a) + (b) Anthocyanin coloration of older leaves of waterlogged rapeseed plants.**

The fresh weight of the shoot of early waterlogged rapeseed plants was significantly reduced by 47% (Fig. 3-2a). Fresh weight of the flower decreased slightly, but not significantly, by the waterlogging treatment. During the recovery period, early waterlogged plants dropped the purple leaves. At harvest, analysis of the fresh weight demonstrated that rapeseed plants could not completely recover from waterlogging at BBCH 31, because fresh weight of the straw was significantly reduced by 41% (Fig. 3-2c). Pod-walls and grain weight were also significantly decreased by 20% and 25% (Fig. 3-2c).



**Fig. 3-2:** Fresh weight of (a) and (b) the whole plant separated into shoot and flower, (c) the whole plant separated in straw, pod-walls and grains at (a) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 31, (b) the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 55, (c) at harvest after maturity. Treatments were fully drained (W0), waterlogged at BBCH 31 (W1) or waterlogged at BBCH 55 (W2). Bars represent mean + standard error (n=3). In (a) asterisks (\*  $P \leq 0.05$ ) indicate significant differences between drained and waterlogged plants. In (b) and (c) different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments; n.s. indicates no significant difference.

Waterlogging at bud appearance severely damaged the rapeseed plants. The main racemes wilted, folded over and became senescent (Fig. 3-3a, b). Furthermore, older leaves displayed purple anthocyanin coloration.

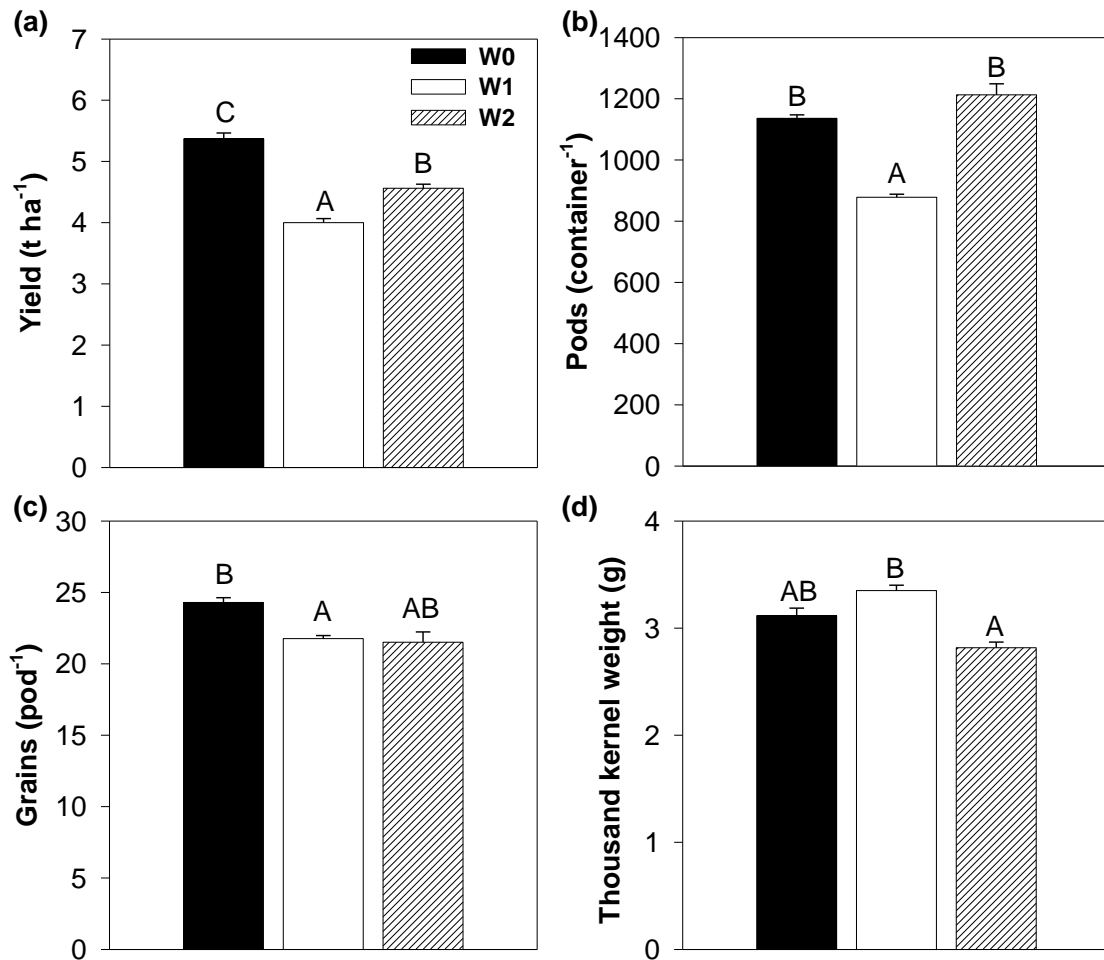


**Fig. 3-3: (a) + (b) Wilted and folded main raceme of a late waterlogged rapeseed plant.**

Shoot and flower fresh weight were not affected by W2 (Fig. 3-2b). At harvest, no significant differences in straw and pod-walls fresh weight were detectable between non-waterlogged and late waterlogged plants (Fig. 3-2c), but grain weight was significantly reduced by about 15% (Fig. 3-2c).

#### 3.4.1 Yield and yield components

After 14 d of waterlogging, at the beginning of stem elongation grain yield was significantly decreased (Fig. 3-4a). Whilst the grain yield in non-waterlogged plants was  $5.4 \text{ t ha}^{-1}$ , grain yield of early waterlogged plants was reduced by 25% (Fig. 3-4a). Rapeseed plants waterlogged at floral bud appearance reached a yield of  $4.6 \text{ t ha}^{-1}$ , which reduced seed yield by 15% (Fig. 3-4a). Furthermore, different yield components were analyzed, estimating which parameter contributes most to yield loss. After waterlogging at BBCH 31 the number of pods per container and the number of grains per pod were significantly reduced (Fig. 3-4b), whereas waterlogging at floral bud appearance neither affected the number of pods per container nor the number of grains per pod (Fig. 3-4b, c). In contrast, thousand kernel weight was not affected by waterlogging at the beginning of stem elongation (Fig. 3-4d). Plants, waterlogged at floral bud appearance showed a slight but non-significant decrease of the thousand kernel weight (Fig. 3-4d).



**Fig. 3-4: Yield components and yield after harvest at maturity. (a) Yield, (b) pods per container, (c) grains per pod and (d) thousand kernel weight were determined. Treatments were fully drained (W0), waterlogged at BBCH 31 (W1) or waterlogged at BBCH 55 (W2). Bars represent mean + standard error (n=3). Different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments; n.s. indicates no significant difference.**

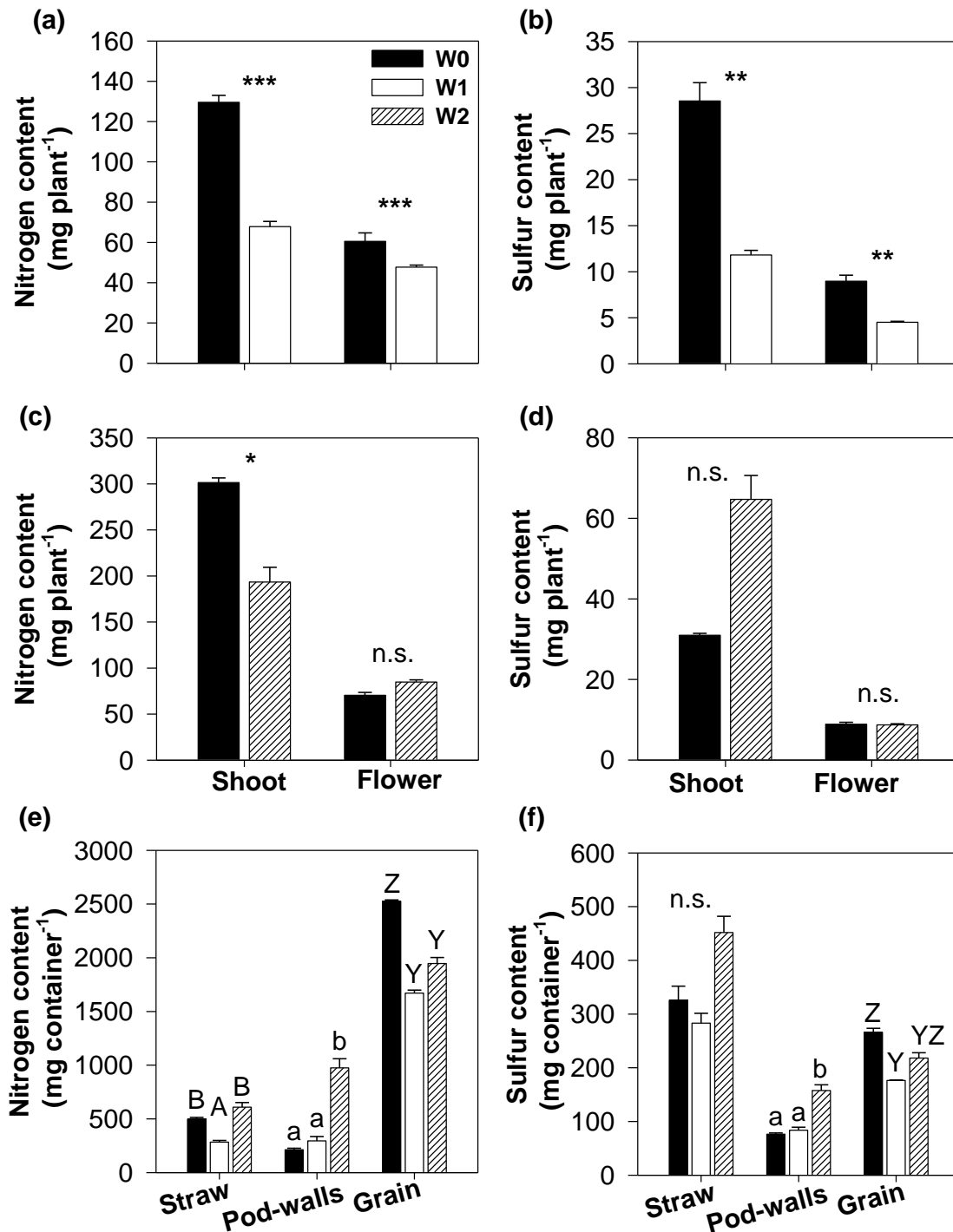


### 3.4.2 Tissue nutrient concentrations

Waterlogging at the beginning of stem elongation led to significantly decreased N content of 52% in the shoot of waterlogged plants compared to non-waterlogged plants (Fig 3-5a). Besides the N content, even the S content in the shoot declined by approx. 60% (Fig. 3-5b). The mineral nutrient content of the flower displayed a significant decrease in the N content (Fig. 3-5a) and a significant reduction of S content by 50% (Fig. 3-5b).

When plants were waterlogged at BBCH 55 shoot N content was significantly decreased (Fig. 3-5c), comparable to the early waterlogging treatment, but S content was not significantly influenced by W2 (Fig. 3-5d). In the flower, neither N nor S content was significantly affected compared to non-waterlogged plants (Fig. 3-5c, d).

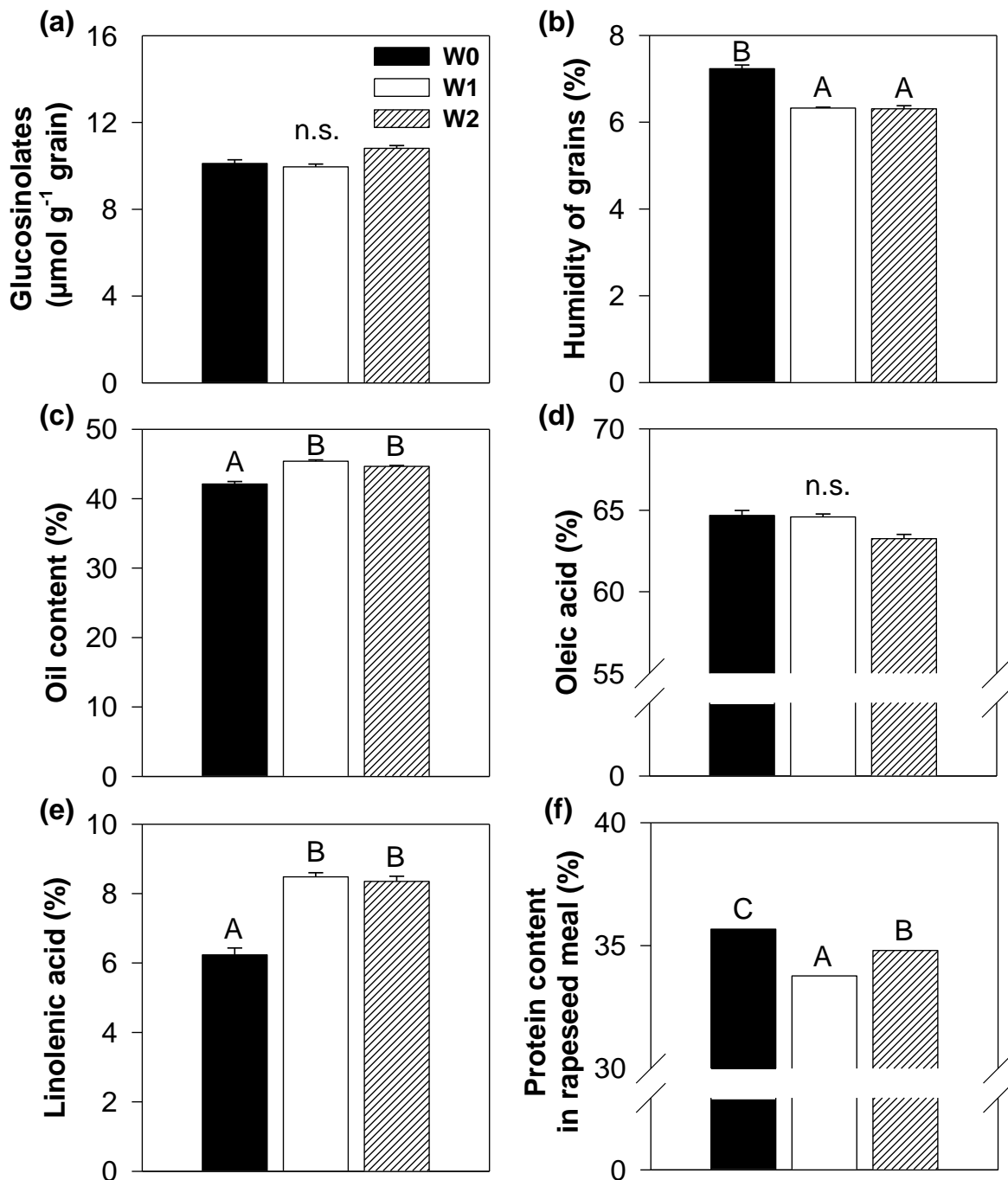
At harvest, N and S contents were determined in straw, pod-walls and grains. In straw, N content was significantly decreased in early waterlogged plants, but not in late waterlogged plants (Fig. 3-5e). Sulfur contents of the straw did not differ between the both waterlogging treatments and the corresponding control (Fig. 3-5f). The N as well as the S content of the pod-walls was significantly increased after waterlogging at floral bud appearance, but under waterlogging at stem elongation N and S contents of waterlogged plants were comparable to those of non-waterlogged plants (Fig. 3-5e, f). The N content in the grains displayed the highest value in non-waterlogged plants (Fig. 3-5e). Significantly lower N contents could be measured after late waterlogging, at which the reduction was about 23%. The lowest N content with a reduction of 34% could be found in plants waterlogged at BBCH 31 (Fig. 3-5e). Grain S content was significantly reduced after early and late waterlogging (Fig. 3-5f).



**Fig. 3-5:** (a)+(c)+(e) N and (b)+(d)+(f) S content of the whole plant separated in shoot and flower at the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 31 [(a)+(b)], at BBCH 55 [(c)+(d)] and after harvest [(e)+(f)]. Treatments were fully drained (W0), waterlogged at BBCH 31 (W1) or waterlogged at BBCH 55 (W2). Bars represent mean + standard error (n=3). (a)- (d) Asterisks (\*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ ) indicate significant differences between drained and waterlogged plants; (e) + (f) different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between drained and waterlogged plants; n.s. indicates no significant difference.

### 3.4.3 Seed quality

After harvest, not only yield but also seed quality parameters were determined. Regarding the glucosinolates, no significant differences in their content after any waterlogging treatment could be detected (Fig. 3-6a). The humidity of the grains after harvest displayed a significant decrease of 13% after both waterlogging treatments compared to the corresponding control (Fig. 3-6b). Oil content significantly increased from 42% of non-waterlogged plants to 45% of waterlogged plants (Fig. 3-6c). In addition, variations in fatty acid composition of the oil were visible. Here, the content of the monounsaturated fatty acid oleic acid did not change significantly (Fig. 3-6d), but the polyunsaturated fatty acid linolenic acid showed a significant increase of 35% after both waterlogging treatments (Fig. 3-6e). Additionally, the protein content of the rapeseed meal was analyzed and ranged in the descending order: control > late waterlogging > early waterlogging (Fig. 3-6f).



**Fig. 3-6: Quality parameters after harvest at maturity. (a) Glucosinolates, (b) humidity of the grains, (c) oil content, (d) oleic acid content, (e) linolenic acid content and (f) protein content in the rapeseed meal were determined.** Treatments were fully drained (W0), waterlogged at BBCH 31 (W1) or waterlogged at BBCH 55 (W2). Bars represent means + standard errors ( $n=3$ ). Different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments; n.s. indicates no significant difference.

### 3.5 Discussion

Waterlogging events become increasingly problematic for oilseed rape production, also in Europe and North America, due to the man-induced climate change (IPCC,

2014). Most of the studies on the effects of waterlogging on rapeseed focused on waterlogging tolerance of different cultivars (Zou et al., 2014; Xu et al., 2015) or evaluated the effects of plant growth regulator application during waterlogging (Zhou et al., 1997; Leul and Zhou, 1998), while only very few studies addressed the effects of waterlogging at different developmental stages (Zhou and Lin, 1995). However, developmental stage seems to be a factor which should not be neglected for determining yield losses induced by waterlogging. In the present study, the effects of waterlogging on growth, grain yield and yield components as well as on nutrient concentrations and seed quality were tested.

#### *Effects of waterlogging on fresh weight, plant behavior and nutrient status*

The present study clearly shows that waterlogging at the beginning of stem elongation stage affects plant growth more than waterlogging at floral bud appearance. Plants waterlogged at stem elongation showed a strongly reduced shoot height which is in line with the studies of Zhou and Lin (1995) and Leul and Zhou (1998). Additionally, older leaves turned purple after waterlogging (Fig. 3-1), which was also observed by Gutierrez-Boem et al. (1996). Purple coloration by anthocyanins is a common signal induced by various stresses, not only in rapeseed (Chalker-Scott, 1999; Gould, 2004). Nutrient deficiency (e.g., N, P or Mg), can also result in anthocyanin accumulation (Lawanson et al., 1972; Lovdal et al., 2010; Kobayashi et al., 2012). In this study, N deficiency, induced by the waterlogging stress, may be responsible for the anthocyanin formation of older leaves. This hypothesis is supported by the fact that shoots of waterlogged rapeseed plants had severely reduced N contents (Fig. 3-5a), which is in line with the study of Zhou et al. (1997). The functional significance for anthocyanin accumulation has not yet been conclusively clarified, but it seems likely that anthocyanins act as light attenuators to control an efficient chlorophyll breakdown and thus enable a better nutrient retrieval of senescing leaves (Koeslin-Findeklee et al., 2015).

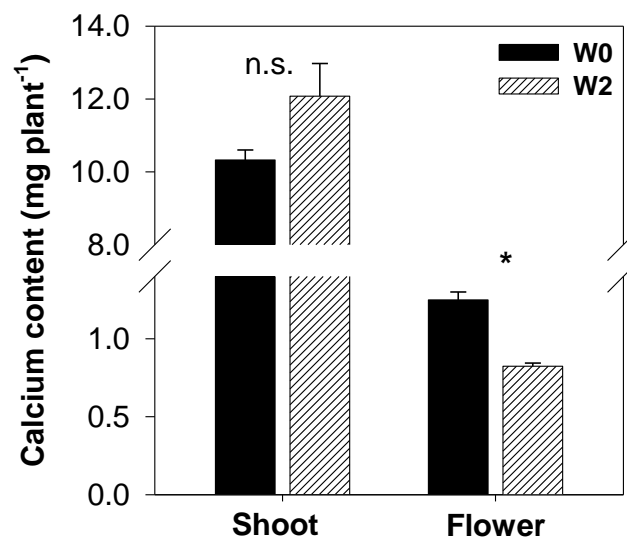
Not only the older leaves showed discolorations, even in younger leaves yellowing and leaf chlorosis could be observed. Analyzing the S contents of the flower including the upper leaves indicated that a severe S deficiency may be responsible for these examined symptoms (Fig. 3-5b). The observed S deficiency may be caused by the N deficiency the plants suffered from, since N and S metabolism are closely linked to each other (Kopriva and Rennenberg, 2004). For example, the carbon skeleton of the S-containing amino acid cysteine derives from the N assimilation pathway, whereas the sulfide derives from the S assimilation (Kopriva and Rennenberg, 2004). In this synthesis step, N and S metabolism are directly linked. Furthermore, under N deficiency, activities of multiple S-assimilating enzymes, such as ATP sulphurylase, APS reductase and O-acetylserine lyase, are reduced (Kopriva and Rennenberg, 2004).

Moreover, it can be assumed that nutrient uptake of the rapeseed plants was severely hampered due to the waterlogging. This was also shown by Gutierrez-Boem et al. (1996), who reported significantly decreased concentrations of N, P, K,

and Ca after 7 or 14 d waterlogging. Reduced ATP concentrations in the roots due to the oxygen-deficient conditions may be the reason for the decreased nutrient uptake (Gutierrez-Boem et al., 1996; Armstrong and Drew, 2002). Plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPases, transporting ions across the plasma membrane, are impaired by low ATP concentrations, which results in lowered ion transport activities and finally nutrient deficiencies (Elzenga and van Veen, 2010).

Another important observation, namely early waterlogged rapeseed plants could not fully recover from the waterlogging treatment and had significantly lowest fresh weights at harvest (Fig. 3-2), was made. High impacts of waterlogging on vegetative stages was also determined by Leul and Zhou (1998), who showed that rapeseed waterlogged at stem elongation, recovered afterwards, but the adverse effect of waterlogging on growth remained up to maturity. Similar results were obtained in the study of Zhou et al. (1997). They showed that waterlogging at seedling stage retarded the physiological functions of the plants and that these retardations remained afterwards, finally resulting in significant decrease of yield (Zhou et al., 1997). Additionally, in our study, roots of waterlogged rapeseed plants rotted and fine roots were decomposed, resulting in a damage of the roots, which was also observed by Zou et al. (2014), so that the plants were not able to take up nutrients in sufficient amounts (Fig. 3-5).

Waterlogging at floral bud appearance resulted in a significantly reduced fresh weight of the flower (Fig. 3-2b), because plants waterlogged at bud appearance displayed main racemes which first started to wilt and then folded over and became senescent (Fig. 3-3a,b). The reason for wilting and folding over is most probably a result of Ca deficiency (Zorn et al., 2016). Significantly reduced Ca content of the flower confirmed this assumption (Fig. 3-7).



**Fig. 3-7: Calcium content of the whole plant separated in shoot and flower at the end of a 14 d waterlogging period at BBCH 55.** Treatments were fully drained (W0) or waterlogged at BBCH 55 (W2). Bars represent mean + standard error (n=3). Asterisks (\*  $P \leq 0.05$ ) indicate significant differences between drained and waterlogged plants; n.s. indicates no significant difference.

Surprisingly, late waterlogged rapeseed could compensate the loss of the main raceme by producing lateral branches (Fig. 3-8), compensating for fresh weight of straw and pod-walls between non-waterlogged and waterlogged plants (Fig. 3-2c). An increased production of lateral branches in response to abiotic stress was also shown by Young et al. (2004) who observed an increase in the number of lateral branches after the removal of a heat stress period in rapeseed.



**Fig. 3-8: Growing secondary raceme in the leaf axil after late waterlogging.**

Nitrogen and S contents of the shoot were only transiently changed by waterlogging at floral bud appearance (Fig. 3-5c, d), because at harvest, N and S contents of the straw were not significantly different (Fig. 3-5e, f). Similar results were obtained by Zhou et al. (1997) where waterlogging at flowering did not decrease N content in harvested leaf, stem and pods.

#### *Effect of waterlogging on yield and its corresponding components*

In this study, a waterlogging event during the stem elongation resulted in a loss of 25%, the highest significant reduction in grain yield (Fig. 3-4a), while waterlogging of plants at floral bud appearance reduced grain yield only by 15% (Fig. 3-4a). These results are mainly in agreement with the study of Zhou and Lin (1995), in which rapeseed plants were waterlogged for 30 d at seedling, floral bud appearance, flowering and silique formation stage. Waterlogging applied at seedling and floral bud appearance resulted in a 21% and 13% yield reduction which is in a comparable range to the findings presented here. Together with the results of several other studies (Zhou and Lin, 1995; Zhou et al., 1997; de San Celedonio et al., 2014) the hypothesis supports that vegetative developmental stages, as seedling and shoot elongation, are more susceptible to waterlogging than generative stages, such as floral bud appearance stage. Xu et al. (2015), as well as Zhou (1994) concluded that the water demand at flowering stages is much higher than at seedling stages, because plants require plenty of water for floral organ morphogenesis, leading to a

higher waterlogging tolerance. With regard to the measurements of this study, this hypothesis is rejected, because when the plants become waterlogged, main racemes start to wilt, so that the floral organ do not receive any water (Fig. 3-3). Furthermore, the hydraulic conductivity of the roots decreases during waterlogging (Holbrook and Zwieniecki, 2003), which is mediated by a permeability decrease of the aquaporins in the root plasma membrane (Tournaire-Roux et al., 2003). These changes result in an inhibited water absorption and the plants suffers from water stress, although enough water is available. In our opinion, the reason for the better tolerance of waterlogging stress in generative stages is the better regeneration ability of the rapeseed plants in these stages. Gan et al. (2004) also revealed a strong ability of *Brassica* plants to recover from abiotic stress. In this study, it was observed that indeed rapeseed plants started to produce secondary inflorescences at the leaf axils shortly after the end of the waterlogging period (Fig. 3-8), which is in line with Young et al. (2004). Furthermore, plants at generative stages have already taken up the majority of nutrients that are important for their growth, of which most of the nutrients are now remobilized from older tissues (Marschner, 2002). In contrast, plants at vegetative stages take up most of the nutrients by the roots and transport them to the growing organs, which is not possible during and after waterlogging because roots are impaired by the waterlogging.

Regarding the yield components, differences between waterlogging at stem elongation and waterlogging at floral bud appearance stage could be observed (Fig. 3-4). Plants, waterlogged at stem elongation, displayed a significantly reduced number of pods per container, which was almost exclusively the reason for the yield loss ( $R^2: 0,977$ ), whereas waterlogging at BBCH 55 resulted in a decreased thousand kernel weight (Fig. 3-4d). We concluded, that waterlogging in these developmental stages impair the flower fertility, thus leading to a hampered fruit and seed development.

#### *Effects of waterlogging on oilseed quality*

In rapeseed production, not only oil yield but also oil quality is of economic importance. Because oil is used for human nutrition and byproducts of oil extraction, such as oil cake and oil extraction meals, are fed to livestock, quality is an important factor for usage of the oil. Important oil quality criteria are grain humidity, glucosinolate and oil content as well as the fatty acid composition. Glucosinolates are sulfur containing, secondary plants metabolites commonly produced by Brassicaceae as a protection against herbivores (Mithen, 1992). Pigs fed with glucosinolate rich rapeseed meal suffered from a reduced weight increase and thyroid problems (Schöne et al., 1997). For this reason, glucosinolate contents in animal feed were lowered by breeding, so that the high-protein rich seed meal could be used as animal food. In this study, glucosinolate content in the grains was not influenced by the waterlogging treatments (Fig. 3-6a), which was not surprising because a double low (low erucic acid and low glucosinolates) variety was used in this experiment, which means low glucosinolate content is genetically determined (Howell et al., 2003). However, Fismes et al. (2000) showed in N and S fertilization experiments that



glucosinolate content can vary, even in double low varieties, but never exceeded the threshold limit of 18 mmol<sup>-1</sup> per g grain fixed by the European norm. This is in contrast to the results of Xu et al. (2015). In that study, waterlogged rapeseed cultivars showed higher glucosinolate contents than non-waterlogged. Unfortunately, in the study of Xu et al. (2015) remains unclear whether double low or single low (low erucic acid and higher glucosinolates) varieties were used, which could explain the obtained results.

Regarding the protein content in the rapeseed meal, which is also an important factor for animal nutrition, waterlogging resulted in significant decreases of protein content in both waterlogging treatments (Fig. 3-6f). The reason is obvious: N uptake in plants waterlogged at stem elongation was impaired, resulting in significantly decreased N, and thus, protein content in the grains (Fig. 6e, Gutierrez-Boem et al., 1996). This is not necessarily problematic, because protein content and oil content are strongly negative correlated, meaning high protein content decreases oil content and vice versa (Brennan et al., 2000). High oil contents are highly profitable for farmers, because they are paid for the oil content (Hauska et al., 2007). In some countries, e.g. in Germany, farmer's price is calculated *via* a premium system where each additional percent of oil will be weighed 50% higher than each additional percent of grain yield (Hauska et al., 2007).

Analysis of the oil content revealed an increase of this parameter by waterlogging treatment (Fig. 3-6c). Both waterlogging treatments led to significantly higher oil contents compared to the corresponding control (Fig. 3-6c). In the study of Xu et al. (2015) oil content was not significantly changed among the analyzed varieties after waterlogging, but oil yield was decreased. In the present study, seed yield reductions could be alleviated by increased oil contents after waterlogging, at least after waterlogging at floral bud appearance (Fig. 3-6). Moreover, oil yield was only significantly reduced after waterlogging at stem elongation, plants that were waterlogged at floral bud appearance reached oil yields similar to the controls (Fig. 3-6). Concerning the oleic acid content, a monounsaturated fatty acid, no apparent changes could be measured, which is in accordance with the study of Xu et al. (2015). In addition, they determined significant increases in the content of polyunsaturated acids, such as linolenic acids, which was again, comparable to our results (Fig. 3-6e). Waterlogging promotes formation of reactive oxygen species (ROS) which cause severe damages to cell membranes (Li et al., 2011). An altered fatty acid profile might contribute to a detoxification of ROS by an increased activity of linolenic acid desaturases leading to higher linolenic acid content. So far, only few studies have focused on waterlogging and fatty acid alterations and further research on this topic is needed.

### 3.6 Conclusions

In this study, we could demonstrate that waterlogging events occurring in vegetative developmental stages affect plant growth, nutrient accumulation and floral fertility,

finally resulting in lower yields. Waterlogging in generative stages impaired plants transiently. Although a high regeneration capacity due to the formation of secondary racemes led to lower yield reductions, oil quality seems not to be impaired by waterlogging. In contrast, the total oil content and content of the polyunsaturated fatty acid linolenic acid significantly increased. Reasons for that phenomenon are still unclear and have to be elucidated in further studies.

### Acknowledgements

Anna-Catharina Wollmer gratefully acknowledges the financial support provided by the Vereinigte Hagelversicherung VVaG, Gießen. The authors thank the Norddeutsche Pflanzenzucht (NPZ) Lembke, Hohenlieth for performing NIRS analysis.

### 3.7 References

- Araki, H., A. Hamada, M. A. Hossain, and T. Takahashi, 2012:** Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crop Res.* 137, 27–36.
- Armstrong, W., and M. C. Drew, 2002:** Root growth and metabolism under oxygen deficiency. In: Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi (eds) *Plant roots: The hidden half* (3<sup>rd</sup> Edition). Marcel Dekker, New York and Basel, 729-761.
- Brennan, R. F., M. G. Mason, and G. H. Walton, 2000:** Effect of nitrogen fertilizer on the concentrations of oil and protein in canola (*Brassica napus*) seed. *J. Plant Nutr.* 23 (3), 339-348.
- Chalker-Scott L., 1999:** Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochem. Photobiol.* 70, 1-9.
- Colmer, T. D., and L. A. C. J. Voesenek, 2009:** Flooding tolerance: Suites of plant traits in variable environments. *Funct. Plant Biol.* 36, 665-681.
- de San Celedonio, R. P., G. L. Abeledo, and D. J. Miralles, 2014:** Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant Soil* 378, 265-277.
- Elzenga, J. T. M., and H. van Veen, 2010:** Waterlogging and plant nutrient uptake. In: S. Mancuso and S. Shabala (eds) *Waterlogging signalling and tolerance in plants*. Springer, Berlin and Heidelberg, 23-35.
- FAO, 2016:** Food Outlook – Biannual Report on global food markets – June 2016. <http://www.fao.org/3/a-I5703E.pdf>, accessed: 20.03.2017.
- Fismes, J., P. C. Vong, A. Guckert, and E. Frossard, 2000:** Influence of sulfur on apparent N-use efficiency, yield and quality of oilseed rape (*Brassica napus* L.) grown on a calcareous soil. *Eur. J. Agron.* 12, 127-141.
- Gan, Y., S. V. Angadi, H. Cuforth, D. Potts, V. V. Angardi, and C. L. McDonald, 2004:** Canola and mustard response to short periods of temperature and water stress at different developmental stages. *Can. J. Plant Sci.* 84, 697-704.
- Gould, K. S., 2004:** Nature's Swiss army knife: The diverse protective roles of anthocyanins in leaves. *J. Biomed. Biotechnol.*, 314-320.

- Gutierrez-Boem, F.H., R.S. Lavado, and C.A. Porcelli, 1996:** Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rapeseed. *Field Crop Res.* 47, 175-179.
- Hauska, D., C. Oertel, L. Alpmann, D. Stelling, and H. Busch, 2007:** Breeding progress towards high oil content in oilseed rape (*Brassica napus* L.) - essential innovations to meet current and future market needs. In *Proc. 12th International Rapeseed Congress Wuhan China 1*, 159-162.
- Hohmann, M., A. Stahl, J. Rudloff, B. Wittkop, and R. J. Snowdon, 2016:** Not a load of rubbish: simulated field trials in large-scale containers: *Plant Cell Environ.* 39, 2064–2073.
- Holbrook, N. M., and M. A. Zwieniecki, 2003:** Plant biology – Water gate. *Nature* 425, 361.
- Howell, P. M., A. G. Sharpe, and D. J. Lydiate, 2003:** Homoeologous loci control the accumulation of seed glucosinolates in oilseed rape (*Brassica napus*). *Genome* 46, 454-460.
- Huang, B., J. W. Johnson, S. Nesmith, and D. C. Bridges, 1994:** Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *J. Exp. Bot.* 45, 193-202.
- IPCC, 2014:** Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of working groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.
- IUSS Working Group WRB, 2015:** World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015, International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. *World Soil Resources Reports No. 106*, FAO, Rome.
- Khabaz-Saberi, H., T. L. Setter, and I. Waters, 2006:** Waterlogging induces high to toxic concentrations of iron, aluminum, and manganese in wheat varieties on acidic soil. *J. Plant Nutr.* 29, 899–911.
- Kobayashi, N. I., T. Saito, N. Iwata, Y. Ohmae, R. Iwata, K. Tanoi, and T. M. Nakanishi, 2013:** Leaf senescence in rice due to magnesium deficiency mediated defect in transpiration rate before sugar accumulation and chlorosis. *Plant Physiol.* 148, 490-501.
- Koeslin-Findeklee, F., V. S. Rizi, M. A. Becker, S. Parra-Londono, M. Arif, S. Balazadeh, B. Mueller-Roeber, R. Kunze, and W. J. Horst, 2015:** Transcriptomic analysis of nitrogen starvation- and cultivar-specific leaf senescence in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Plant Sci.* 233, 174-185.
- Kopriva, S., and H. Rennenberg, 2004:** Control of sulfate assimilation and glutathione synthesis: interaction with N and C metabolism. *J. Exp. Bot.* 55, 1831-1842.
- Lawanson A. O., B. L. Akpe, B. B. Akindele, and P. B. Fasalojo, 1972:** Time-course of anthocyanin formation during deficiencies of nitrogen, phosphorus and potassium in seedlings of *Zea mays* Linn. var. E.S. 1. *Z. Pflanzenphysiol.* 66, 251-253.
- Leul, M., and W. Zhou, 1998:** Alleviation of waterlogging damage in winter rape by application of uniconazole – Effects on morphological characteristics, hormones and photosynthesis. *Field Crop Res.* 59, 121-127.
- Li, C., D. Jiang, B. Wollenweber, Y. Li, T. Dai, and W. Cao, 2011:** Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Sci.* 180, 672–678.
- Lovdal T., K. M. Olsen, R. Slimestad, M. Verheul, and C. Lillo, 2010:** Synergetic effects of nitrogen depletion, temperature, and light on the content of phenolic

- compounds and gene expression in leaves of tomato. *Phytochemistry* 71, 605-613.
- Malik, A. I., T. D. Colmer, H. Lambers, T. L. Setter, and M. Schortemeyer, 2002:** Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytol.* 153, 225–236.
- Marschner, H., 2002:** Marschner's mineral nutrition of higher plants. Second edition. Academic Press Inc., London, United Kingdom.
- Marti, J., R. Savin, and G. A. Slafer, 2015:** Wheat yield as affected by length of exposure to waterlogging during stem elongation. *J. Agro. Crop Sci.* 201, 473-486.
- Mithen, R., 1992:** Leaf glucosinolate profiles and their relationship to pest and disease resistance in oilseed rape. *Euphytica* 63, 71-83.
- Ponnamperuma, F. N., 1972:** The chemistry of submerged soil. *Adv. Agron.* 24, 29-96.
- Schöne, F., B. Rudolph, U. Kirchheim, and G. Knapp, 1997:** Counteracting the negative effects of rapeseed and rapeseed press cake in pig diets. *Br. J. Nutr.* 78, 947-962.
- Statista, 2017:** Anbaufläche von Raps weltweit in den Jahren 2003/04 bis 2016/17 (in Millionen Hektar). <https://de.statista.com/statistik/daten/studie/443207/umfrage/anbauflaeche-von-raps-weltweit>, accessed: 20.03.2017.
- Steffens, D., B. W. Hütsch, T. Eschholz, T. Lošák, and S. Schubert, 2005:** Water logging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity. *Plant Soil Environ.* 51, 545–552.
- Striker, G. G., 2012:** Flooding Stress on Plants: Anatomical, morphological and physiological responses. In: Mworira JK (ed) *Botany. InTech*, 3-28.
- Tournaire-Roux, C., M. Sutka, H. Javot, E. Gout, P. Gerbeau, D.-T. Lu, R. Bligny, and C. Maurel., 2003:** Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature* 425, 393-397.
- Xu, M., H. Ma, L. Zeng, Y. Cheng, G. Lu, J. Xu, X. Zhang, and X. Zou, 2015:** The effect of waterlogging on yield and seed quality at the early flowering stage in *Brassica napus* L. *Field Crop Res.* 180, 238-245.
- Young, L. W., R. W. Wilen, and P. C. Bonham-Smith, 2004:** High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. *J. Exp. Bot.* 396, 485-495.
- Zhou, W. J., 1994:** Oilseed rape cultivation. In: Ding YS (ed) *Cultivation of crops*. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai, pp 357-380.
- Zhou, W., and X. Lin, 1995:** Effects of waterlogging at different growth stages on physiological characteristics and seed yield of winter rape (*Brassica napus* L.). *Field Crop Res.* 44, 103-110.
- Zhou, W., D. Zhao, and X. Lin, 1997:** Effects of waterlogging on nitrogen accumulation and alleviation of waterlogging damage by application of nitrogen fertilizer and mixtalol in winter rape (*Brassica napus* L.). *J. Plant Growth Reg.* 16, 47-53.
- Zorn, W., G. Marks, H. Heß, and W. Bergmann, 2016:** *Handbuch zur visuellen Diagnose von Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen*. Springer Fachmedien Wiesbaden. doi: 10.1007/978-3-662-49145\_1.
- Zou, X. L., C. W. Hu, L. Zeng, Y. Cheng, M. W. Xu, and X. K. Zhang, 2014:** A comparison of screening methods to identify waterlogging tolerance in the field of *Brassica napus* L. during plant ontogeny. *PLoS ONE* 9 (3): e89731. doi:10.1371/journal.pone.0089731.

## **4. Kapitel**

### **Grain storage protein concentration and composition of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) as affected by waterlogging events during stem elongation or flowering**

Anna-Catharina Wollmer, Britta Pitann und Karl Hermann Mühling

Journal of Cereal Science

(submitted)

#### 4.1 Abstract

Maintaining grain quality of winter wheat under abiotic stresses is important for end-use functional properties. While changes in protein concentration and protein composition have been shown for drought and heat events, knowledge on effects of waterlogging on protein quality are scarce. Therefore, two winter wheat cultivars differing in baking properties were cultivated in a large-scale container experiment and exposed to waterlogging for 14 d at two different growth stages: (1) at BBCH 31 (stem elongation stage) and (2) at BBCH 51 (beginning of ear emergence). Analysis of protein concentration revealed a significant increase, but protein content per grain was decreased. Analysis of protein composition displayed significant changes after both waterlogging treatments. Waterlogging at stem elongation resulted in a decreased concentration of  $\omega$ -gliadins in both cultivars. HMW glutenins increased after waterlogging at stem elongation and at ear emergence. In both cultivars, LMW B-type glutenins decreased after waterlogging at ear emergence. In this study, we could show that waterlogging, occurring in generative developmental stages, enhance grain protein concentration, but not necessarily protein content, and that waterlogging causes shifts in grain protein composition.

Key words: waterlogging, winter wheat, storage protein composition, HMW-glutenins

## 4.2 Introduction

Waterlogging is a major ecological and agronomic problem affecting crop production around the world. Frequent soil waterlogging occurs in many regions of the world, e.g. Australia, India and China (Setter et al., 2009; Li et al., 2011) due to heavy rainfalls, poor soil drainage or a flat topography. In Europe and North America waterlogging events also occur more frequently, mainly triggered by an increased frequency and intensity of heavy precipitation events which are induced by the climate change (IPCC, 2014).

Previous studies have shown that winter wheat is susceptible to waterlogging resulting in several growth and developmental impairments (Malik et al., 2002; Robertson et al., 2009). When winter wheat is affected by waterlogging, plant roots switch from aerobic to anaerobic respiration due to the low oxygen concentration in soil (Armstrong, 1979; Colmer and Voesenek, 2009). Energy production is strongly restricted with the conversion of the plant metabolism to fermentation (Colmer and Voesenek, 2009) leading to an inhibition in water and nutrient absorption. Furthermore, an impaired photosynthesis (Li et al., 2011) results in inhibited root and shoot growth and accelerated leaf senescence (Huang et al., 1994; Malik et al., 2002). These general reductions in shoot growth can be traced back to an impaired tiller production (Malik et al., 2002), leading in generative developmental stages, to a reduced number of spikes per plant (Robertson et al., 2009). Additionally, waterlogging can also cause floret infertility resulting in lower grain numbers per spike (Marti et al., 2015). In sum, yield is severely reduced by waterlogging which has been shown for wheat and barley in several studies (de San Celedonio et al., 2014, Marti et al., 2015).

In wheat production, not only yield is of great importance, but a special focus is also to produce wheat with a high bread-making quality. Grain protein concentration and composition are two major components determining nutritional and end-use properties of the dough. Grain protein concentrations of 12 to 14% in the kernel dry weight are considered necessary to produce good and constant bread loaf volumes. Additionally, the composition of the gluten proteins, consisting of gliadins and glutenins, determines baking quality, because gliadins contribute to the viscosity and expansibility of the dough, whereas glutenins are essential for dough elasticity (Wieser, 2007).

Genetic and environmental factors as well as fertilization management highly influence grain protein concentration and composition (Delcour et al., 2012, Xue et al., 2016). Existing research has shown that abiotic stress, such as a reduced water availability or an increased temperature, significantly affects seed size and thus milling yield (Guttieri et al., 2001), as well as starch and protein storage, influencing dough properties and baking quality (Blumenthal et al., 1993). Furthermore, more recent studies demonstrate that drought or heat stress during the grain filling phase result in increased protein concentrations (Xie et al., 2003; Labuschagne et al., 2015; Zörb et al., 2017). Drought further causes shifts in the grain protein composition, especially in the glutenin fractions (Zörb et al., 2017). Even though this is known, research on effects on baking quality are still unclear.

However, in the last decade, besides severe drought and heat, also waterlogging events have become a major constraint to crop production, causing serious yield losses (Foulkes et al., 2002; Joshi et al., 2016; Marti et al., 2015) and affecting quality parameters (Nuttal et al., 2017). But studies about effects on wheat quality parameters after waterlogging events are scarce. It still remains unclear, if waterlogging influences the concentration or composition or both of the wheat storage proteins and, therefore, the protein quality.

Thus, the aim of this study was to answer the question whether waterlogging stress affects the total grain protein concentration and if concentrations of the gliadin and glutenin fractions, as well as the gluten subunit pattern, are altered contributing to a changed protein composition.

### 4.3 Material and methods

#### 4.3.1 Experimental setup

Two winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars, JB Asano (Saatzucht Breun, Herzogenaurach, Germany) and Kredo (Nordsaat Saatzeit GmbH, Langenstein, Germany), belonging to different baking quality classes according to the German Federal Office of Plant Varieties, were cultivated in large containers (height: 0.9 m, area: 0.16 m<sup>2</sup>, volume: 120 L). The containers were filled with soil that was collected separately in topsoil and subsoil from the experimental farm “Hohenschulen” of Kiel University, Germany. It was classified as Cambisol according to WRB 2015 (IUSS Working Group WRB, 2015). The soil was air dried and homogenized, and then filled into the containers: (1) gravel layer as drainage, (2) mixture of sandy loam subsoil and sand (1 : 1 w/w), and (3) mixture of loamy sand topsoil with sand (9 : 1 w/w). The sandy loam subsoil contained: 4 g kg<sup>-1</sup> organic matter, 0.3 g kg<sup>-1</sup> total N, 0.04 g kg<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>O and 0.05 g kg<sup>-1</sup> P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>; pH was 5.5. The loamy sand topsoil contained: 15 g kg<sup>-1</sup> organic matter, 0.9 g kg<sup>-1</sup> total N, 0.12 g kg<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>O and 0.11 g kg<sup>-1</sup> P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>; pH was 5.8. In October 2015, 80 seeds of both cultivars were sown into the respective containers. In the beginning of the growing season, seedlings were thinned to 64 plants per container. Wheat plants were grown to maturity over its entire lifecycle in a non-temperate greenhouse at the experimental station of Kiel University, Kiel (54°20' 50"N, 10°6' 55"E) in the growth season 2015-16. Fertilizer application followed standard applications in the field, but were given as nutrient solution to ensure uniform nutrient availability. Plant protection was applied as required. Water content was applied at 60% water holding capacity (WC). Climate data were recorded once per hour throughout the whole vegetation period by using a data logger (EasyLog data logger, EL-USB-1, Lascar Electronics, Whiteparish, UK).

#### 4.3.2 Treatments

Wheat plants were waterlogged at different times during the life cycle. The waterlogging treatments started (1) at BBCH 31 (first node visible, early waterlogging,



W1) and (2) at BBCH 51 (beginning of ear emergence, late waterlogging, W2) and were imposed for two weeks. The corresponding control (W0) was kept at 60% WC throughout the entire crop cycle. The waterlogging treatment was imposed by watering the containers to approx. 2 cm above the soil surface, which equals approx. 105% WC, after closing the faucets deployed at the bottom of the containers. Re-irrigation, to keep the containers flooded, was done on a daily basis. At the end of the treatments, faucets were opened to allow drainage of the soil to the respective target WC of 60%. After draining, all containers were retained at 60% WC until seed maturity. For the adjustment to the respective target soil water capacity (WC), containers were weighed every second day and, if necessary, water was added to retain target WC. Containers were randomized twice a week.

#### 4.3.3 Plant sampling and analysis

All plants grown in one container were harvested at seed maturity and each plant was separated in straw, chaff and grains. Dry weight (DW) of the fractions was determined by oven-drying the samples at 65°C to constant weight. For further measurements, samples were milled to a fine powder with a ball mill (Retsch, Haan, Germany).

Total N concentration of each fraction was determined by weighing 5 to 10 mg of finely grounded material in tin capsules, followed by measuring the samples by the use of a CNS elemental analyzer (Flash EA 1112 NCS, Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA). A certified wheat flour standard was used as standard (Isotopenstandard Weizenmehl, IVA Analysentechnik, Meerbusch, Germany). Different parameters were calculated by the following equations:

Plant N uptake (g N container<sup>-1</sup>):

$$DW_{straw} \times NC_{straw} + DW_{chaff} \times NC_{chaff} + DW_{grain} \times NC_{grain}; (1)$$

Raw protein concentration of the wheat flour (%):

$$NC_{grain} \times 5.7; (2)$$

Protein yield (kg ha<sup>-1</sup>):

$$NC_{grain} \times grain\ yield; (3)$$

Protein content (g grain g<sup>-1</sup>):

$$\frac{protein\ content\ whole\ grain}{number\ of\ grains}. (4)$$

#### 4.3.4 Extraction and quantification of storage protein fractions

Flour storage proteins were extracted stepwise according to Xue et al. (2016). In brief, 100 mg of whole flour was mixed with 1 mL extraction buffer (0.4 mol L<sup>-1</sup> NaCl, 67 mmol L<sup>-1</sup>, Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 7.7 mmol L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, pH 7.6) to obtain the albumin-globulin fraction. Gliadins were extracted with 0.5 ml 60% (v/v) ethanol and glutenins with 1 mL extraction buffer containing 50% 1-propanol (v/v), 2 mol L<sup>-1</sup> urea, 1% dithiothreitol (DTT), 0.05 mol L<sup>-1</sup> Tris-HCl, pH 7.5. Samples were stored at -20°C until further analysis.

Proteins of each fraction was precipitated by chloroform/methanol precipitation. The sample was mixed with 800 µL methanol, followed by the addition of 400 µL chloroform. After vortexing, 600 µL deionized water were added. Again, samples were vortexed and incubated for 5 min on ice. After centrifugation (13.000 x g, 4°C) the upper phase was discarded, interphase and lower phase were mixed with 600 µL methanol, incubated on ice for additional 5 min and centrifuged again (13.000 x g, 4°C, 5 min). The resulting pellet was dried for 10 min using a vacuum centrifuge (Eppendorf, Hamburg, Germany). The pellet was resolved in 50 µL lysis buffer [8 mol L<sup>-1</sup> urea (serodolit washed), 2 mol L<sup>-1</sup> thiourea (serodolit washed), 4% 3-[(3-cholamidopropyl)dimethylammonio]-1-propansulfonate (CHAPS), 30 mmol L<sup>-1</sup> DTT, 20 mmol L<sup>-1</sup> Tris base] and stored at -20°C. Protein concentrations of each fraction were determined using the 2D Quant-kit (GE-Healthcare, Munich, Germany).

#### 4.3.5 Sodium Dodecyl Sulfate Polyacrylamide Gel Electrophoresis (SDS-PAGE)

To analyze gliadin and glutenin compositions, SDS-PAGE was performed according to Laemmli (1970) by using 12.5% polyacrylamide gels (12.5% separating gels and 6.3% stacking gels) with a size of 7 cm x 8.6 cm x 0.1 cm in a Bio Rad Mini-PROTEAN® Tetra Vertical Electrophoresis Cell (Bio Rad Laboratories, Hercules, USA). Gels were loaded with 2.5 µg gliadin and glutenin per slot, respectively. Four gels were run simultaneously at 70 V for 120 min. For comparison, a molecular weight standard [‘Rotimark 50-150’ (RotiMark, Roth, Crailsheim, Germany)] was used. Proteins were fixed to the SDS-PAGE gels overnight using 40% ethanol *plus* 10% acetic acid. Staining was done using ‘PhastGel™ Blue R’ (according to the manufacturer’s specifications), and then destained with 10% acetic acid until the gel background was clear. After destaining, all gels were scanned with an image scanner (Epson PerfectionV700) at 300 dpi and 16 bits per pixel.

#### 4.3.6 Image Analysis

Gel analysis was performed according to Zörb et al. (2017) with some modifications. Gel electrophoresis images were analyzed using the Gel Analyzer 2010a software (<http://www.gelanalyzer.com/>). Gel lanes and bands were selected automatically by

the software and, if necessary, adjusted manually. The software calculated the raw volume of all bands in each lane. To equalize possible differences between the gels due to the staining, the sum of all band's raw volumes was set to 100% and used as the basis to calculate the percentage of each band of a lane.

#### 4.3.7 Statistical analysis

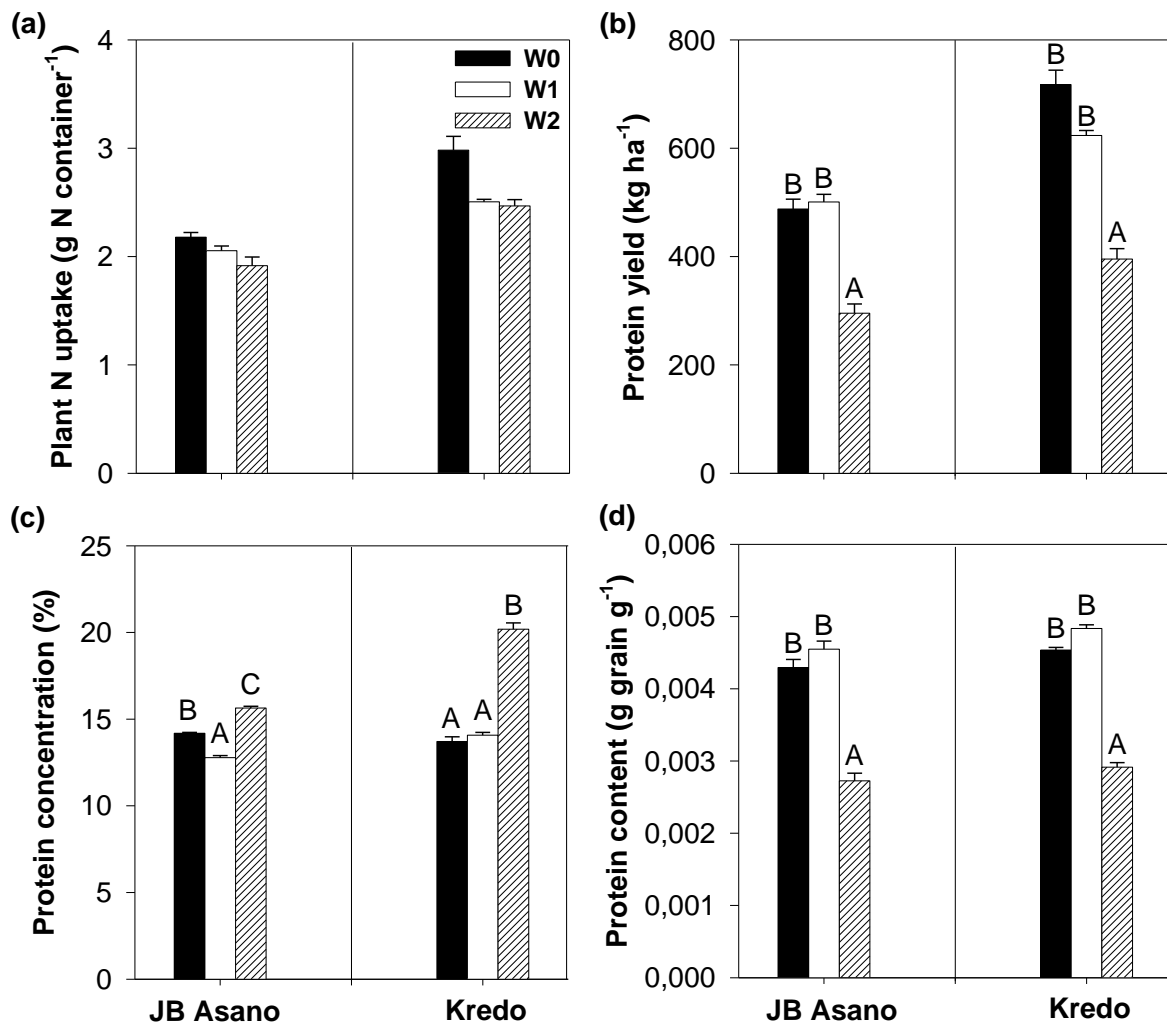
Statistical analysis based on four biological replicates and two technical replicates. Data were statistically analyzed using R software (2017). Effects of treatments were tested using a statistical mixed model. The data were assumed to be normally distributed and to be heteroscedastic after performance of a graphical residual analysis. Based on this model, an analysis of variances (ANOVA) was conducted, followed by multiple contrast tests in order to compare the several levels of the influence factors, respectively.

### 4.4 Results

#### 4.4.1 N uptake and protein yield

Winter wheat N uptake was not affected by early (W1) or late waterlogging (W2) in both cultivars (Fig. 4-1a). While JB Asano took up about 2 g N container<sup>-1</sup>, it was approx. 2.5 g N container<sup>-1</sup> by Kredo.

Early waterlogging did not affect protein yield both in JB Asano and in Kredo (Fig. 4-1b), although in Kredo a tendency to a lower protein yield after early waterlogging was observed (Fig. 4-1b). Plants of both cultivars, which were waterlogged at BBCH 51, showed a significantly reduced protein yield (Fig. 4-1b). In JB Asano, protein yield after W2 was reduced by approx. 40%, while in Kredo the reduction was approx. 55% compared to the corresponding controls (Fig. 4-1b).



**Fig. 4-1: (a) Plant N uptake, (b) protein yield, (c) protein concentration and (d) protein content per grain at harvest of the wheat cultivars JB Asano and Kredo.** Treatments were fully drained (W0), waterlogged at BBCH 31 (W1) or waterlogged at BBCH 51 (W2). Bars represent means + standard errors ( $n=4$ , except JB Asano in W1 and W2 where  $n=5$ ). Different letters above the bars indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between the different waterlogging treatments.

#### 4.4.2 Protein concentration and protein content

Grain protein concentration was significantly reduced by W1 in JB Asano but not in Kredo (Fig. 4-1c). After W2, protein concentrations significantly increased in both cultivars (Fig. 4-1c). In JB Asano, protein concentration rose from 14% in W0 to 16% in the W2 treatment. In Kredo, controls had protein concentrations of 13%, grains of W2 plants reached concentrations of 20% (Fig. 4-1c). Because the increase in the grain protein concentration in the W2 plants could be due to a concentration effect (smaller and shriveled grains, see Fig. 4-2), we calculated the protein content per grain (Fig. 4-1d). Analyzing the protein content per grain showed that, indeed, we had a concentration effect after W2 (Fig. 4-1d). Protein content per grain was significantly decreased in both cultivars after W2, whereas no differences could be detected between W0 and W1 (Fig. 4-1d).



**Fig. 4-2: Example of harvest grains after waterlogging treatments: W0: control, W1: waterlogged at BBCH 31, W2: waterlogged at BBCH 51.**

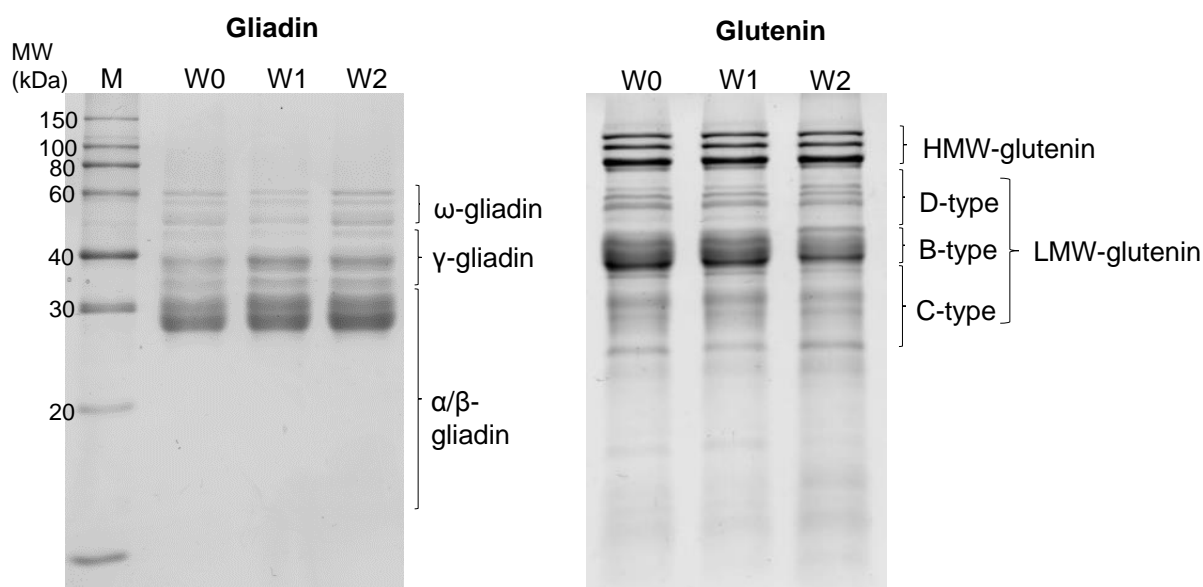
#### 4.4.3 Protein composition

Gliadin and glutenin concentrations were not significantly changed by W1 or W2 in JB Asano (Table 4-1). In Kredo, W2 significantly increased the gliadin as well as the glutenin concentration (Table 4-1). Accordingly, after W2 gluten (gliadins + glutenins) concentration was significantly increased in Kredo but not in JB Asano (Table 4-1). In JB Asano, gluten concentrations tended to decrease, but this tendency was not significant. Concerning the protein composition, gliadin proportion did not change significantly in both cultivars, neither by W1 nor by W2 (Table 4-1). However, glutenin proportion was significantly reduced by W2 in both cultivars, but not by W1 (Table 4-1). Gliadin : glutenin ratio was not affected by any waterlogging treatment in both cultivars (Table 4-1).

**Tab. 4-1: Protein composition as affected by waterlogging treatments.** Different letters in the same column within the wheat cultivar indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments (W0 = control, W1 = early waterlogging, W2 = late waterlogging).

Treatment	Gliadin / mg g <sup>-1</sup> flour		Glutenin / mg g <sup>-1</sup> flour		Gliadin proportion / %		Glutenin proportion / %		Gliadin/ Glutenin		Gluten / mg g <sup>-1</sup> flour	
	JB	Kredo	JB	Kredo	JB	Kredo	JB	Kredo	JB	Kredo	JB	Kredo
	Asano		Asano		Asano		Asano		Asano		Asano	
<b>W0</b>	21.8 a	31.4 a	33.2 a	52.3 a	14.9 a	21.6 a	22.6 b	36.3 b	0.65 a	0.60 a	55.0 a	83.7 a
<b>W1</b>	18.1 a	23.4 ab	30.3 a	50.5 a	14.1 a	16.8 a	23.7 b	35.9 b	0.59 a	0.57 a	48.4 a	73.9 a
<b>W2</b>	20.3 a	40.4 b	30.5 a	60.3 b	12.9 a	20.2 a	19.6 a	29.6 a	0.67 a	0.69 a	46.0 a	102.2 b

Gliadin and glutenin fractions were further separated by SDS-PAGE. An example of the separated fractions is shown in Fig. 4-3. The gliadin fraction was further classified regarding their molecular weight in  $\omega$ -gliadins,  $\gamma$ -gliadins, and  $\alpha/\beta$ -gliadins (Fig. 4-3). The glutenin fraction was classified in a high molecular weight (HMW) sub-fraction and in three low molecular weight (LMW) sub-fractions (D-type, B-type, C-type; Fig. 4-3).



**Fig. 4-3: Example image of the separated wheat storage protein fractions gliadins and glutenins in SDS-gels.** M: molecular weight marker, W0: control, W1: early waterlogged plants, W2: late waterlogged plants.

Gliadin sub-fractions were significantly influenced by waterlogging (Table 4-2a). For the gliadin fraction, in JB Asano as well as in Kredo, 8 protein bands could be detected and their relative quantities were analyzed (Table 4-2b). In JB Asano, the relative quantities of three  $\omega$ -gliadin subunits changed (Table 4-2). Relative quantities of band 3 (MW 49 kDa) was decreased by W1 treatment, but not by W2 (Table 4-2b). The relative quantity of band 2 (MW 58 kDa) was reduced by W2, but not by W1 (Table 4-2b). Concentrations of  $\gamma$ -gliadins and  $\alpha/\beta$ - gliadins were not affected by any waterlogging treatment (Table 4-2a). In Kredo, significant changes in the concentrations of all gliadin subunits could be detected (Table 4-2). Two bands [namely band 1 (MW 63 kDa) and band 3 (MW 47 kDa)] were affected by W1 and W2 (Table 4-2b). Moreover, band 1 was significantly decreased by W1 and W2, whereas band 3 was reduced only by W1 (Table 4-2b). Band 5, belonging to the  $\gamma$ -gliadin sub-fraction, was decreased after W2 treatment (Table 4-2b). The relative quantity of one  $\alpha/\beta$ -gliadin subunit (band 8, MW 24 kDa) increased after W2 (Table 4-2b).

**Tab. 4-2 (a) Percentages of the gliadin sub-fractions of the total gliadin fraction. (b) Pattern of the gliadin subunits, molecular weight and relative abundance of the individual bands in percent as affected by waterlogging treatments.** Different letters in the same row within the wheat cultivar indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments (W0 = control, W1 = early waterlogging, W2 = late waterlogging).

(a)

JB Asano				Kredo			
	$\omega$ -Gliadin	$\gamma$ -Gliadin	$\alpha/\beta$ -Gliadin		$\omega$ -Gliadin	$\gamma$ -Gliadin	$\alpha/\beta$ -Gliadin
<b>W0</b>	15.9 b	33.0	55.5	<b>W0</b>	8.9 b	30.8 b	66.4
<b>W1</b>	12.9 a	32.8	57.2	<b>W1</b>	6.2 a	28.2 ab	69.7
<b>W2</b>	13.8 ab	34.7	53.6	<b>W2</b>	7.8 ab	25.8 a	69.2

(b)

JB Asano					Kredo				
Band	MW /kDa	W0	W1	W2	Band	MW /kDa	W0	W1	W2
1	64	2.9	1.8	2.0	1	63	2.3 b	1.3 a	1.0 a
2	58	2.9 b	2.6 ab	2.1 a	2	57	1.2	1.3	1.5
3	49	7.2 b	6.0 a	7.1 ab	3	47	4.0 ab	2.4 a	3.7 b
4	43	2.5	2.3	2.4	4	43	1.2	1.1	1.6
5	35	23.9	24.2	25.3	5	34	20.8 b	18.1 ab	15.9 a
6	29	8.4	8.6	9.0	6	29	9.1	9.3	9.1
7	26	35.2	37.0	34.3	7	25,5	28.9	28.7	26.8
8	24	19.2	19.2	18.8	8	24	35.5 a	38.9 ab	40.4 b



Regarding the glutenin sub-fractions, in JB Asano as well as in Kredo, significant changes induced by waterlogging could be detected in the high molecular weight subunits (HMW) and in the low molecular subunits (LMW) B-type, but not in the LMW of D-type and C-type (Table 4-3a). For JB Asano, 13 protein bands were detected and 12 protein bands in Kredo (Table 4-3b). In JB Asano, one HMW subunit (band 3, MW 87 kDa) increased after W1 (Table 4-3b). Relative abundance of one band, belonging to the LMW B-type, namely band 8 (45 kDa), was decreased by W2, but not by W1 (Table 4-3b).

In Kredo, the four detected HMW subunits were not influenced by W1 and W2 (Table 4-3b). Analysis of the LWM sub-fractions of Kredo revealed significant changes only in the B-type sub-fraction (Table 4-3a). But a closer look on the sub-fraction pattern showed that significant changes could also be detected in the D-type sub-fraction (Table 4-3b). Band 5, belonging to LMW D-type, was significantly increased after W2 (Table 4-3b). The same effect became obvious in the LMW C-type sub-fraction, where the relative abundance of band 12 was increased by W2 (Table 4-3b). In the LMW B-type sub-fraction, two of the three bands were changed by waterlogging (Table 4-3b). Relative quantities of band 7 (MW 41 kDa) and 9 (MW 32 kDa) were both reduced after W2 (Table 4-3b).

**Tab. 4-3: (a) Percentages of the glutenin sub-fractions of the total glutenin fraction. (b) Pattern of the glutenin subunits, molecular weight and relative abundance of the individual bands in percent as affected by waterlogging treatments.** Different letters in the same row within the wheat cultivar indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments (W0 = control, W1 = early waterlogging, W2 = late waterlogging).

(a)

JB Asano					Kredo				
	HMW	LMW D-type	LMW B-type	LMW C-type		HMW	LMW D-type	LMW B-type	LMW C-type
<b>W0</b>	34.5 a	10.3	42.4 b	14.3	<b>W0</b>	33.4 a	5.0	46.4 b	15.2
<b>W1</b>	38.2 b	8.9	41.1 b	13.0	<b>W1</b>	34.9 ab	5.4	44.5 a	15.9
<b>W2</b>	38.1 b	8.8	37.3 a	13.2	<b>W2</b>	38.7 b	4.9	43.2 a	18.0

(b)

JB Asano					Kredo				
Band	MW /kDa	W0	W1	W2	Band	MW /kDa	W0	W1	W2
1	126	7.3	8.6	8.3	1	122	7.6	7.6	7.5
2	104	8.9	10.1	9.9	2	102	8.5	8.9	9.7
3	87	15.1 a	15.7 b	16.5 ab	3	85	15.1	15.9	17.6
4	80	2.9	3.5	3.8	4	81	2.3	2.3	3.0
5	67	1.7	1.3	1.4	5	62	0.9 a	0.8 a	1.5 b
6	60	3.3	3.1	3.0	6	53,5	4.1	4.5	3.6
7	54	5.2	4.4	4.4	7	41	3.0 b	3.4 b	4.9 a
8	45	6.4 b	7.6 b	4.7 a	8	35,5	12.5	11.9	11.2
9	37	1.1	11.3	10.5	9	32	30.9 b	29.2 ab	26.1 a
10	34	24.6	22.0	22.7	10	26	6.8	7.3	7.0
11	27	7.8	7.5	6.6	11	25	7.0	7.2	7.2
12	25	4.7	3.8	4.5	12	22	1.4 a	1.3 a	3.3 b
13	23	1.8	1.6	2.3					

## 4.5 Discussion

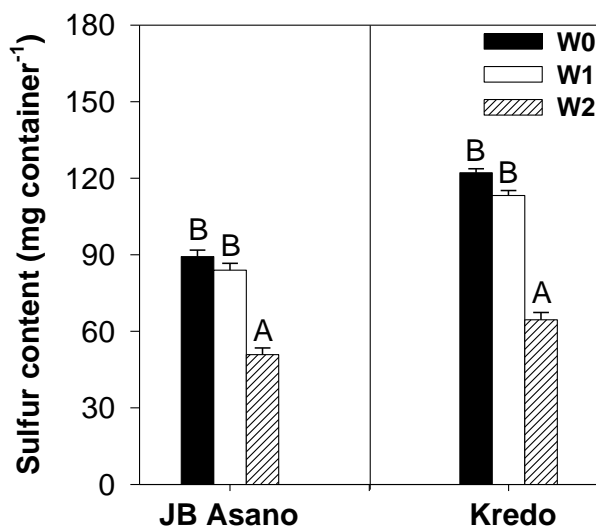
It has been widely shown that waterlogging in winter wheat could result in high yield losses (de San Celedonio et al., 2014; Marti et al., 2015), but the effects of waterlogging on winter wheat quality have not been studied so far. The present study reports the effects of early (BBCH 31) and late (BBCH 51) waterlogging on grain quality parameters such as grain protein concentration and composition.

In this study, it could be demonstrated that concentrations of grain protein and of the gliadin and glutenin fractions as well as the gluten subunit pattern was altered by waterlogging. In general, waterlogging at BBCH 51, but not at BBCH 31, resulted in decreased protein yield, but increased protein concentrations (Fig. 4-1), although plant N uptake was similar in all three treatments. We conclude that a potential N loss due to waterlogging, which has been shown in other studies (Malik et al., 2002; Robertson et al., 2009), could be compensated by taking up sufficient amounts of N after the end of the W1 period. Because during reproductive growth nutrient uptake generally decreases, W2 wheat plants could take up most of the N before the waterlogging period started (Kong et al., 2016). Thus, the corresponding protein yield loss after W2 was mainly due to an insufficient remobilization of N within the wheat plants. Similar results were obtained by Ercoli et al. (2008) who showed that severe drought stress accelerated senescence in wheat and, associated therewith, reduce the nitrogen remobilization efficiency. This observation was also supported by the N harvest index which was comparable between W0 and W1, but was significantly decreased for the W2 treatment (data not shown). A reason for the impaired remobilization may probably be the energy deficit triggered by the switch from aerobic respiration to anaerobic fermentation under waterlogged, hypoxic conditions. Fermentation produces only 2 molecules of ATP, whereas respiration generates 36 ATP molecules (Parent et al., 2008), leading to a lower ATP concentration and possibly affecting protein degrading enzymes and amino acid transporters.

Surprisingly, grain protein concentration increased after W2 (Fig. 4-1c). This was in contrast with the study of Jiang et al. (2009) who described decreasing protein concentrations, and with the study of Xie et al. (2003), who displayed no significant effects of waterlogging on protein concentrations in the grain. Because harvest grains of plants from W2 treatment were smaller and shriveled (see Fig. 4-2), a concentration effect can be speculated about. To proof that, the protein content in mg per g grain (Fig. 4-1d) was analyzed. Indeed, protein content per grain was significantly reduced after late waterlogging. Unfortunately, the both above mentioned studies analyzed only protein concentrations, but lack protein content, so that no further comparisons can be drawn.

However, in the next step, wheat flour was analyzed regarding its protein composition (Table 4-1). On the subject of the glutenin composition, the results exhibited that W1 and W2 lead to an increased relative abundance of two (JB Asano) or three (Kredo) of the four HMW-GS in both cultivars (Table 4-3), which could be crucially influence baking quality. Shewry et al. (2001) pointed out that in European bread wheats three

to five HMW-glutenin subunits (HMW-GS) are expressed, contributing to 45 to 70% of the variation in baking quality. Variations after both waterlogging treatment could also be observed in the relative abundance of the LMW-glutenin sub-fractions. In JB Asano, a decrease of the relative quantity of the LMW B-type sub-fraction could be determined after late waterlogging (Table 4-3). The glutenin subunit pattern exposed that there were also significant changes in the LMW-glutenin subunits (LMW-GS) C-type, but differences were not revealed due to the calculation of the whole LMW C-type sub-fraction (Table 4-3b). In Kredo, analysis of glutenin sub-fractions showed, similar to JB Asano, only changes after waterlogging in LMW B-type, but further analysis exhibited significant variations in the LMW-GS D-type and B-type as well (Table 4-3b). The shift of the abundance of the HMW-GS and LMW-GS might also be a response to the availability of the macronutrient sulfur (S). Plants of both cultivars that have been waterlogged at BBCH 51 had a significantly decreased S content in the grains (Fig. 4-4). This fact is very important for the understanding of the occurring shifts in protein composition, because gliadins and glutenins comprise S-containing amino acids in different proportions (Shewry et al., 2001). Glutenin LMW proteins are S-rich proteins, whereas glutenin HMW proteins contain low to medium S, and  $\omega$ -gliadins are S-poor (Shewry et al., 2001). After waterlogging, an increase in the relative quantity of HMW sub-fraction and a decrease in LMW sub-fractions could be measured. Thus, it can be concluded from these results that low S-proteins increase and high S-proteins decrease because of the S-deficiency triggered by the waterlogging treatment (Shewry et al., 2001).



**Fig. 4-4: Sulfur content in the grains at harvest of the wheat cultivars JB Asano and Kredo. Treatments were fully drained (W0), waterlogged at BBCH 31 (W1) or waterlogged at BBCH 51 (W2).** Bars represent means + standard errors ( $n=4$ , except JB Asano in W1 and W2 where  $n=5$ ). Different letters above the bars indicate significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between the different waterlogging treatments.

In general, the obtained results were in good accordance with other studies analyzing the effects of abiotic stresses on protein concentration and composition in wheat. For example, in the study of Zörb et al. (2017), grain protein concentration and grain

protein composition were analyzed in six bread wheat cultivars under drought stress. Comparable to the results presented here, the gliadin fraction of drought-stressed wheat cultivars was moderately changed, whereas HMW proteins of the glutenin fraction increased and LMW B-type proteins decreased. Dupont et al. (2006) analyzed wheat concerning its protein composition under heat stress and could demonstrate similar shifts in gliadin and glutenin sub-fractions as well, especially the increase of S-poor  $\omega$ -gliadins and HMW-GS.

It can be assumed that the waterlogging induced increase of S-poor HMW-GS and the decrease of S-rich LMW B-type glutenins will affect baking quality as was shown in Zörb et al. (2009). Because glutenins are responsible for dough strength and extensibility (Wieser, 2007), it can be concluded that, with an increase of this fraction, dough resistance increases and extensibility decreases, which will have consequences for end-use quality.

#### 4.6 Conclusions

In this study, we provided the first evidence on the effects of waterlogging events on bread wheat grain protein concentration and composition. We could show that waterlogging, occurring in generative developmental stages, enhance grain protein concentration, but not necessarily protein content, and that waterlogging causes shifts in grain protein composition, most probably impacting the baking quality and the end-user properties of the dough. Specific statements concerning the bread-making quality could not be made at this point, because baking tests to determine the loaf volume, the most direct parameter, have not been carried out in this study. The impact of waterlogging on bread wheat baking quality requires additional research and has to be elucidated in further studies.

#### Acknowledgements

Anna-Catharina Wollmer gratefully acknowledges the financial support provided by the Vereinigte Hagelversicherung VVaG, Gießen.

#### 4.7 References

- Armstrong, W., 1979.** Aeration in higher plants. *Adv Bot Res* 7, 225-332.
- Blumenthal, C., Stone, P. J., Gras, P. W., Bekes, F., Clarke, B., Barlow, E. W. R., Appels, R., Wrigley, C. W., 1993.** Heat-shock protein 70 and dough-quality changes resulting from heat stress during grain filling in wheat. *Cereal Chemistry* 75, 43-50.
- Colmer, T.D., Voeselek, L.A.C.J., 2009.** Flooding tolerance. Suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36, 665-681.

- de San Celedonio, R. P., Abeledo, G. L., Miralles, D. J., 2014.** Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil* 378, 265-277.
- Delcour, J. A., Joye, I. J., Pareyt, B., Wilderjans, E., Brijs, K., Lagrain, B., 2012.** Wheat gluten functionality as a quality determinant in cereal-based food products. *Annual Review of Food Science and Technology* 3, 469-492.
- Dupont, F. M., Hurkman, W. J., Vensel, W. H., Chan, R., Lopez, R., Tanaka, C. K., Altenbach, S. B., 2006.** Differential accumulation of sulfur-rich and sulfur-poor wheat flour proteins is affected by temperature and mineral nutrition during grain development. *Journal of Cereal Science* 44, 101-112.
- Ercoli, L., Lulli, L., Mariotti, M., Masoni, A., Arduini, I., 2008.** Post-anthesis dry matter and nitrogen dynamics in durum wheat as affected by nitrogen supply and soil water availability. *European Journal of Agronomy* 28, 138-147.
- Foulkes, M. J., Scott, R. K., Sylvester-Bradley, R., 2002.** The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: formation of grain yield. *Journal of Agricultural Science* 138, 153-169.
- Guttieri, M. J., Stark, J. C., O'Brien, K., Souza, E., 2001.** Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science* 41, 327-335.
- Huang, B., Johnson, J. W., Nesmith, S., Bridges, D.C., 1994.** Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *Journal of Experimental Botany* 45, 193-202.
- IPCC, 2014.** Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.
- IUSS Working Group WRB, 2015.** World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015, International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106, FAO, Rome.
- Jiang D., Yue, H., Wollenweber, B., Tan, W., Mu, H., Bo, Y., Dai, T., Jing, Y., Cao, W., 2009.** Effects of post-anthesis drought and waterlogging on accumulation of high-molecular-weight glutenin subunits and glutenin macropolymers content in wheat grain. *Journal of Agronomy and Crop Science* 195, 89-97.
- Joshi, M. A., Faridullah, S., Kumar, A., 2016.** Effect of heat stress on crop phenology, yield and seed quality attributes of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agrarmeteorology* 2, 206-215.
- Kong, L., Xie, Y., Hu, L., Feng, B., Li, S., 2016.** Remobilization of vegetative nitrogen to developing grain in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crop Res* 196, 134-144.
- Labuschagne, M. T., Moloi, M. J., 2015.** The influence of abiotic stress conditions on dough mixing characteristics of two hard red spring wheat cultivars. *Journal of Cereal Science* 63, 134-139.
- Laemmli, U. K., 1970.** Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* 227, 680-685.
- Li, C., Jiang, D., Wollenweber, B., Li, Y., Dai, T., Cao, W., 2011.** Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Science* 180, 672-678.
- Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., Setter, T. L., Schortemeyer, M., 2002.** Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist* 153, 225-236.

- Marti, J., Savin, R., Slafer, G. A., 2015.** Wheat yield as affected by length of exposure to waterlogging during stem elongation. *Journal of Agronomy and Crop Science* 201, 473-486.
- Nuttal, J. G., O' Leary, G. J., Panozzo, J. F., Walker, C. K., Barlow, K. M., Fitzgerald G. J., 2017.** Models of grain quality in wheat – a review. *Field Crop Research* 202, 136-145.
- Parent, C., Capelli, N., Berger, A., Crèvecoeur, M., Dat, J. F., 2008.** An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2, 20-27.
- Robertson, D., Zhang, H., Palta, J. A., Colmer, T., Turner, N.C., 2009.** Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. *Crop Pasture Science* 60, 578-586.
- Setter, T. L., Waters, I., Sharma, S. K., Singh, K. N., Kulshreshtha, N., Yaduvanshi, N. P. S., Ram, P. C., Singh, B. N., Rane, J., McDonald, G., Khabaz-Saberi, H., Biddulph, T. B., Wilson, R., Barclay, I., McLean, R., Cakir, M., 2009.** Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India. The importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. *Annals of Botany* 103, 221-235.
- Shewry, P. R., Popineau, Y., Lafiandra, D., Belton, P., 2001.** Wheat glutenin subunits and dough elasticity: findings of the EUROWHEAT project. *Trends in Food Science and Technology* 11, 433-441.
- Wieser, H., 2007.** Chemistry of gluten proteins. *Food Microbiology* 24, 115-119.
- Xie, Z., Jiang, D., Cao, W., Dai, T., Jing, Q., 2003.** Relationships of endogenous plant hormones to accumulation of grain protein and starch in winter wheat under different post-anthesis soil water statuses. *Plant Growth Regulation* 41, 117-127.
- Xue, C., Schulte auf'm Erley, G., Rossmann, A., Schuster, R., Koehler, P., Mühling, K. H., 2016.** Split nitrogen application improves wheat baking quality by influencing protein composition rather than concentration. *Frontiers in Plant Science*, DOI: 10.3389/fpls.2016.00738.
- Zörb, C., Becker, E., Merkt, N., Kafka, S., Schmidt, S., Schmidhalter, U., 2017.** Shift of grain protein composition in bread wheat under summer drought events. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 180, 49-55.
- Zörb, C., Steinfurth, D., Seling, S., Langenkämper, G., Koehler, P., Wieser, H., Lindhauer, M., Mühling, K. H., 2009.** Quantitative protein composition and baking quality of winter wheat as affected by late sulfur fertilization. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 3877-3888.



## **5. Kapitel**

### **Auswirkungen von Staunässe auf den Mikronährstoffgehalt von Winterweizen und Winterraps**

## 5.1 Zielsetzung

Pflanzennährstoffe sind essentiell für das pflanzliche Wachstum und werden in unterschiedlichen Konzentrationen in der Pflanze benötigt. Während Makronährstoffe wie Magnesium, Kalium und Calcium in millimolaren Konzentrationen von der Pflanze benötigt werden, sind von den Mikronährstoffen, wie Mangan, Eisen oder Zink, mikromolare Konzentrationen zur Aufrechterhaltung des Stoffwechsels ausreichend. Überschreitet die Konzentration der Mikronährstoffe den optimalen Bereich, tritt Toxizität auf.

Anhaltende Staunässe verändert die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens (s. Kapitel 1.2). Durch die Abnahme des Sauerstoffgehalts, sinkt das Redoxpotential des Bodens, was zur Reduktion von Mangan- und Eisenoxiden führt und damit deren Löslichkeit erhöht (Ponnamperuma, 1972). Gleichzeitig sind Mikroorganismen in der Lage Mangan- und Eisenoxide als Elektronenakzeptoren in ihrer Atmungskette zu nutzen, wodurch wiederum die Konzentrationen an pflanzenverfügbaren  $Mn^{2+}$  und  $Fe^{3+}$  steigen (Jackson und Drew, 1984) und zu Toxizität führen können (Setter et al., 2009). Über die Auswirkungen von Staunässe auf die Mikronährstoffe Kupfer und Zink ist bisher wenig bekannt. Hernandez-Soriano und Jimenez-Lopez (2012) beschreiben in ihrer Studie eine Zunahme der Löslichkeit von  $Cu^{2+}$  und  $Zn^{2+}$  im Boden unter staunassen Bedingungen. Gleichzeitig konnten sie eine signifikante Abnahme des Ertrags von Gerstenpflanzen durch eine erhöhte Zinkaufnahme beobachten. Steffens et al. (2005) beobachteten hingegen eine Abnahme der Zn-Konzentration im Spross von überstauten Weizen- und Gerstenpflanzen.

Aufgrund der unterschiedlichen Aussagen bisheriger Studien hatte diese Arbeit zum Ziel, zu klären, inwieweit die Mikronährstoffverfügbarkeit nach einer zweiwöchigen Staunässeperiode verändert ist und, ob diese tatsächlich zu Toxizitäten und, damit einhergehend, Ertragsverlusten bei Winterweizen und Winterraps führt.

## 5.2 Material und Methoden

### 5.2.1 Pflanzenmaterial

Für alle durchgeführten Versuche wurden der Winterweizen cv. JB Asano (Saatzucht Josef Breun, Herzogenaurach, Deutschland) und der Winterweizen cv. Kredo (Nordsaat Saatzucht GmbH, Langenstein, Deutschland) verwendet. JB Asano wird vom Bundessortenamt in die Backqualitätsgruppe A eingeteilt, während Kredo als B klassifiziert wird (BSA, 2017). Außerdem wurde die Winterrapsorte Avatar (Norddeutsche Saatzucht Lembcke, Hohenlieth, Deutschland) verwendet.

### 5.2.2 Anzucht

Die Anzucht der Pflanzen erfolgte in einem Kaltgewächshaus auf der Gefäßversuchsstation des Instituts für Pflanzenernährung und Bodenkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Deutschland (54°20' 50"N, 10°6' 55"E). Beide Winterweizensorten sowie der Winterraps wurden bis zur Ernte in Großcontainern (Höhe: 0,9 m, Fläche: 0,16 m<sup>2</sup>, Volumen: 120 L) kultiviert. Als Großcontainer wurden handelsübliche Müllgroßcontainer (SULO Umwelttechnik, Herford, Deutschland) verwendet (Hohmann et al., 2016). Der für die Versuche verwendete Boden stammt vom Versuchsgut Hohenschulen der CAU Kiel und ist nach WRB (2015) als Cambisol klassifiziert. Vor der Befüllung der Container wurde der luftgetrocknete Boden zur Homogenisierung der Bodenstruktur mittels eines Backenbrechers (Retsch Technology GmbH, Haan, Deutschland) zerkleinert. Die Befüllung der Container erfolgte schichtweise: (1) 20 kg Kiesel als Drainageschicht; (2) 100 kg Unterboden gemischt mit Sand im Verhältnis 1 : 1 (w/w); (3) 50 kg Oberboden gemischt mit Sand im Verhältnis 9 : 1 (w/w); (4) 2 kg Oberboden als Saatabdeckung. Zur Simulation einer natürlichen Bodendichte wurde jede Schicht manuell auf eine Lagerungsdichte von ca. 1,4 g cm<sup>3</sup> verdichtet. Die Nährstoffzusammensetzung des Unter- (30-60 cm) und Oberbodens (0-30 cm) ist Tabelle 5-1 zu entnehmen.

Tab. 5-1: Bodenparameter des Versuchsbodens

Probenbezeichnung				Bodennutzung	Bodenart	Kalk-Versorgung VDLUFA I, A5.1.1			Phosphor VDLUFA I, A6.2.1.2		Kalium VDLUFA I, A6.2.1.2		Magnesium VDLUFA I, A6.2.4.2		Schwefel VDLUFA I, A6.4.1	Gesamt-Stickstoff DIN ISO 13878	Organische Substanz DIN ISO 10694	C/N-Verhältnis keine Angabe
Analyse-nummer	Prob.-Nr.	Feld- oder Schlagbezeichnung	Schlag Nr.			pH-Wert	pH-Stufe	optim.pH-Bereich	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> mg/100g	Gehaltsstufe	K <sub>2</sub> O mg/100g	Gehaltsstufe	Mg mg/100g	Gehaltsstufe	S mg/kg	Nges %	Org.S %	Gehaltsstufe
393701	11	HOHENSCHULEN 0-30	1	A	IS	5,8	B	6,1 - 6,7	11	B	12	B	7,9	B	3,5	0,09	1,5	10
393702	12	HOHENSCHULEN 30-60	1	A	sL	5,5	B	6,3 - 7,0	5	A	4	A	8,1	B	<2,0	<0,03	0,4	
		HOHENSCHULEN Mittelw.	1	A	-	5,7	-	-	8		8		8,0		2,8	0,06	1,0	-

Die Düngung der Container erfolgte nach praxisüblichen Aufwandmengen (Tab. 5-2).

Tab. 5-2: Düngung der Container (a) Winterweizen, (b) Winterraps.

(a)

	Herbst	Frühjahr	Frühjahr	N-Gabe	N-Form
N (Harnstoff, SSA)		245 kg ha <sup>-1</sup>	Vegetationsbeginn um 20.03.	70 kg ha <sup>-1</sup> 25 kg ha <sup>-1</sup>	Harnstoff SSA
P (Ca(H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> )	44 kg ha <sup>-1</sup>		Schossbeginn (BBCH 30/31)	80 kg ha <sup>-1</sup>	Harnstoff
K (K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> )	156 kg ha <sup>-1</sup>		Ähren geschoben	70 kg ha <sup>-1</sup>	Harnstoff
Mg (Mg <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> )	23 kg ha <sup>-1</sup>				

(b)

	Herbst	Frühjahr
N (NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> )	50 kg ha <sup>-1</sup>	210 kg ha <sup>-1</sup>
P (Ca(H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> )	55 kg ha <sup>-1</sup>	
K (K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> )	100 kg ha <sup>-1</sup>	150 kg ha <sup>-1</sup>
Mg (MgSO <sub>4</sub> )	15 kg ha <sup>-1</sup>	15 kg ha <sup>-1</sup>
S (wird angerechnet)	10 kg ha <sup>-1</sup>	16 kg ha <sup>-1</sup>
B (H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub> )	0,15 kg ha <sup>-1</sup>	0,15 kg ha <sup>-1</sup>

Am 14. Oktober 2015 wurden die Winterweizenkultivare JB Asano und Kredo mit einer Aussaatstärke von 500 Körner m<sup>-2</sup> ausgesät. Dies entsprach 80 Körnern pro Container in 4 Reihen mit je 20 Körnern. Nach dem Auflaufen wurde die Container auf 400 Pflanzen m<sup>-2</sup> vereinzelt. Durch Vereinzlung und Probenahmen nach den Staunässephasen wurden letztendlich 250 Pflanzen m<sup>-2</sup> geerntet. Der Winterraps Avatar wurde mit einer Aussaatstärke von 125 Körnern m<sup>-2</sup> ausgesät. Dies entsprach 20 Pflanzen pro Container in 4 Reihen mit je 5 Körnern. Nach dem Auflaufen erfolgte die Vereinzlung auf 100 Pflanzen m<sup>-2</sup>. Vereinzlung und Probenahmen nach den Staunässeperioden führten zu einer Ernte von entsprechend 50 Pflanzen m<sup>-2</sup>.

Im Winter erfolgte die Wasserversorgung der Container nach Bedarf. Im Frühjahr wurde der Boden auf einen gravimetrischen Wassergehalt von 25,4 % bewässert. Dies entspricht einer maximalen Wasserhaltekapazität (WK<sub>max</sub>) von 60 %. Der eingestellte Wassergehalt von 60 % WK<sub>max</sub> wurde durch tägliches Wiegen mit einem Hubwagen mit Waagefunktion und Ergänzung der fehlenden Wassermenge sichergestellt. In diesem Zuge erfolgte eine Randomisierung der Container.

Relevante Klimadaten (Temperatur, Luftfeuchte) wurden mit einem Datenlogger (Temperature Data Logger, Lascar Electronics, UK) stündlich aufgezeichnet (Tab. 5-3).

Tab. 5-3: Tagesmitteltemperaturen in den Monaten Oktober bis Juli im Versuchsjahr 2015/16

Tage/Monat	Oktober	November	Dezember	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli
01.-05.		10,2	8,5	-1,1	5,5	4,7	14,8	16,8	26,1	20
06.-10.		13,9	8,9	1,9	7,1	5,9	12,1	23	22,9	22,1
11.-15.	8,6	11,1	5	4,5	3,6	4,9	12,6	17,4	19	21,7
16.-20.	10,7	10,7	9,9	0,1	3,5	8,3	12,9	16,1	20,3	23,1
21.-25.	12,7	4,5	9,6	2	6	9,5	12,1	19,4	24,7	
26.-30./31.	11,1	5,9	6,9	7,4	4,4	11,4	9,4	20,7	21,7	

### 5.2.3 Simulation der Überstauung

Zur Simulation der Überstauung wurde der Versuch in drei Varianten mit je drei bis fünf Wiederholungen gegliedert. Variante 1 diente als Kontrolle und wurde während des gesamten Versuchszeitraums konstant auf 60 %  $WK_{max}$  bewässert. Variante 2 wurde ab BBCH 31 für zwei Wochen überstaut (105 %  $WK_{max}$ ). Nach zwei Wochen wurde das Wasser abgelassen und bis zum Versuchsende konstant auf 60 %  $WK_{max}$  bewässert. Mit Variante 3 wurde ebenso verfahren wie mit Variante 2, allerdings erfolgte hier die Überstauung zu BBCH 51.

### 5.2.4 Pflanzenschutzmaßnahmen

Nach der Aussaat erfolgte im Winterweizen eine Herbizidbehandlung mit Trinity (1 L  $ha^{-1}$ ; ADAMA) und Herold SC (0,2 L  $ha^{-1}$ ; ADAMA). Zu BBCH 29 und zu BBCH 57 erfolgte eine Behandlung mit Input Xpro (0,7 l  $ha^{-1}$ ; Bayer CropScience) gegen Echten Mehltau.

Im Winterraps wurden nach der Aussaat Fuego Top (1 L  $ha^{-1}$ ; ADAMA) und Stomp Aqua (0,6 l  $ha^{-1}$ ; BASF) zur Herbizidbehandlung ausgebracht. Weitere Pflanzenschutzmaßnahmen erfolgten nicht.

### 5.2.5 Probennahme und Bestimmung von Frisch- und Trockenmasse

Nach der frühen (BBCH 31) und der späten Überstauung (BBCH 51) wurde eine Zwischenernte durchgeführt, bei der jeweils zwei Weizenpflanzen und zwei Rapspflanzen je Container entfernt und deren Frischgewicht bestimmt wurde. Nach der frühen Überstauung wurde beim Weizen die Gesamtpflanze verwendet, die Rapspflanzen wurden in Spross und Blüte fraktioniert. Nach der späten Überstauung wurden die Weizenpflanzen in Blätter plus Halm und Ähre geteilt, beim Raps erfolgte eine Teilung in Spross und Blüte. Bei der finalen Ernte wurden alle Pflanzen aus einem Container zusammen geerntet. Die Weizenpflanzen wurden in Stroh, Spreu mit Spindel und Körner separiert. Die Rapspflanzen wurden in Stroh, Schotenwände und Körner getrennt. Von allen Fraktionen wurden die Frisch- und Trockenmassen erfasst. Zur Ermittlung der Trockenmasse wurden die Proben für drei Tage bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend zurückgewogen.

### 5.2.6 Analyse der Mikronährstoffe

Zur Analyse der Mikronährstoffe wurden die getrockneten Pflanzenproben vermahlen. 200 mg des gemahlten Pflanzenmaterials wurden mit 10 mL 69 % HNO<sub>3</sub> (ROTIPURAN Supra für ICP, 69 %) versetzt und in einer 1800 W Mikrowelle (MARS 6, Xpress, CEM, Matthews, MC, USA) nach folgendem Programm aufgeschlossen: 2 min bei 100°C, 1 min bei 120 °C, 20 min bei 180 °C, 20 min Kühlphase. Die Proben wurden mit Reinstwasser auf 10 mL verdünnt und bis zur Analyse bei 4 °C gelagert. Die Konzentrationen von Mangan, Eisen, Kupfer und Zink wurden mittels Massenspektrometrie mit induktiv gekoppeltem Plasma analysiert (7700 Series ICP-MS, Agilent Technologies, Santa Clara, USA). Als Referenzmaterial zur Standardisierung der Messung diente NCSDC 73350, ein zertifiziertes Referenzmaterial (Pappelblätter) vom China National Analysis Center for Iron and Steel (Peking, China). Alle 20 Proben wurden interne Mikronährstoff-Standards sowie das Referenzmaterial als interner Standard analysiert.

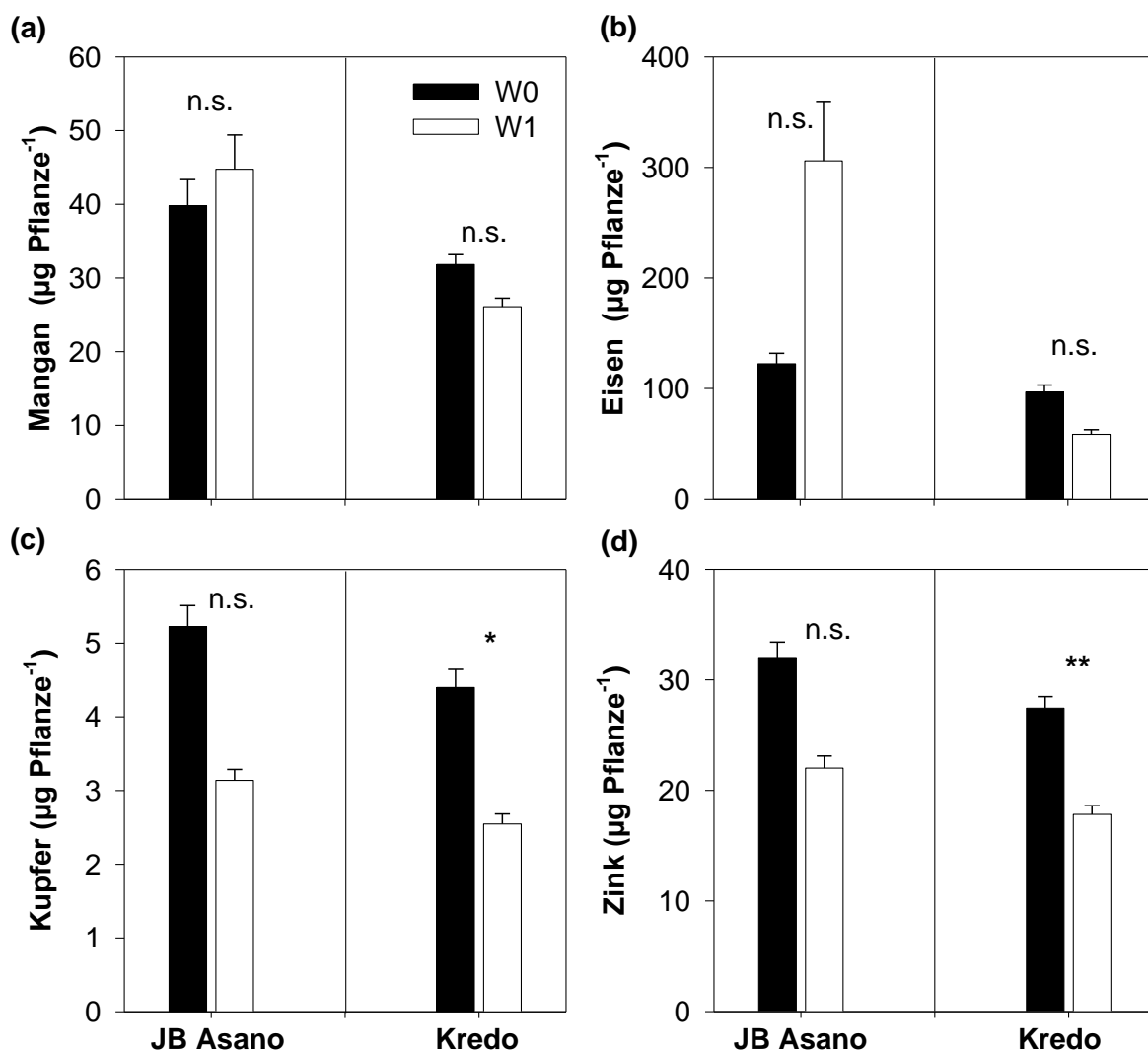
### 5.2.7 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung der Daten erfolgte über die R Software (2017). Es wurde ein gemischtes Modell verwendet. Aufgrund einer Residuenanalyse wurde angenommen, dass die Daten normalverteilt und varianzheterogen sind. Basierend auf dem gemischten Modell wurde eine ANOVA gefolgt von multiplen Mittelwertvergleichen durchgeführt.

## 5.3 **Ergebnisse**

### 5.3.1 Mikronährstoff-Gehalte nach früher Überstauung

Eine zweiwöchige Überstauung zu BBCH 31 führte weder in JB Asano noch in Kredo zu einer signifikanten Änderung der Mangan- oder Eisengehalte (Fig. 5-1a, b). Die Kupfergehalte nahmen sowohl in JB Asano als auch in Kredo um 40% bzw. um 43% ab; in Kredo war diese Abnahme signifikant (Fig. 5-1c). In JB Asano sank der Zinkgehalt nach der frühen Überstauung von 32 µg Pflanze<sup>-1</sup> auf etwa 18 µg Pflanze<sup>-1</sup>, in Kredo konnte eine signifikante Reduktion des Zinkgehalts von etwa 20% beobachtet werden (Fig. 5-1d).

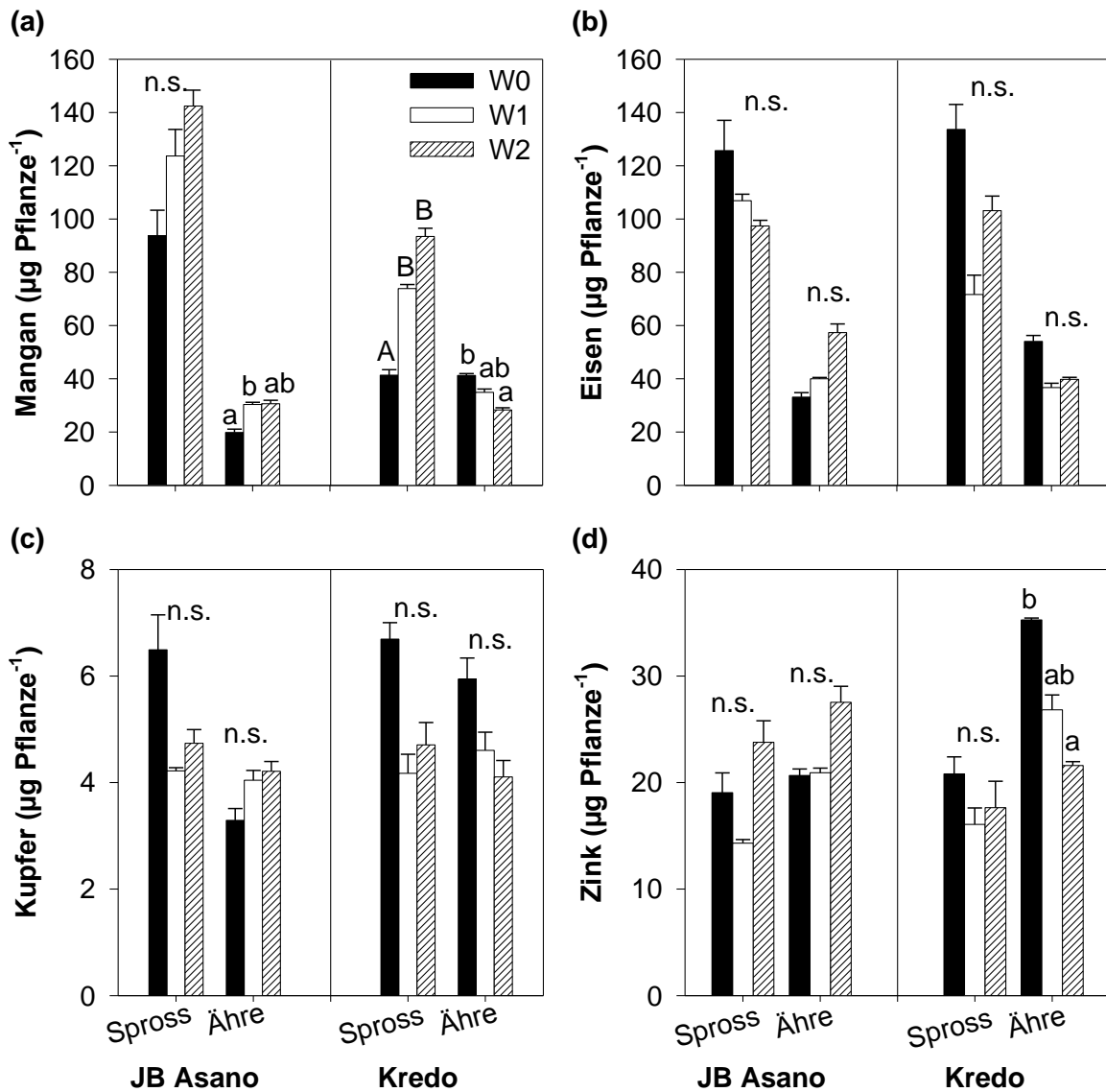


**Fig. 5-1: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt der Winterweizensorten JB Asano und Kredo nach früher Überstauung zu BBCH 31.** Dargestellt sind die Mittelwerte (+ Standardfehler) aus 4 bis 5 Wiederholungen. W0 = Kontrolle; W1 = frühe Überstauung zu BBCH 31. \* zeigen signifikante Unterschiede zwischen der Kontrolle und den überstauten Pflanzen ( $P \leq 0,05$ ); n. s. = nicht signifikante Unterschiede.

### 5.3.2 Mikronährstoff-Gehalte in der Regenerationsphase nach der frühen Überstauung

Zum Ende der zweiwöchigen Staunässeperiode zu BBCH 31 wurde das Wasser aus den Containern abgelassen und der zuvor überstaute Boden konnte auf Kontrollbedingungen abtrocknen. Etwa vier Wochen später erfolgte eine erneute Probennahme. Im Spross von JB Asano wurden keine signifikanten Unterschiede im Mangan-, Eisen-, Kupfer- und Zinkgehalt zwischen Pflanzen, die unter Kontrollbedingungen wuchsen, und zuvor überstauten Pflanzen festgestellt (Fig. 5-2a-d). In der Ähre stieg der Mangangehalt signifikant an (Fig. 5-2a), während Eisen-, Kupfer- und Zinkgehalte keine signifikanten Änderungen aufwiesen (Fig. 5-2b-d). Bei der Sorte Kredo erreichte der Mangangehalt im Spross während der Regenerations-

Phase ca.  $74 \mu\text{g Pflanze}^{-1}$  und war damit signifikant höher im Vergleich zur korrespondierenden Kontrolle (Fig. 5-2a). Signifikante Unterschiede im Eisen-, Kupfer- und Zinkgehalt des Sprosses konnten nicht gemessen werden (Fig. 5-2b-d). In der Ähre von Kredo konnten Reduktionen der Mangan-, Eisen-, Kupfer- und Zinkgehalte festgestellt werden, wobei der Zinkgehalt mit 23 % am stärksten, allerdings nicht signifikant, abnahm (Fig. 5-2a-d).



**Fig. 5-2:** (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt im Spross und in der Ähre der Winterweizensorten JB Asano und Kredo nach später Überstauung zu BBCH 51. Dargestellt sind die Mittelwerte (+ Standardfehler) aus 4 bis 5 Wiederholungen. W0 = Kontrolle; W1 = frühe Überstauung zu BBCH 31; W2 = späte Überstauung zu BBCH 51. Verschiedene Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungen ( $P \leq 0,05$ ); n. s. = nicht signifikante Unterschiede.



### 5.3.3 Mikronährstoff-Gehalte nach später Überstauung

Wurden die Pflanzen zur Blüte (BBCH 51) überstaut, zeigten sich keine signifikanten Veränderungen der Mikronährstoffgehalte im Spross und in der Ähre der Sorte JB Asano (Fig. 5-2a-d). Bei Kredo führte die späte Überstauung zu BBCH 51 im Spross zu einer signifikanten Zunahme des Mangangehalts um etwa 56 % im Spross (Fig. 5-2a). Der Eisen-, Kupfer- und Zinkgehalt im Spross sanken zwar ab, dies war jedoch nicht signifikant (Fig. 5-2b-d). In der Ähre bei spät überstautem Kredo konnten signifikant reduzierte Mangan- und Zinkgehalte gemessen werden (Fig. 5-2a, d), wobei der Zinkgehalt die höchste Reduktion von etwa 38 % aufwies (Fig. 5-2d). Der Eisen- und der Kupfergehalt der Ähre waren nach später Überstauung nicht verändert (Fig. 5-2b, c).

### 5.3.4 Mikronährstoff-Gehalte zur Ernte

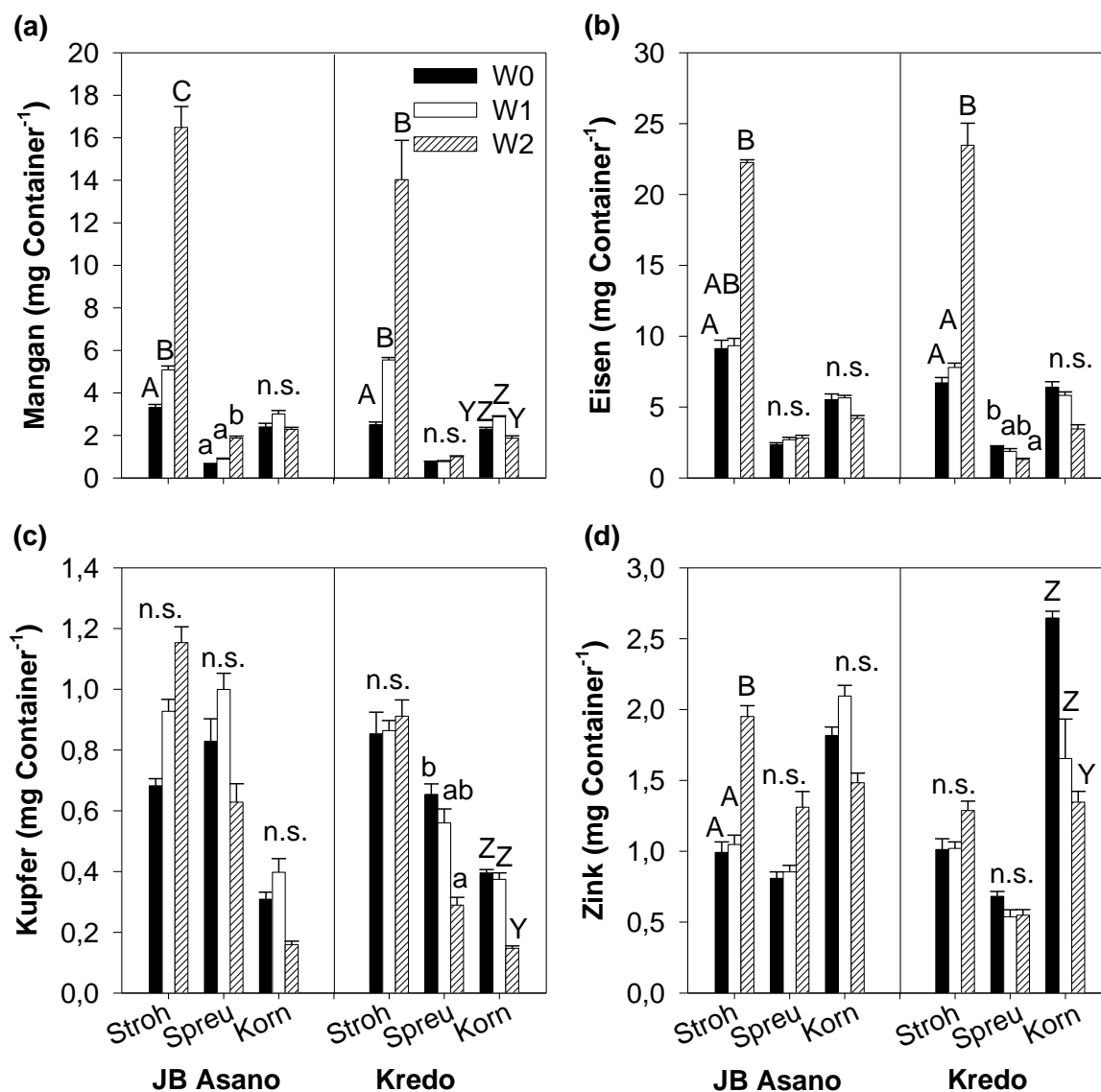
Nach der Ernte wurden die Mikronährstoffgehalte im Stroh, in der Spreu und in den Körnern beider Weizensorten bestimmt. In der Sorte JB Asano konnte nur im Stroh ein signifikant erhöhter Mangangehalt gegenüber der Kontrolle gemessen werden (Fig. 5-3a). In allen anderen Fraktionen der früh überstauten Weizenpflanzen wurden keine signifikanten Unterschiede im Vergleich zur korrespondierenden Kontrolle gemessen (Fig. 5-3a-d).

Spät überstaute Pflanzen der Sorte JB Asano wiesen die höchsten Mikronährstoffgehalte im Stroh auf (Fig. 5-3a-d). Der Mangangehalt im Stroh von spät überstauten Pflanzen war fünfmal höher als der in Pflanzen, die unter Kontrollbedingungen wuchsen (Fig. 5-3a). Der Eisengehalt stieg um ca. 60 % (Fig. 5-3b), der Zinkgehalt nahm um 50 % zu (Fig. 5-3c, d). In der Spreu war der Mangangehalt spät überstauter Pflanzen signifikant erhöht (64 %; Fig. 5-3a), Eisen-, Kupfer- und Zinkgehalt waren nicht signifikant verändert (Fig. 5-3b-d). In den Körnern von spät überstauten Pflanzen der Sorte JB Asano konnten keine Unterschiede im Gehalt von Mangan, Eisen, Kupfer und Zink gemessen werden (Fig. 5-3a-d).

In der Sorte Kredo zeigten früh überstaute Pflanzen bei der Ernte einen signifikant erhöhten Mangangehalt im Stroh (Fig. 5-3a). Der Mangangehalt in den Körnern stieg signifikant auf 2,9 mg Container<sup>-1</sup> gegenüber dem Gehalt der Körner unter Kontrollbedingungen gewachsener Pflanzen (2,3 mg Container<sup>-1</sup>) (Fig. 5-3a). Alle übrigen Mikronährstoffgehalte in den drei Fraktionen lagen im Bereich der Gehalte der korrespondierenden Kontrollen (Fig. 5-3a-d).

Spät überstaute Weizenpflanzen der Sorte Kredo wiesen die höchsten Mangan- und Eisengehalte im Stroh auf (Fig. 5-3a, b). Der Mangangehalt war dabei um 82 % gegenüber der dazugehörigen Kontrolle erhöht, der Eisengehalt um ca. 60 % (Fig. 5-3a, b). Kupfer- und Zinkgehalt waren im Stroh von spät überstauten Pflanzen nicht signifikant verändert (Fig. 5-3c, d). In der Spreu von spät überstauten Pflanzen konnte eine signifikante Abnahme des Kupfergehalts von etwa 56 % gemessen werden, die übrigen Mikronährstoffgehalte waren nicht signifikant

unterschiedlich gegenüber Pflanzen, die unter Kontrollbedingungen wuchsen (Fig. 5-3a-d). In den Körnern waren Eisen-, und Zinkgehalt um etwa die Hälfte gegenüber der Kontrolle reduziert (Fig. 5-3b, d), der Kupfergehalt sogar um das 3,5-fache (Fig. 5-3c). Der Mangangehalt war nicht signifikant verändert (Fig. 5-3a).

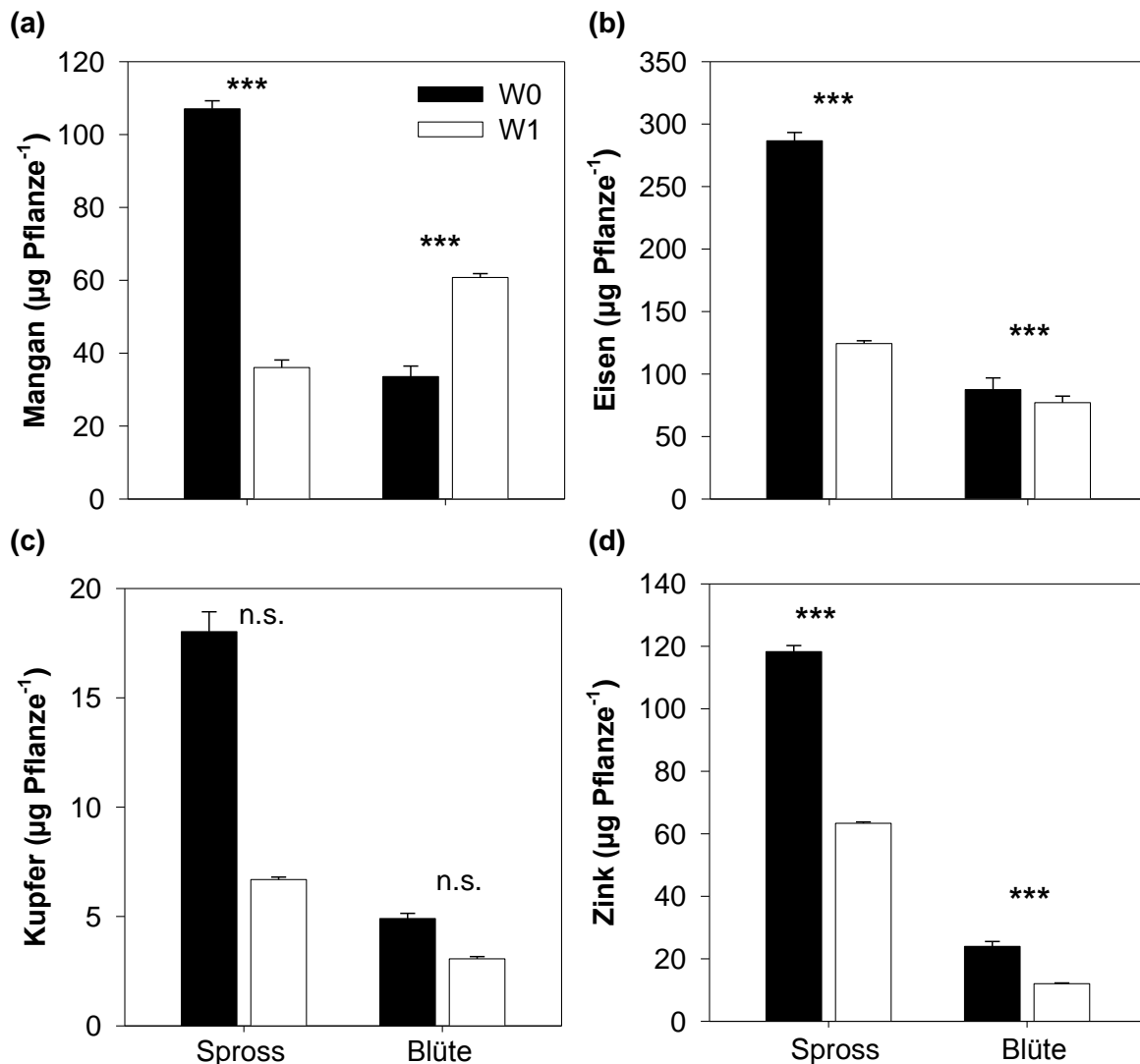


**Fig. 5-3: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt in Stroh, in der Spreu und in den Körnern der Winterweizenkultivare JB Asano und Kredo zur Ernte.** Dargestellt sind die Mittelwerte (+ Standardfehler) aus 4 bis 5 Wiederholungen. W0 = Kontrolle; W1 = frühe Überstauung zu BBCH 31; W2 = späte Überstauung zu BBCH 51. Verschiedene Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungen ( $P \leq 0,05$ ); n. s. = nicht signifikante Unterschiede.

### 5.3.5 Mikronährstoff-Gehalte in Rapspflanzen nach früher Überstauung

Die Analyse der Mikronährstoffgehalte im Rapsspross zeigte eine signifikante Abnahme der untersuchten Mikronährstoffe (Mangan, Eisen und Zink) nach früher

Überstauung zu BBCH 31 (Fig. 5-4a, b, d). Die Abnahme des Mangangehalts war dabei mit 66 % am höchsten (Fig. 5-4a), gefolgt von Eisen (57 %) und Zink (46 %) (Fig. 5-4b, d). Zusätzlich wurden auch die Mikronährstoffgehalte in der Rapsblüte untersucht. In der Rapsblüte konnte nach früher Überstauung zu BBCH 31 ein Anstieg des Mangangehalts um etwa 48 % beobachtet werden (Fig. 5-4a). Der Eisengehalt der Blüte war in überstauten Rapspflanzen signifikant reduziert gegenüber dem der Pflanzen, die unter Kontrollbedingungen wuchsen (Fig. 5-4b). Der Zinkgehalt der Blüte nahm von 24 auf 12  $\mu\text{g Pflanze}^{-1}$  nach früher Überstauung ab (Fig. 5-4c, d).

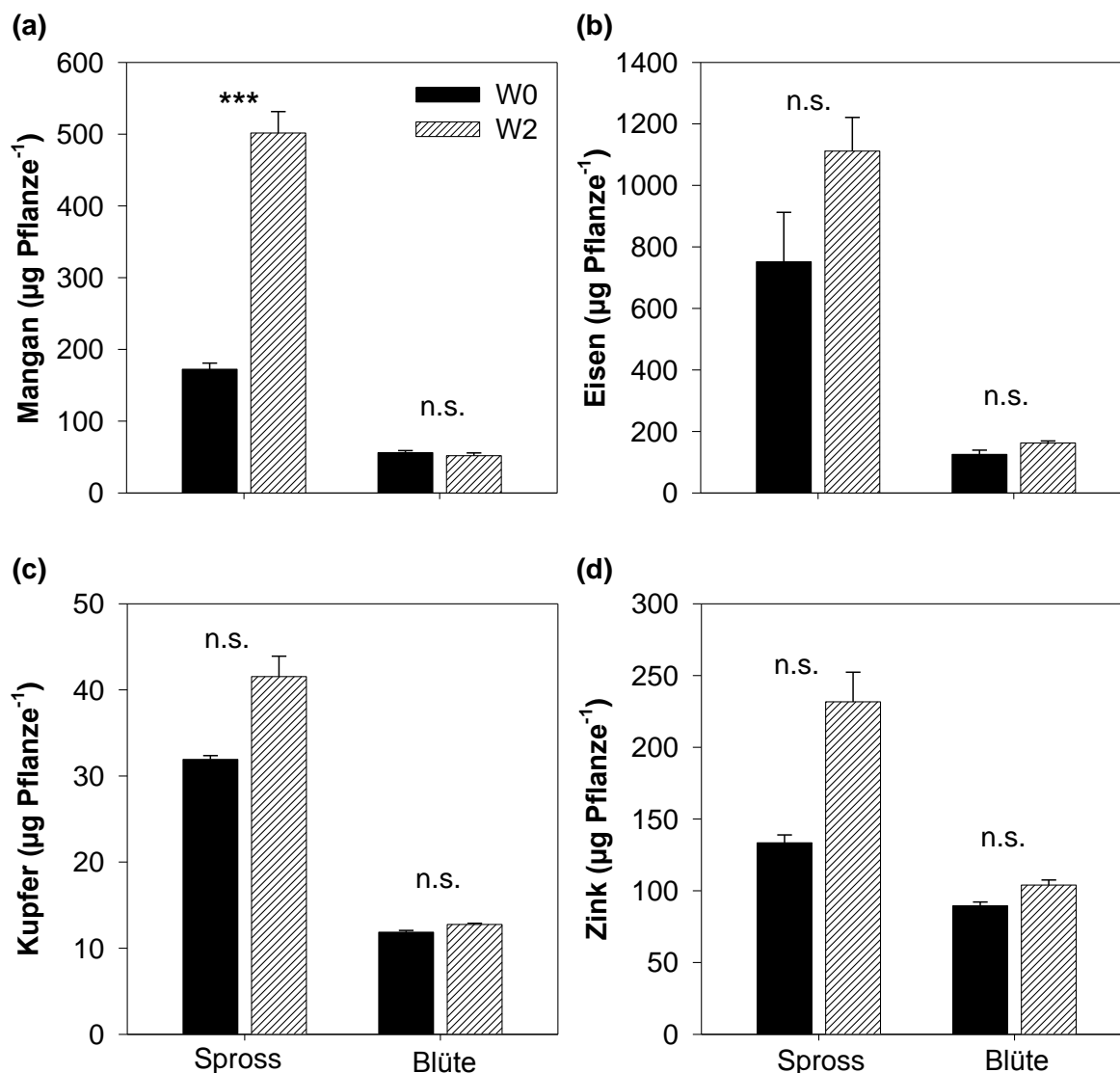


**Fig. 5-4:** (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt der Winterrapssorte Avatar in Spross und Blüte nach früher Überstauung zu BBCH 31. Dargestellt sind die Mittelwerte (+ Standardfehler) aus 3 Wiederholungen. W0 = Kontrolle; W1 = frühe Überstauung zu BBCH 31. \* zeigen signifikante Unterschiede zwischen der Kontrolle und den überstauten Pflanzen (\*\* $P \leq 0,001$ ); n. s. = nicht signifikante Unterschiede.

### 5.3.6 Mikronährstoff-Gehalte nach später Überstauung

Nach zweiwöchiger Überstauung stieg der Mangangehalt im Rapsspross von 172  $\mu\text{g Pflanze}^{-1}$  auf 502  $\mu\text{g Pflanze}^{-1}$  (Fig. 5-5a). Alle übrigen Mikronährstoffgehalte im

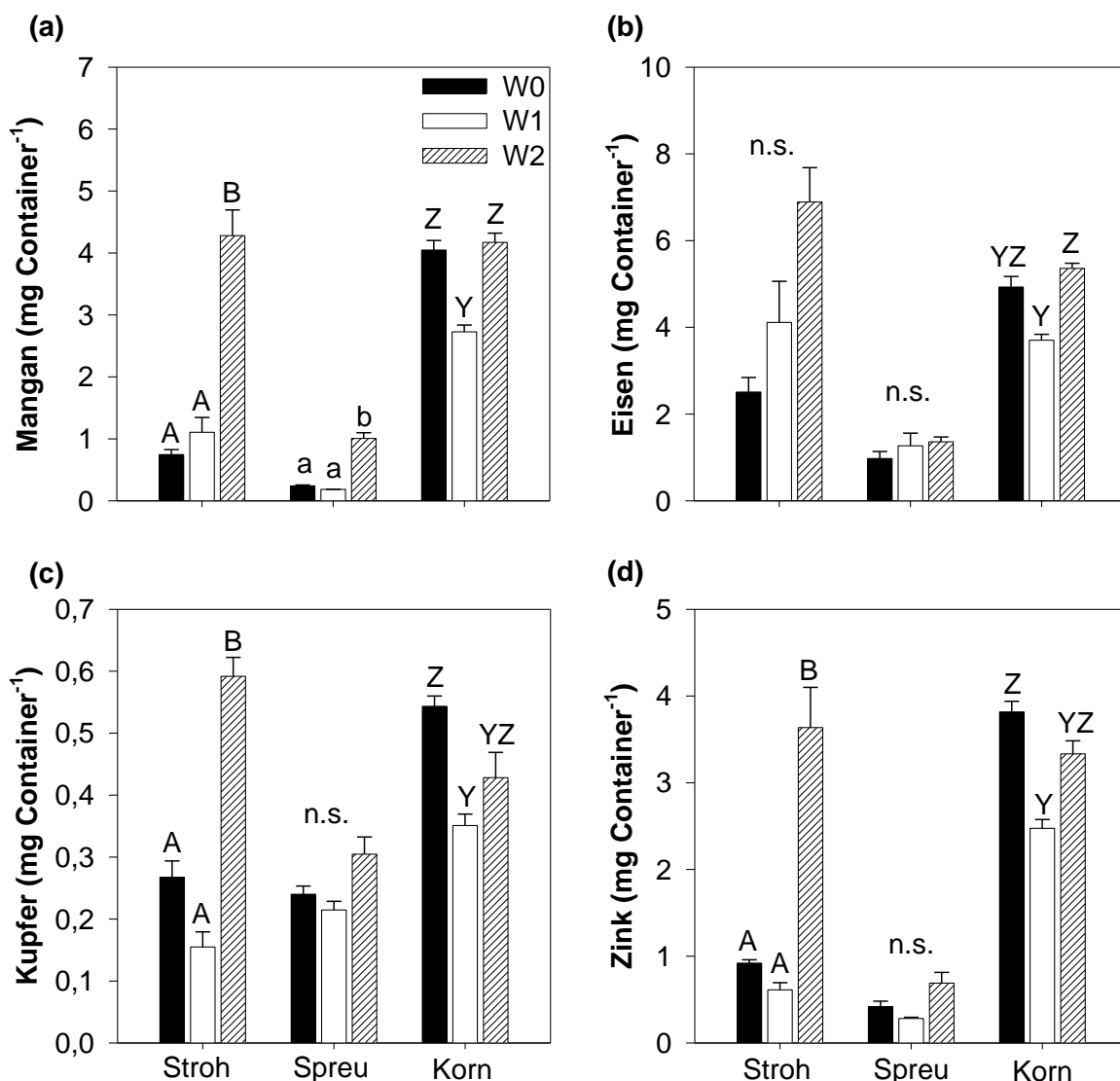
Spross sowie in der Blüte waren in spät überstauten Rapspflanzen im Vergleich zu nicht überstauten Pflanzen nicht signifikant verändert (Fig. 5-5a-d).



**Fig. 5-5: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt des Winterrapskultivars Avatar in Spross und Blüte nach später Überstauung zu BBCH 51.** Dargestellt sind die Mittelwerte (+ Standardfehler) aus 3 Wiederholungen. W0 = Kontrolle; W1 = frühe Überstauung zu BBCH 31. \* zeigen signifikante Unterschiede zwischen der Kontrolle und den überstauten Pflanzen (\*\* $P \leq 0,001$ ); n. s. = nicht signifikante Unterschiede.

### 5.3.7 Mikronährstoff-Gehalte zur Ernte

Die Analyse der Mikronährstoffgehalte erfolgte nach der Ernte in den drei Fraktionen Stroh, Spreu und Korn. Im Stroh von früh überstauten Rapspflanzen traten keine signifikanten Unterschiede im Mangan-, Eisen-, Kupfer- und Zinkgehalt gegenüber Pflanzen, die unter Kontrollbedingungen wuchsen, auf (Fig. 5-6a-d). Auch in der Spreu früh überstauter Pflanzen gab keine signifikanten Unterschiede (Fig. 5-6a-d). Im Korn hingegen konnte eine Abnahme des Mangan-, Eisen-, Kupfer- und Zinkgehalts gemessen werden. Der Mangan-, Kupfer- und Zinkgehalt war dabei um etwa 35 % reduziert, während der Eisengehalt um etwa 25 % abnahm (Fig. 5-6a-d).



**Fig. 5-6: (a) Mangan-, (b) Eisen-, (c) Kupfer- und (d) Zinkgehalt des Winterrapskultivars Avatar in Stroh, Spreu und Körnern zur Ernte.** Dargestellt sind die Mittelwerte (+ Standardfehler) aus 3 Wiederholungen. W0 = Kontrolle; W1 = frühe Überstauung zu BBCH 31; W2 = späte Überstauung zu BBCH 51. Verschiedene Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungen ( $P \leq 0,05$ ); n.s. = nicht signifikante Unterschiede.

In spät überstauten Rapspflanzen konnten im Stroh signifikant erhöhte Mangan-, Kupfer- und Zinkgehalte gegenüber Pflanzen, die unter Kontrollbedingungen wuchsen, gemessen werden (Fig. 5-6a, c, d). Auch der Eisengehalt war erhöht, dies war jedoch nicht signifikant. In der Spreu spät überstauter Rapspflanzen war der Mangangehalt signifikant um etwa 76 % gegenüber der Kontrolle erhöht, die übrigen Mikronährstoffe waren im Vergleich zur Kontrolle nicht signifikant verändert. In den Körnern traten keine signifikanten Unterschiede im Mangan-, Eisen, Kupfer- und Zinkgehalt von spät überstauten Pflanzen gegenüber der Kontrolle auf.

Um nun die gezeigten Ergebnisse und deren Relevanz für die Landwirtschaft im Gesamtkontext der Überstauungsproblematik einzuordnen, erfolgt die abschließende Diskussion im Kapitel 6.5 unter dem Punkt „Einfluss von Nährstofftoxizitäten auf Ertragsverluste in Winterweizen und Winterraps“.

#### 5.4 Referenzen

- Ponnamperuma, F. N., 1972.** The chemistry of submerged soil. *Adv. Agron.* 24, 29-96.
- Jackson, M. B. und M. C. Drew, 1984.** Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Kozlowski TT (ed) *Flooding and plant growth*. Academic Press, New York, 47-128.
- Setter, T. L., Waters, I., Sharma, S. K., Singh, K. N., Kulshreshtha, N., Yaduvanshi, N. P. S., Ram, P. C., Singh, B. N., Rane, J., McDonald, G., Khabaz-Saberi, H., Biddulph, T. B., Wilson, R., Barclay, I., McLean, R., Cakir, M., 2009.** Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India. The importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. *Ann. Bot.* 103, 221-235.
- Steffens, D., Hütsch, B. W., Eschholz, T., Lošák, T., Schubert, S., 2005.** Water logging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity. *Plant Soil Environ.* 51, 545-552.
- Hernandes-Soriano, M. C. und Jimenez-Lopez, J. C., 2012.** Effects of soil water content and organic matter addition on the speciation and bioavailability of heavy metals. *Sci. Total Environ.* 423, 55-61.

## **6. Kapitel**

### **Abschließende Diskussion**

## 6.1 Hintergrund

Durch die globale Erderwärmung hat in den letzten Jahrzehnten die räumliche und zeitliche Temperatur- und Niederschlagsverteilung in ihrer Variabilität zugenommen (Rahmstorf und Coumou, 2011; Liu und Allan, 2013). In der Folge nehmen Wetterextreme wie Dürren, Stürme und Überschwemmungen zu und haben bereits heute erhebliche Auswirkungen auf Gesellschaft, Umwelt und Ökonomie (IPCC, 2014; Rosenzweig et al., 2001; McMichael et al., 2006). Ein Rekordjahr für den Klimawandel war das Jahr 2015. Es war das global wärmste Jahr seit der Wetteraufzeichnungen (WMO, 2016). Extreme Hitzewellen, die zu tausenden Toten in Indien und Pakistan führten, sowie Starkniederschläge, die in Überflutungen resultierten und Zehntausende in Südamerika, Westafrika und Europa beeinträchtigten, kennzeichnen dieses Jahr (WMO, 2016). Neben den Menschen sind auch Umwelt und Ökonomie von solchen Wetterextremen beeinflusst. Bodenqualität, Wasserverfügbarkeit und landwirtschaftliche Erträge sind zunehmend gefährdet (Rosenzweig et al., 2001). In diesem Zusammenhang führt beispielsweise die steigende Anzahl von Starkregenfällen und Überschwemmungen führt zu einer erhöhten Bodenerosion, die wiederum im Verlust von Ackerland resultiert und damit auch die Getreide- und Nahrungsmittelproduktion einschränkt (Yang et al., 2003). Laut Prognosen des IPCC und dem DWD wird auch Deutschland von der Zunahme extremer Niederschläge, in Form von Dauerregen oder Starkniederschlägen betroffen sein (IPCC, 2014; Umweltbundesamt, 2011). Dies führt in der Folge zu steigenden wirtschaftlichen Risiken für die Agrarwirtschaft, da monetäre Verluste durch extreme Niederschlagsereignisse in der pflanzlichen Produktion bisher nicht kalkulierbar sind. So schützen beispielsweise Ernteversicherungen die Landwirte vor Ernteauffällen durch Hagelschlag. Einige Hagelversicherer bieten zusätzlich sogenannte Mehrgefahrenversicherungen, die Dürre, Sturm oder Starkfröste beinhalten, an, doch eine Absicherung gegen Schäden, die durch Starkregen und Staunässe verursacht werden, insbesondere vom Schossbeginn bis zur Ernte, gibt es, auch aufgrund der unzureichenden Datenlage, bisher nicht.

Vor diesem Hintergrund wurde in dieser Arbeit untersucht, ob anhaltende Staunässe den Ertrag und die Qualität von Winterweizen und Winterraps beeinflusst, und inwieweit Entwicklungsstadien sowie Nährstoffmängel oder -toxizitäten Ertragsverluste erklären können.

## 6.2 Ertragsverluste durch zeitweilige Überstauung in Weizen und Raps

Aufgrund klimatischer und geographischer Gegebenheiten sind Asien, Nordamerika und Australien regelmäßig von zeitweiliger Überstauung der Böden betroffen (Collaku und Harrison, 2002; Setter und Waters, 2003). Dies führt zu Ertragsausfällen in Getreide, wie Weizen, Gerste, Hafer oder Mais (Setter und Waters, 2003; de San Celedonio et al., 2014; Ren et al., 2016). Aber auch die Erträge von Baumwolle und Raps werden durch Staunässe gemindert (Xu et al.,



2015; Zhang et al., 2016). Um Ertragsausfälle durch Staunässeperioden zu reduzieren, wurden in verschiedenen Studien asiatische (Tan et al., 2008; Huang et al., 2014), australische (Setter et al., 1999) und nordamerikanische (Collaku und Harris, 2002) Weizensorten hinsichtlich ihrer Toleranz gegenüber Staunässe untersucht. Dabei zeigte sich beispielsweise, dass Weizensorten, die Aerenchyme ausbildeten, toleranter gegenüber Überstauung waren, als Sorten, die kein Aerenchym besaßen (Huang et al., 1995). Außerdem konnte festgestellt werden, dass Weizensorten, die gegenüber hohen Mn-, Fe- und Al-Konzentrationen tolerant waren, auch gegenüber Staunässe eine höhere Toleranz aufwiesen als Sorten, die anfällig auf hohe Mn-, Fe- und Al-Konzentrationen reagierten (Khabaz-Saberi et al., 2012).

Da das Phänomen Überstauung in Deutschland bis vor wenigen Jahren keine aktuelle Bedeutung hatte, ganz im Gegensatz zu Asien und Australien, wurden bisher keine deutschen Studien zu Ertragsverlusten in Winterweizen durchgeführt und es ist nicht bekannt, ob deutsche Winterweizensorten unterschiedlich tolerant auf Staunässe reagieren.

Um nun die Frage zu klären, ob in deutschen Winterweizensorten eine unterschiedliche Toleranz gegenüber Staunässe auftritt, wurden zunächst Vorversuche in Mitscherlichgefäßen (6 kg Boden) durchgeführt. Es zeigte sich, dass in zwei der sieben getesteten Winterweizensorten (Hybery, Rumor, Gordian, Genius, LGH 2013-03, Colonia, JB Asano) nach zweiwöchiger Überstauung die Frischmasse um etwa 13 % reduziert war, während sie in den übrigen Sorten um 22-34% abnahm (Anhang, Tabelle 1). Damit können diese beiden Sorten (Genius, LGH 2013-03) als toleranter gegenüber Staunässe im Vergleich zu den anderen Sorten bezeichnet werden. Da die Überstauung in diesem Vorversuch jedoch zu einem frühem Entwicklungsstadium (BBCH 23/25) erfolgte und die Pflanzen direkt nach dem Ende der Staunässeperiode zur Analyse geerntet wurden, können keine Aussagen über Regenerationsfähigkeit der Sorten oder Auswirkungen auf Erträge gemacht werden. Für weitere Versuche wurden der Qualitätsweizen JB Asano (im Vorversuch Frischmassereduktion von 24 %) und der Backweizen Kredo ausgewählt. Die Sorte Kredo wurde im Vorversuch nicht getestet, weist aber vergleichbare Eigenschaften wie die Sorte Rumor (Frischmassereduktion von 32%) auf. Die beiden toleranten Sorten aus dem Vorversuch wurden nicht ausgewählt, da Genius eine geringere Anbaubedeutung in Deutschland im Vergleich zu JB Asano hat und LGH 2013-03 sich noch in der Prüfphase des Bundessortenamts befindet.

JB Asano und Kredo wurden in Großcontainern über die gesamte Vegetationsperiode angezogen und für zwei Wochen zu zwei verschiedenen Entwicklungsstadien überstaut (Kapitel 2). Im ersten Versuchsjahr wurde zusätzlich eine Wechselüberstauung durchgeführt. Das heißt, in einem Zeitraum von zwei Wochen wurden die Sorten im Wechsel für zwei Tage überstaut und anschließend wurde das Wasser für zwei Tage abgelassen. Damit sollten kurzzeitige Staunässeperioden mit zwischenzeitiger Abtrocknung der Bodenoberfläche, wie sie häufig durch Starkregenereignisse auftreten, simuliert werden. Da jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen wechselüberstauten Pflanzen und den

korrespondierenden Kontrollen festgestellt werden konnten, sind diese Daten in dieser Arbeit nicht gezeigt.

Wurden JB Asano und Kredo für einen Zeitraum von zwei Wochen durchgängig überstaut, konnten signifikante Ertragsverluste von etwa 42 % bis 60 % festgestellt werden. Dabei traten Unterschiede zwischen den beiden Sorten auf. Das Ertragsniveau des Backweizens Kredo war unter Kontrollbedingungen höher als das der Qualitätsweizensorte JB Asano (+34 %, Kapitel 2; Fig. 2-3a). Dies entspricht der allgemeinen Annahme, dass Backweizensorten höhere Erträge realisieren können als Qualitätsweizensorten. Pflanzen beider Sorten realisierten weniger als 20 dt Ertrag ha<sup>-1</sup> nach einer Überstauung zur Blüte (Kapitel 2, Fig. 2-3a). Es zeigte sich, dass der Ertragsrückgang in Kredo nach 14-tägiger Staunässe mit 60 % deutlich höher war als in JB Asano (42%; Kapitel 2, Fig. 2-3a). Die Backweizensorte reagierte in diesem Versuch also stärker auf den abiotischen Stress als die Qualitätsweizensorte.

Insgesamt lässt sich feststellen, dass die in dieser Arbeit gemessenen Ertragsrückgänge sich mit den Ertragsreduktionen aus den Studien decken, die Staunässeexperimente mit ähnlichem Zeitpunkt und vergleichbarer Dauer durchführten [Sorte Norin 61, 35 % (Araki et al., 2012); Sorte Baguette 13, 40 % (de San Celedonio et al., 2014); Sorte Soissons, 50 % (Marti et al., 2015)], obwohl klimatische Bedingungen und verwendete Sorten sich unterscheiden.

Die Auswirkungen von Staunässe wurden in dieser Arbeit nicht nur bei Winterweizen, sondern auch bei Winterraps untersucht. Winterraps ist neben Winterweizen ein wesentlicher Bestandteil von deutschen Fruchtfolgen, da durch den Anbau von Winterraps Infektionsketten von Getreidepathogenen unterbrochen werden (Kirkegaard et al., 1997). Studien aus China, wo Raps in Rotation mit Reis angebaut wird, zeigen, dass auch Raps anfällig auf Staunässe reagiert (Gutierrez-Boem et al., 1996; Zhou et al., 1997; Xu et al., 2015). Wie im Winterweizen variiert auch im Raps die Toleranz gegenüber Staunässe zwischen verschiedenen Sorten (Zou et al., 2014). Allerdings wurde die Toleranz gegenüber Staunässe bisher nur in chinesischen Rapsorten untersucht (Zou et al., 2014). Erkenntnisse zu deutschen Winterrapsorten gibt es bisher nicht. Um Staunässe-tolerante Winterrapsorten zu identifizieren, wurden, genau wie im Winterweizen, Vorversuche in Mitscherlichgefäßen (6 kg) durchgeführt (Anhang, Tabelle 2). Im Gegensatz zum Winterweizen war die Frischmassereduktion in den Rapsorten nach Überstauung mit 40-68% deutlich höher. Die Winterrapsorte Avatar zeigte die geringste Frischmassereduktion (-40%) nach der Staunässephase und wurde daher in den Großcontainerversuchen verwendet.

Eine zweiwöchige Überstauung führte bei der Winterrapsorte Avatar zu Ertragsreduktionen von 15 und 25 % (Kapitel 3, Fig. 3-4a). Vergleichbare Reduktionen lassen sich auch in der Literatur finden [Sorte 601, 13-21% (Zhou und Lin, 1995)]. Die Ertragsreduktionen fielen damit im Winterraps deutlich geringer aus als im Winterweizen (-42-60%), woraus geschlossen werden kann, dass Winterweizen bei einer Überstauung zur Blüte deutlich anfälliger reagiert als Winterraps. Mögliche

Ursachen hierfür werden im Kapitel 6.3 erläutert. Auch die durch die Überstauung beeinträchtigten Ertragskomponenten unterscheiden sich in Winterweizen und Winterraps. Während im Winterweizen hauptsächlich ein signifikant reduziertes TKG zur Ertragsreduktion durch Überstauung führt, tragen beim Raps zusätzlich zum TKG, die reduzierte Anzahl der Schoten und die verringerte Anzahl der Körner pro Schote zu einem Ertragsrückgang bei (Kapitel 2, Fig. 2-3; Kapitel 3, Fig. 3-4). Dabei ist vor allem das Entwicklungsstadium, in dem die Überstauung auftritt von Bedeutung und wird im Folgenden diskutiert.

### **6.3 Einfluss des Entwicklungsstadiums auf Ertragsverluste nach Überstauung in Weizen und Raps**

In dieser Arbeit wurden Weizen- und Rapspflanzen zu zwei verschiedenen, besonders sensiblen Entwicklungsstadien, nämlich zu Beginn des Schossens (BBCH 31, frühe Überstauung) und zu Beginn der Blüte (BBCH 51, späte Überstauung) überstaut. Dies wirkte sich signifikant auf die Höhe der Ertragsverluste aus. Während eine Staunässeperiode zur Beginn des Schossens in beiden Winterweizensorten keine signifikanten Ertragsreduktionen zur Folge hatte (Kapitel 2, Fig. 2-3a), war der Ertrag von früh überstautem Winterraps signifikant um 25 % reduziert (Kapitel 3, Fig. 3-4a). Wurden die Weizenpflanzen dagegen zur Blüte überstaut, konnten signifikante Ertragsverluste gemessen werden (Kapitel 2, Fig. 2-3a). Im Raps hingegen führte eine späte Überstauung zur Blüte zu einem weniger starken Ertragsrückgang von 15 % (Kapitel 3, Fig. 3-4a). Es ist zu vermuten, dass Winterweizen eine höhere Regenerationsfähigkeit in jüngeren Entwicklungsstadien aufweist als Winterraps. In einer Studie von de San Celedonio et al. (2017) zeigte sich, dass eine frühe Überstauung die größten Auswirkungen auf die Weizenpflanzen hat, sie jedoch auch gleichzeitig die höchste Regenerationsfähigkeit aufweisen, sodass spätere Ertragsreduktionen geringer ausfallen (de San Celedonio et al., 2014). Nach einer frühen Überstauung kann die Weizenpflanze auftretende Biomasseverluste kompensieren, z. B. durch die Bildung neuer Bestockungsstriebe (de San Celedonio et al., 2017). Es kann daraus geschlossen werden, dass die Regenerationsfähigkeit abnimmt, je später die Überstauung in der Entwicklung auftritt (de San Celedonio et al., 2017). Im Winterraps hingegen scheint die Regenerationsfähigkeit in den späteren Entwicklungsstadien zuzunehmen. Wird eine Rapspflanze zur Blüte überstaut, kommt es zu einem Absterben der Hauptblüte (Kapitel 3, Fig. 3-3). Nach Ende der Überstauung bilden sich in den Blattachsen sekundäre Blütenstände, womit der größte Teil des zunächst scheinenden Totalverlusts der Ernte aufgefangen wird. Eine frühe Überstauung führte im Raps zu einer dauerhaften Schädigung der Pflanze. Insgesamt waren Wuchshöhe und Frischgewicht nach Überstauung signifikant reduziert und erreichten nie Werte der Kontrollen (Kapitel 3, Fig. 3-2). Ein Grund war die starke Schädigung der Wurzeln durch die Überstauung (Fig. 6-1a). Wurzeln von überstauten Rapspflanzen zeigten Fäulnissymptome; die Seitenwurzeln waren stark zersetzt (Fig. 6-1a). Hierdurch kommt es in der Folge zu einer reduzierten Nährstoffaufnahme, was in Nährstoffmängeln resultiert (s. Kapitel 6.4).

Auch in früh überstautem Weizen konnte eine Schädigung des Wurzelsystems nach einer Staunässeperiode beobachtet werden und wurde bereits in mehreren Studien beschrieben (Malik et al., 2002; de San Celedonio et al., 2017). Im Gegensatz zum Winterraps ist der Winterweizen allerdings in der Lage bei Überstauung Adventivwurzeln zu bilden (Fig. 6-1b, c; Trought and Drew, 1980). Zum einen dienen die Adventivwurzeln zur Unterstützung der Wurzelatmung, da diese mehr Aerenchyme bilden als seminale Wurzeln, durch die O<sub>2</sub> transportiert werden kann (Malik et al., 2003), zum anderen ersetzen sie die durch die Überstauung absterbenden seminalen Wurzeln nach dem Ende der Staunässeperiode (Malik et al., 2002). Durch die Bildung von Aerenchymenten steigt die Wurzelporosität und damit verbunden, die Sauerstoffkonzentration in den Wurzeln (Colmer und Greenway, 2011). Dies führt zum Anstieg der ATP-Produktion und damit zu einer verbesserten Nährstoffaufnahme, insbesondere nach dem Ende der Staunässephase (Colmer und Greenway, 2011). Der Zusammenhang zwischen einer erhöhten Wurzelporosität und der Toleranz gegenüber Staunässe wurde auch in Gerste (Zhang et al., 2015), Mais (Mano und Omori, 2013) und der Futterleguminose *Melilotus siculus* (Teakle et al., 2012) beobachtet. Raps hingegen bildet weder Adventivwurzeln noch Aerenchyme und hat damit eine sehr geringe Wurzelporosität (Voesenek et al., 1999). Die Sauerstoffkonzentration in den Wurzeln ist gering, was zu einem Absterben der Wurzeln führt und die Regenerationsfähigkeit, auch aufgrund von auftretenden Nährstoffmängeln, reduziert (Colmer und Voesenek, 2009, Kapitel 6.4).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass der Weizen aufgrund der Bildung von Adventivwurzeln und Aerenchymenten nach dem Ende der Staunässephase in der Lage ist Wasser und Nährstoffe aufzunehmen. Auftretende Nährstoffmängel, die im Kapitel 6.4 beschrieben werden, können damit schneller ausgeglichen werden als im Winterraps, dem diese Anpassungen fehlen.



**Fig. 6-1:** Auswirkungen von zeitweiliger Staunässe auf Wurzeln. (a) Wurzelmorphologie einer nicht überstauten Rapspflanze (links) und einer Rapspflanze nach zweiwöchiger Überstauung (rechts); (b) und (c) Ausbildung von Adventivwurzeln im Winterweizen während der Überstauung. Die Pfeile deuten auf die an den Nodien auswachsenden Adventivwurzeln.

#### 6.4 Einfluss von Nährstoffmängeln auf Ertragsverluste in Weizen und Raps

Durch staunasse Böden kommt es zu einem Sauerstoffmangel im Wurzelraum (Ponnamperuma, 1984), der schließlich in einem zellinternen Sauerstoffmangel in der Wurzel resultiert und durch die Hemmung der mitochondrialen Atmungskette den Transport von Wasser und Nährstoffen hemmt (Gibbs und Greenway, 2003; Bailey-Serres und Voesenek, 2008; Colmer und Greenway, 2011). Nährstoffmängel konnten auch in den in dieser Arbeit durchgeführten Versuchen festgestellt werden (Kapitel 2, Fig. 2-5, 2-6, 2-7; Kapitel 3, Fig. 3-5). Insbesondere nach der zweiwöchigen Staunässeperiode zu BBCH 31 waren fast alle gemessenen Nährstoffgehalte (N, K, Mg, P) in beiden Weizensorten signifikant reduziert (Kapitel 2, Fig. 2-5). Auch im Raps war eine signifikante Abnahme des N- und S-Gehalts nach früher Überstauung zu beobachten (Kapitel 3, Fig. 3-5a, b).

Es konnten also in beiden Arten reduzierte Nährstoffgehalte nach Überstauung festgestellt werden, doch es zeigte sich, dass diese im Weizen nur vorübergehend waren. Nach einer etwa vierwöchigen Regenerationsphase erreichten die Weizenpflanzen wieder Nährstoffgehalte, die mit denen der Kontrollpflanzen vergleichbar waren oder diese sogar überstiegen. Der Phosphorgehalt erreichte etwa doppelt so hohe Werte wie die Kontrollen (Kapitel 2, Fig. 2-6d), obwohl die P-Startgabe in allen Varianten identisch war. Ein Grund für die gestiegenen P-Gehalte ist die bessere

Verfügbarkeit von P nach der Staunässeperiode. Die anoxischen Bedingungen während der Überstauung führen zu einem Abfall des Redoxpotentials, wodurch lösliche metallorganische Komplexe, die außer P auch Cu und Zn enthalten können, reduziert werden (Scheffer/Schachtschnabel, 2002). Die zuvor festgelegten Elemente werden dadurch in eine mobilere und pflanzenverfügbare Form überführt (Scheffer/Schachtschnabel, 2002).

Die hohe Regenerationsfähigkeit von Weizen beruht hauptsächlich auf der Fähigkeit Adventivwurzeln mit Aerenchymen zu bilden und wurde bereits in Kapitel 6.2 beschrieben. Da die Ausbildung von Adventivwurzeln bereits während der Staunässeperiode erfolgt, ist der Weizen in der Lage sofort nach dem Ende der Überstauung Wasser und fehlende Nährstoffe über die Adventivwurzeln aufzunehmen. Eine N-Düngung nach der Staunässephase trug zusätzlich zur Regeneration der Weizenpflanzen, da dadurch ein potenzieller N-Mangel im Boden verhindert wurde. Dem Raps fehlt die Fähigkeit Adventivwurzeln oder Aerenchyme zu bilden. Die nachhaltig geschädigten Wurzeln können nicht ersetzt werden (s. Kapitel 6.3) und die Regenerationsfähigkeit ist gering. Über die geschädigten Wurzeln kann das gedüngte N nicht aufgenommen werden, was sich zusätzlich auch in den Nährstoffmängeln widerspiegelt, die bis zur Ernte anhalten (Kapitel 3, Fig. 3-5a, b, sowie weitere nicht gezeigte Daten).

Dass Nährstoffmängel nach Staunässeperioden auftreten, wurde auch von Huang et al. (1995) und Steffens et al. (2005) gezeigt. Allerdings wurden in den genannten Studien, die Weizenpflanzen direkt nach der Überstauung geerntet, sodass keine Aussagen zu Auswirkungen auf die Ertragsbildung gemacht werden können. Aus den Versuchen dieser Arbeit kann geschlossen werden, dass nach einer frühen Überstauung zwar Nährstoffmängel im Weizen vorübergehend auftreten, diese jedoch keine Auswirkung auf die Bildung von Ertragskomponenten haben und deshalb keine Ertragsverluste nach früher Überstauung auftreten.

Im Winterraps wurden keine Proben während der Regenerationsphase geerntet, deshalb können keine Aussagen darüber gemacht werden, ob früh überstaute Rapspflanzen wieder ausreichende Nährstoffgehalte erreichten. Aus den signifikant reduzierten Nährstoffgehalten in Stroh, Spreu und Körnern lässt sich allerdings schließen, dass früh überstaute Rapspflanzen die Nährstoffgehalte der Kontrollpflanzen nicht erreichen konnten (Kapitel 3, Fig. 3-5). Da Raps von Beginn der Streckung bis hin zur Blüte etwa  $100 \text{ kg N ha}^{-1}$  über die Wurzel aufnimmt (Bouchet et al., 2016) und die Wurzel, wie bereits beschrieben, nachhaltig geschädigt wurde (Fig. 6-1a), konnte die für hohe Erträge erforderliche N-Menge in der Rapspflanze nicht erreicht werden (Jackson, 2000). Dies führte in der Folge zu einem verminderten Knospen- und damit Schotenansatz, wodurch signifikant weniger Schoten ausgebildet wurden (Kapitel 3, Fig. 3-4b).

Erfolgte die Staunässeperiode zur Blüte konnte sowohl bei Weizen als auch bei Raps eine signifikante Reduktion des TKG festgestellt werden (Kapitel 2, Fig. 2-3d; Kapitel 3, Fig. 3-4d). Im Weizen bestimmte das TKG zu etwa 93 % den Ertrag (Kapitel 2; Fig.

2-4e).

Im Weizen wird während der Kornfüllung, die schon während der Blüte beginnt, das Korngewicht durch drei Prozesse bestimmt: die Trockenmasseakkumulation, die Wasserakkumulation und folgende Austrocknung, sowie die Expansion von Speicherzellen (Xie et al., 2015). Dieses ist genau die Zeitspanne, in der die in diesen Versuchen durchgeführte späte Überstauung stattfand. Bei der Trockenmasseakkumulation werden Stärke, Proteine und weitere Nährstoffe in das Getreidekorn eingelagert (Shewry, 2009). Dabei ist die Wasseraufnahme in das Korn von zentraler Bedeutung, denn mit dem Wasser werden Assimilate aus der Photosynthese und Nährstoffe in das Korn transportiert (Lizana et al., 2010; Xie et al., 2015). Bei Staunässe ist der Transport von Wasser und Nährstoffen jedoch eingeschränkt und kann sogar ganz zum Erliegen kommen. Dieses liegt vornehmlich an der verringerten Permeabilität der Aquaporine in der Wurzelzellmembran (Tournaire-Roux et al., 2003), wodurch die Wasserabsorption inhibiert wird. Damit kann kein Transport von Wasser und Nährstoffen mehr ins Korn erfolgen, was zu Schmachtkörnern und dem signifikant verringerten TKG führt, wie in dieser Arbeit gezeigt (Kapitel 2, Kapitel 4, Fig. 4-2), dies wirkt sich auch auf die Kornqualität des Weizens aus und wird in Kapitel 6.6 vertieft.

Im Raps führte die späte Überstauung zur Blüte zum Absterben der Hauptinfloreszenz, ausgelöst durch einen Ca-Mangel (Kapitel 3; Fig. 3-7). Nach dem Ende der Überstauung konnte der Verlust der Hauptblüte durch das Austreiben von sekundären Blütenständen an den Blattachsen kompensiert werden (Kapitel 3, Fig. 3-4a, Fig. 3-8). Allerdings war das TKG von Rapskörnern sekundärer Blütenstände signifikant geringer als das von Rapskörnern der Hauptblüte von früh überstauten Pflanzen (Kapitel 3, Fig. 3-4d). Ein Grund hierfür lag vermutlich in der verkürzten Kornfüllungsphase, die dazu führte, dass nicht mehr ausreichend Assimilate in die Körner eingelagert werden konnten. Die Ölqualität von Rapskörnern sekundärer Blütenstände unterschied sich jedoch nicht signifikant von der Ölqualität von Rapskörnern, die von der Hauptinfloreszenz geerntet wurden (Kapitel 3) und wird in Kapitel 6.6 näher diskutiert.

Verschiedene Studien zeigen, dass durch Staunässe und Sauerstoffmangel die Nährstoffkonzentrationen in Weizen, Raps und Gerste sinken (Gutierrez-Boem et al., 1996; Steffens et al., 2005; Kirmizi et al., 2012). Aber auch signifikant erhöhte Nährstoffkonzentrationen, insbesondere von Mikronährstoffen, können nach einer Staunässeperiode auftreten. In Blättern von Mais konnte nach einer 34-tägigen Überstauung eine 20- bis 80-fache Zunahme der  $\text{Fe}^{2+}$  und  $\text{Mn}^{2+}$  Konzentration gemessen werden (Ashraf und Rehman, 1999). Ob erhöhte Nährstoffkonzentrationen nach Überstauung in diesen Versuchen auftraten, wird im Folgenden (Kapitel 6.5) diskutiert.

## 6.5 Einfluss von Nährstofftoxizitäten auf Ertragsverluste in Weizen und Raps

Bei auftretender Staunässe verändert sich die Verfügbarkeit von Nährstoffen im Boden (Ponnamperuma, 1972). Insbesondere die Löslichkeit von Mn- und Fe-Oxiden steigt, sodass mitunter für Pflanzen toxische Konzentrationen auftreten können (Ponnamperuma, 1972; Khabaz-Saberi et al., 2006). Bisher ist noch nicht abschließend geklärt, ob Pflanzen während einer Staunässeperiode erhöhte Konzentrationen von Mn, Fe, Cu oder Zn aufnehmen und ob daraus Toxizitäten entstehen, die zu Ertragsverlusten führen. Daher wurden in dieser Arbeit die Gehalte von Mn, Fe, Cu und Zn nach den Überstauungsperioden und zur Ernte bestimmt (Kapitel 5).

Es zeigte sich, dass die Mn- und Fe-Gehalte von früh überstauten Pflanzen beider Weizensorten nicht signifikant unterschiedlich zu den Gehalten der Kontrollpflanzen waren (Kapitel 5, Fig. 5-1a, b). Es konnte zwar erwartungsgemäß ein deutlicher Anstieg des Fe-Gehalts in der Sorte JB Asano beobachtet werden, da jedoch der Fe-Gehalt stark zwischen den Wiederholungen schwankte, war dieser nicht signifikant abzusichern (Kapitel 5, Fig. 5-1b). Die Cu- und Zn-Gehalte waren hingegen in der Weizensorte Kredo sowie im Raps (Zinkgehalt) nach der Staunässeperiode signifikant reduziert (Kapitel 5, Fig. 5-1c, d; Fig. 5-4c, d). Diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu einer Studie von Khabaz-Saberi et al. (2006), die zeigten, dass australische Weizensorten zwei- bis zehnfach erhöhte Mn- und Fe-Konzentrationen im Spross aufwiesen, wenn sie unter Staunässe gelitten hatten, was in einer Wachstumsreduktion resultierte. Auch in anderen Studien konnten erhöhte Mn- und Fe-Konzentrationen nach Überstauung gemessen werden (Stieger und Feller, 1994; Setter et al., 2009; Khabaz-Saberi et al., 2012).

Steffens et al. (2005) hingegen konnten sowohl im Sommerweizen Thassos als auch in der Sommergerste Ingrid keine erhöhten Mikronährstoff-Konzentrationen nach einer 15-tägigen Überstauungsphase feststellen. Vergleichbar mit den hier erzielten Ergebnissen, war die Konzentration von Cu und Zn signifikant reduziert (Steffens et al., 2005). Als Grund für die Abnahme der Nährstoffkonzentration nennen Steffens et al. (2005) die reduzierte Aktivität der Plasmamembran  $H^+$ -ATPase ausgelöst durch niedrige ATP-Konzentrationen. Weiterhin führen sie an, dass als Konsequenz einer partiellen Depolarisation des Membranpotentials (ausgelöst durch die niedrige  $H^+$ -ATPase Aktivität) die Aufnahme von anorganischen Kationen stärker durch die Staunässe beeinträchtigt ist als die Aufnahme von anorganischen Anionen (Steffens et al., 2005).

Die Vermutung, dass nach dem Ende der Staunässeperiode die Mikronährstoffgehalte in den Pflanzen stark ansteigen würden, bestätigte sich nicht vollständig. Tendenziell konnte ein Anstieg des Mangangehalts im Spross von JB Asano während der Regenerationsphase und nach der späten Überstauung beobachtet werden, und im Spross von Kredo war dieser Anstieg auch signifikant (Kapitel 5, Fig. 5-2a). Die Fe-, Cu- und Zn-Gehalte im Spross von früh überstauten Weizenpflanzen beider Sorten waren aber nicht signifikant unterschiedlich zur Kontrolle (Kapitel 5; Fig. 5-2b-d). Dies deckte sich auch mit den Ergebnissen der Bodenanalyse (Anhang,



Tabelle 3, 4). Während die Konzentration an pflanzenverfügbarem Mangan im Boden nach Überstauung stark anstieg, nahmen die Konzentrationen von Fe, Cu und Zn ab.

Der Grund für die Abnahme der meisten Mikronährstoffe im Spross liegt vermutlich in der fehlenden Energieversorgung der Wurzeln durch ATP (Colmer und Voesenek, 2009). Aufgrund der Umstellung des Stoffwechsels von Atmung auf Gärung sind die Wurzeln nicht mehr in der Lage ausreichend ATP zur Verfügung zu stellen, sodass der Ionentransport über die Plasmamembran durch H<sup>+</sup>-ATPasen stark eingeschränkt ist (Elzenga und van Veen, 2010). Diese Theorie steht auch im Einklang mit Steffens et al. (2005), so dass angenommen werden kann, dass auch in dieser Studie eine verminderte H<sup>+</sup>-ATPase-Aktivität ursächlich ist. Eine Messung der ATP-Konzentration sowie der Enzymaktivität war jedoch nicht Bestandteil dieser Arbeit.

Damit der Transport in den Spross erfolgen kann, werden die aufgenommenen Nährstoffe ins Xylem verlagert, indem sie von den Xylemparenchymzellen in die Xylemgefäße abgegeben werden. Die Nährstoffabgabe wird auch hier von H<sup>+</sup>-ATPasen angetrieben, die wiederum ATP benötigen, dessen Bereitstellung bei staunassen Bedingungen inhibiert ist (Colmer und Greenway, 2011). Zusätzlich ist auch die hydraulische Leitfähigkeit der Wurzeln durch die Staunässe reduziert, wodurch die Wasseraufnahme gehemmt wird (Holbrook und Zwieniecki, 2003). Um einen Wasserverlust in der Pflanze zu verhindern, kommt es zum Schluss der Stomata (Bradford und Hsiao, 1982; Mielke et al., 2003). Dies ist ein weit verbreiteter Mechanismus bei Staunässeperioden und konnte in Tomatenpflanzen (Bradford und Hsiao, 1982), der tropischen Baumart *Genipa americana* (Mielke et al., 2003) und Baumwolle (Zhang et al., 2015), aber auch in Weizen (Shao et al., 2013) und Gerste (Yordanova et al., 2005) beobachtet werden. Durch den Stomataschluss wird jedoch auch die Transpiration verringert (Mielke et al., 2003; Yordanova et al., 2005; Shao et al., 2013), wodurch der Transport von Wasser und Nährstoffen im Xylem in die oberen Blattorgane reduziert wird.

Zur Ernte konnten in beiden Sorten signifikant erhöhte Mn- und Fe-Gehalte im Stroh von spät überstauten Weizenpflanzen gemessen werden (Kapitel 5, Fig. 5-3a, b). Der Zn-Gehalt war im Stroh von JB Asano signifikant erhöht, nicht jedoch im Stroh von Kredo (Kapitel 5, Fig. 5-3 d). Auch im Raps konnten signifikant erhöhte Mikronährstoffgehalte im Stroh festgestellt werden (Kapitel 5, Fig. 5-6). Ein Grund dafür könnten erhöhte Bodentemperaturen während und nach der späten Überstauung gewesen sein. Höhere Bodentemperaturen führen zu einer schnelleren Abnahme des Sauerstoffgehalts des Bodens bei Staunässe, und damit auch des Redoxpotentials des Bodens (Ponnamperuma, 1984). Dadurch kommt es zu einer schnelleren Freisetzung von im Boden gebundenen Nährstoffen, wie z.B. Mn<sup>2+</sup> oder Fe<sup>3+</sup> (Ponnamperuma, 1984), wodurch die Nährstoffverfügbarkeit für die Pflanze steigt. In diesem Versuch entstanden die erhöhten Bodentemperaturen dadurch, dass die Versuche in einem Kaltgewächshaus durchgeführt wurden, in dem insgesamt leicht höhere Temperaturen herrschten als unter freiem Himmel (Kapitel 5, Tab. 5-3). Die dunkelgrüne Farbe der Container könnte weiterhin zu einer

schnelleren Erwärmung des Bodens in den Containern beigetragen haben.

Für eine Übertragung der Ergebnisse ins Feld bedeutet dies, dass nicht nur der Zeitpunkt, an dem die Staunässe auftritt, sondern auch die Temperatur entscheidend ist. Das heißt, treten Staunässeereignisse in extrem warmen Frühjahren bzw. im Sommer auf, ist ein Anstieg von Mikronährstoffen in den Pflanzen wahrscheinlich. Treten Überstauungsereignisse zu kühleren Temperaturperioden auf, sind geringere Mikronährstoffgehalte in den Pflanzen zu erwarten.

Im Kapitel 6.4 konnte bereits gezeigt werden, dass Nährstoffmängel den Ertrag von Weizen und Raps mindern können. Nährstofftoxizitäten tragen in diesen Versuchen aber nicht zu den Ertragsverlusten bei. Weiterhin ist es denkbar, dass Nährstoffmängel oder -toxizitäten die Qualität von Weizen und Raps beeinträchtigen. Dies wird im Folgenden diskutiert (Kapitel 6.6).

## 6.6 Auswirkungen von Staunässe auf die Weizen- und Rapsqualität

Zur Vermarktung des Ernteguts ist nicht nur der Ertrag von Bedeutung, sondern auch die Qualität. Bisher gibt es nur sehr wenige Studien, die sich mit den Auswirkungen von Staunässe auf die Qualität von Weizen oder Raps auseinandergesetzt haben (Jiang et al., 2008; Xu et al., 2015). In der Vielzahl der Studien wurde nur der Ertrag untersucht (Zhou und Lin, 1995; Zhou et al., 1997; de San Celedonio et al., 2014; Marti et al., 2015). Aus diesem Grund wurde in dieser Arbeit zusätzlich zum Ertrag auch die Qualität von Weizen und Raps untersucht.

Zur Vermarktung von Winterweizen wird eine hohe Backqualität vom Handel gefordert. Diese ergibt sich aus einer hohen Proteinkonzentration und der Proteinzusammensetzung im Weizenkorn, die die Beschaffenheit des Teigs definiert (Smith und Gooding, 1999; Wieser, 2007). Beide Qualitätsparameter wurden in dieser Arbeit in beiden Winterweizensorten bestimmt (Kapitel 4).

Eine frühe Staunässeperiode zum Schossbeginn hatte nur geringe Auswirkungen auf die Proteinkonzentration (Kapitel 4, Fig. 4-1c), während eine späte Überstauung zur Blüte zu signifikant erhöhten Proteinkonzentrationen in beiden Sorten führte (Kapitel 4, Fig. 4-1c). In einem Literaturüberblick von Wang und Frei (2011) zeigt sich, dass abiotischer Stress generell die Proteinkonzentration der Ernteprodukte erhöht. Sowohl Trocken- als auch Hitzestress oder erhöhte Ozonkonzentrationen führten in Gerste, Mais, Sojabohne, Weizen oder Raps zu einem Anstieg der Proteinkonzentration (Wang und Frei, 2011). Wie auch in diesem Versuch festgestellt, ist der Zeitpunkt, an dem der Stress auftritt, ein entscheidender Faktor (Wang und Frei, 2011). In Erdnüssen hatte eine Trockenphase in der Mitte der Vegetationsperiode keine Auswirkungen auf die Proteinkonzentration, während eine Trockenphase zum Ende der Vegetationsperiode zu einem Anstieg der Proteinkonzentration führte [Dwivedi et al. (1996) in Wang und Frei, 2011].

Weiterhin reduziert abiotischer Stress die Trockenmasse-Akkumulation, was in den meisten Studien als Hauptfaktor für die Erhöhung der Proteinkonzentration angeführt wird (Wang und Frei, 2011). Durch den Konzentrationseffekt steigt die

Proteinkonzentration an (Wang und Frei, 2011). Dies konnte beispielsweise in Sojabohnen beobachtet werden [Rotundo und Westgate (2009) in Wang und Frei, 2011]. Während die Proteinkonzentration ( $\text{mg g}^{-1}$ ) der Sojabohnen erhöht war, war ihr Gehalt ( $\text{mg Bohne}^{-1}$ ) reduziert (Rotundo und Westgate, 2009). Die Erhöhung der Proteinkonzentration war also nicht auf eine erhöhte Proteinsynthese zurückzuführen, sondern auf einen Konzentrationseffekt aufgrund einer reduzierten Biomasseproduktion (Rotundo und Westgate, 2009). Auch in dem hier durchgeführten Versuch konnte ein Konzentrationseffekt beobachtet werden. Körner spät überstauter Weizenpflanzen enthielten signifikant weniger Protein pro Korn als Körner nicht überstauter Weizenpflanzen (Kapitel 4, Fig. 4-1d), obwohl ihre Proteinkonzentration signifikant höher war (Kapitel 4, Fig. 4-1c). Dies wurde bei der Ernte deutlich, denn spät überstaute Weizenpflanzen produzierten ausschließlich Schmachtkörner (Kapitel 4, Fig. 4-2). Der Grund hierfür liegt vermutlich in der mangelnden Fähigkeit der Pflanzen Wasser und Nährstoffe während der Staunässeperiode zu transportieren und wurde bereits in Kapitel 6.4 ausführlich besprochen.

Da eine Vermarktung solcher Partien für den Landwirt nicht möglich ist, würden sich hier also neben den Ertragsverlusten, die durch die Überstauung aufgetreten sind, weitere finanzielle Einbußen ergeben.

Die vom Handel geforderte hohe Weizenqualität und hier im Speziellen Backqualität wird, wie eingangs beschrieben, nicht nur von der Proteinkonzentration, sondern auch von der Proteinzusammensetzung bestimmt. Wie bereits gezeigt, haben Staunässeperioden einen großen Einfluss auf die Verfügbarkeit sowohl der Mikro- als auch der Makronährstoffe (Kapitel 6.4 und 6.5). In diesem Zusammenhang ist zu erwarten, dass es auch Nährstoff-bedingte Effekte, hier sei speziell auf N und S verwiesen, auf die Proteinzusammensetzung gibt.

Sowohl nach der frühen als auch nach der späten Staunässeperiode wurden erwartungsgemäß in beiden Weizensorten Veränderungen in der Proteinzusammensetzung beobachtet (Kapitel 4, Tab. 4-2, 4-3). Dabei wurde insbesondere die Zusammensetzung der Gluten-Proteine, die aus Gluteninen und Gliadinen bestehen, analysiert. Gluteninpolymere formen durch die Ausbildung von Disulfidbrücken ein dreidimensionales Netzwerk und bestimmen dadurch die Elastizität und Stärke des Teigs (Wieser, 2007; Dhaka und Khatkar, 2015). Gliadine agieren über Wasserstoffbrückenbindungen mit den Gluteninen und können dadurch die Polymerisation der Glutenine beenden (Wieser, 2007). Damit tragen sie zur Plastizität des Teigs bei (Dhaka und Khatkar, 2015).

Insgesamt waren in beiden Sorten die Auswirkungen der Staunässe auf die Gliadine gering (Kapitel 4, Tabelle 4-1). Größere Veränderungen nach Staunässe konnten in der Glutenin-Fraktion beobachtet werden. So nahmen in beiden Sorten die *Low molecular weight* (LMW) *B-type* Glutenine ab, während die *High molecular weight* (HMW) Glutenine zunahm (Kapitel 4). Diese Verschiebung des LMW/HMW-Verhältnisses ist darauf zurückzuführen, dass Glutenine, sowie auch Gliadine, schwefelhaltige Aminosäuren in unterschiedlichen Anteilen enthalten (Shewry et al.,

2000). HMW-Glutenine sind schwefelarm, während LMW-Glutenine schwefelreich sind. Da die Staunässe zu einem Schwefelmangel in spät überstauten Weizenpflanzen führte, stand nicht ausreichend Schwefel zur Bildung schwefelreicher Proteine zur Verfügung, sodass es zu einer Verschiebung des Verhältnisses kam (Kapitel 4, Fig. 4-4).

Eine vergleichbare Veränderung der Proteinzusammensetzung wurde auch von Zörb et al. (2017) beobachtet. Sie analysierten die Proteinzusammensetzung von sechs Winterweizensorten nach einer Trockenstressphase und konnten zeigen, dass HMW-Glutenine nach der Trockenstressphase ansteigen, während LMW-Glutenine (B-type) abnehmen. Auch in dieser Studie könnte ein Schwefelmangel zu den gezeigten Ergebnissen geführt haben, allerdings liegen für diese Studien keine Nährstoffdaten vor, so dass nur spekuliert werden kann.

Jiang et al. (2009) hingegen zeigten in ihrer Studie, in der zwei Weizensorten (Yangmai 9 und Yangmai 14) hinsichtlich der Proteinzusammensetzung nach Trockenstress und nach Staunässe untersucht wurden, eine Abnahme der HMW-Glutenine sowohl bei Staunässe als auch bei Trockenheit. Sie begründen dies mit der verlangsamten Akkumulation der HMW-Glutenine während der Kornfüllungsphase bei abiotischem Stress (Jiang et al., 2009). Es erfolgte jedoch keine Analyse der LMW-Glutenine, sodass keine Aussagen über eine Veränderung der LMW-Glutenin-Gehalte gemacht werden können.

Das Gliadin/Glutenin (Glia/Glu)-Verhältnis sowie das Verhältnis von HMW-Gluteninen zu LMW-Gluteninen (HMW/LMW) bestimmen maßgeblich die rheologischen Teigeigenschaften (Dhaka und Khatkar, 2015). Das Glia/Glu-Verhältnis war in diesem Versuch zwischen den verschiedenen Staunässevarianten nicht signifikant unterschiedlich und wird deshalb nicht weiter diskutiert (Kapitel 4, Tabelle 4-1). Das HMW/LMW-Verhältnis korreliert positiv mit der Teigstabilität (Dhaka und Khatkar, 2015). Das heißt, ein hohes HMW/LMW-Verhältnis führt zu längeren Mischzeiten und einer längeren Teigentwicklung, wodurch ein stabilerer Teig entsteht (Dhaka und Khatkar, 2015). Außerdem korreliert mit dem HMW/LMW-Verhältnis das spezifische Teigvolumen. Auch hier liegt eine positive Korrelation vor. Hohe HMW/LMW-Verhältnisse führen also zu einem hohen spezifischen Teigvolumen (Dhaka und Khatkar, 2015). In diesem Versuch stieg das HMW/LMW-Verhältnis nach später Überstauung in beiden Sorten an, in der Sorte JB Asano auch nach früher Überstauung (Kapitel 4, Tabelle 4-2a). Dies müsste entgegen der Erwartung in einem stabileren Teig und einem höheren Teigvolumen resultieren und damit die Teigeigenschaften verbessern. Ob dies der Fall ist, kann allerdings nicht abschließend geklärt werden, da aufgrund der relativ niedrigen geernteten Kornmengen keine Backversuche durchgeführt werden konnten.

Da der Einfluss von Staunässeperioden auf die Backqualität von Weizen noch nicht abschließend geklärt worden ist, sollten weitere Versuche, inklusive standardisierter Backtests, durchgeführt werden, um diese Wissenslücke zu schließen.

Nicht nur im Winterweizen sondern auch im Winterraps wurden die Proteinkonzentrationen nach Staunässe bestimmt. Hier zeigte sich, dass die Proteinkonzen-

tration in den Rapskörnern überstauter Pflanzen abnahm (Daten nicht gezeigt), im Gegensatz zur Zunahme der Proteinkonzentration im Weizenkorn. Auch die Proteinkonzentration im Rapspresskuchen, war in der Folge signifikant nach der Überstauung reduziert (Kapitel 3, Fig. 3-6f). Da die Wurzeln früh überstauter Rapspflanzen durch die Staunässe stark geschädigt waren (s. Kapitel 6.2 und 6.3), kam es zu einer signifikant reduzierten N- und S-Aufnahme der Pflanzen (s. Kapitel 3, Fig. 3-5a, b; Kapitel 6.4), die zu N- und S-Mängeln führte und damit die gesunkene Proteinkonzentration erklärt.

S-Mangel verändert, wie zuvor beschrieben, die Proteinzusammensetzung im Weizenkorn. Im Raps wurde die Proteinzusammensetzung nicht analysiert, da das entscheidende Qualitätskriterium hier nicht die Proteinqualität bzw. -zusammensetzung ist, sondern die Ölkonzentration im Korn. Zudem sind Protein- und Ölkonzentration stark negativ miteinander korreliert (Brennan et al., 2000). Hohe Proteinkonzentrationen im Rapskorn bedingen also niedrigere Ölkonzentrationen und umgekehrt (Brennan et al., 2000). In diesem Versuch wurde erwartet, dass eine zweiwöchige Überstauung zu einer sinkenden Ölkonzentration führt. Es zeigte sich, dass das Gegenteil der Fall war und die Ölkonzentration im Rapskorn nach den Staunässeperioden anstieg. Dies ist in Einklang mit der Beobachtung, dass die Proteinkonzentration im Korn nach der Staunässephase abnimmt.

In den hier durchgeführten Versuchen konnte in den nicht überstauten, sowie in den früh und spät überstauten Rapspflanzen, die vom Handel geforderte Standardölkonzentration von 40 % erreicht werden (Funk und Mohr, 2010). In allen drei Varianten lag die maßgebliche Ölkonzentration über den geforderten 40 %, sodass bei einer Vermarktung mit Zuschlägen auf den Preis im Verhältnis 1,5 : 1 gerechnet werden kann (Funk und Mohr, 2010). Die Preiszuschläge für die erhöhten Ölkonzentrationen könnten damit die durch die Staunässe auftretenden Ertragsverluste zum Teil ausgleichen (Hauska et al., 2007).

Insgesamt zeigte sich, dass Staunässeperioden nicht nur den Ertrag, sondern auch die Qualität von Weizen und Raps beeinflussen. Die Weizenqualität scheint dabei durch Überstauungen stärker beeinträchtigt zu sein, indem Schmachtkörner mit niedrigen Proteingehalten pro Korn und veränderten Gluten-Verhältnissen gebildet werden. Raps hingegen, dessen Qualität durch vor allem durch die Ölkonzentration definiert wird, scheint nicht mit Qualitätsverlusten auf Staunässeperioden zu reagieren. Weitere Untersuchungen zur Weizen- und Rapsqualität nach Staunässeereignissen sollten durchgeführt werden, um diese ersten, hier erzielten Ergebnisse bestätigen zu können.

## **6.7 Monetäre Schäden des Landwirts durch Staunässe und der Nutzen einer Versicherung gegen Staunässe**

Etwa 15 % aller Ernteschäden wurden im Zeitraum von 1990-2013 durch Sturm, Starkregen und Überschwemmung verursacht (GDV, 2016). Aufgrund der Zunahme von Starkregenereignissen und Phasen mit ergiebigem Dauerregen durch den

Klimawandel wird die Gefahr von Staunässeperioden weiter zunehmen (Kapitel 1). Die in dieser Arbeit durchgeführten Versuche zeigen, dass zeitweilige Staunässeperioden den Ertrag und die Qualität von Winterweizen und Winterraps beeinträchtigen können. Was bedeutet dies nun für den Landwirt? Anhand einer Kalkulation soll dies exemplarisch gezeigt werden.

Der durchschnittliche Hektarertrag von Winterweizen in Deutschland liegt bei 70 bis 80 dt ha<sup>-1</sup> und wird hier als Standardertrag herangezogen. In einem Jahr ohne Wetterextreme würde ein Landwirt also 80 dt ha<sup>-1</sup> Winterweizen ernten. Tritt nun ein zweiwöchiges Staunässeereignis zu Schossbeginn auf, wäre die Ertragsreduktion auf Grundlage dieser Arbeit sehr gering bzw. es würde keine Ertragsreduktion auftreten, sofern der Landwirt geeignete Düngemaßnahmen nach der Staunässeperiode durchführt. In dieser Arbeit wurde gezeigt, dass nach einer frühen Staunässeperiode insbesondere N-, K- und Mg-Mängel auftreten (s. Kapitel 2, Kapitel 6.4). Nach einer Pflanzenanalyse etwa zwei Wochen nach der Staunässeperiode sollte dann entschieden werden, ob konkrete Nährstoffe nachgedüngt werden müssen. Eine Nachdüngung mit N ist in jedem Fall zu empfehlen, da Studien einen positiven Einfluss der N-Düngung auf die Regenerationsfähigkeit und Erträge von Weizen nach Staunässeperioden zeigen (Huang et al., 1995; Robertson et al., 2009; Wu et al., 2014).

Wird der Weizen zur Blüte für zwei Wochen überstaut, konnten in dieser Arbeit Ertragsreduktionen von 42 % bis 60 % gemessen werden. Das würde für den Landwirt bei einem erwarteten Ertrag von 80 dt ha<sup>-1</sup> einen Verlust von etwa 34 bis 48 dt ha<sup>-1</sup> bedeuten. Bei einem durchschnittlichen Hektarpreis von 170 € t<sup>-1</sup> (Kraus, 2017) würde dies zu finanziellen Verlusten von knapp 600 bis 800 € ha<sup>-1</sup> führen. Da zudem nur Schmachtkörner geerntet werden (s. Kapitel 4, Kapitel 6.6), die nicht vermarktungsfähig sind, käme dies einem Totalverlust gleich.

Im Winterraps beträgt der durchschnittliche Hektarertrag 40 dt ha<sup>-1</sup>. Eine zweiwöchige Staunässephase reduzierte in den in dieser Arbeit durchgeführten Versuchen den Kornertrag um 15 bis 25 % (Kapitel 3, Kapitel 6.2). Bei einem durchschnittlichen Hektarpreis von 350 € t<sup>-1</sup> (Kraus, 2017), wären finanzielle Einbußen von 210 bis 350 € ha<sup>-1</sup> zu erwarten. Da jedoch die Ölkonzentrationen in überstauten Rapspflanzen leicht anstiegen, könnte ein Teil der Verluste durch Preiszuschläge für die erhöhte Ölkonzentration ausgeglichen werden (Hauska et al., 2007, Kapitel 6.6).

Nach einer Staunässeperiode zu Schossbeginn traten auch im Winterraps Nährstoffmängel auf (Kapitel 3). Deshalb ist im Winterraps, wie im Winterweizen, eine Nachdüngung der fehlenden Nährstoffe nach der Staunässeperiode sinnvoll. Es ist jedoch anzumerken, dass Staunässe in frühen Entwicklungsstadien die Rapswurzeln nachhaltig schädigt (Kapitel 6.3, Fig. 6-5a), sodass die Düngung, insbesondere von N, nicht zu hoch ausfallen sollte, um zu hohe N-Bilanzüberschüsse zu vermeiden (Düngeverordnung, 2006).

Es stellt sich nun die Frage, ob eine Ernteversicherung gegen Staunässe in beiden Kulturen für den Landwirt sinnvoll ist und von den Ernteversicherern angeboten werden sollte.

Bisher ist eine Ernteversicherung gegen stehendes Wasser nach Starkregenereignissen nur bei der Vereinigten Hagel im Rahmen einer Mehrgefahrenversicherung möglich (Vereinigte Hagel, 2017). Allerdings haftet die Versicherung nur für Starkregenschäden und stehendes Wasser bis zum 15. Juni eines Jahres (Vereinigte Hagel, 2015). Staunässeschäden durch anhaltenden Dauerregen sind bisher nicht versichert. Tritt ein Schadenereignis nach 15. Juni auf, zahlt die Versicherung nicht. Würde ein dieser begrenzte Haftungszeitraum für eine Versicherung gegen Staunässe gelten, würde der Landwirt von einer solchen Versicherung nicht in allen landwirtschaftlichen Kulturen davon profitieren. Wie in dieser Arbeit gezeigt, sind frühe Entwicklungsstadien von Winterraps anfälliger gegenüber Staunässe als spätere (Kapitel 3, Kapitel 6.3). Der aufgeführte Haftungszeitraum würde damit also die größten Schäden abdecken. Im Winterweizen jedoch steigen die Ertragsverluste mit zunehmendem Entwicklungsstadium an (s. Kapitel 2, Kapitel 6.2). Wird der Weizen im Zeitraum der Blüte, also Ende Mai bis Ende Juni, überstaut, in dem die größten Schäden an den Pflanzen auftreten, haftet die Versicherung gegebenenfalls nicht. Ein Abschluss einer solchen Versicherung wäre für den Landwirt also nicht zielführend.

Damit eine Versicherung gegen Staunässe einen Nutzen für den Landwirt hat, müsste sie nicht nur Schäden, die durch stehendes Wasser aufgrund von Starkregen entstehen, sondern auch Schäden, die durch stehendes Wasser aufgrund von anhaltendem Dauerregen entstehen, abdecken. Darüber hinaus wäre die Einführung einer solchen Versicherung sinnvoll, wenn der Haftungszeitraum bis zur Ernte reicht.

Weiterhin sollte beachtet werden, dass die Prämien der Mehrgefahrenversicherungen die Prämien einer Hagelversicherung das Zwei- bis Vierfache je nach Region übersteigen können (Garbert, 2014). Im Kreis Plön beträgt die Prämie  $\text{ha}^{-1}$  für eine Hagelversicherung für Winterweizen bei einer Versicherungssumme von 1700 € durchschnittlich 5 € und für Winterraps ca. 15 € (Garbert, 2014). Sollen auch Sturm und Starkregen mitversichert werden, steigt die Prämie auf durchschnittlich 12 € (Winterweizen) bzw. 22 € (Winterraps). Eine weitere Gefahr wie Staunässe hätte vermutlich eine weitere Erhöhung der Prämie zur Folge.

Je nach Risikogebiet können die Prämien stark variieren (Garbert, 2014). Im Kreis Plön beträgt die Prämie für die Mehrgefahrenversicherung (Hagel, Sturm, Starkregen) 12 € im Winterweizen und im Winterraps 72 €. Im Kreis Straubing-Bogen (Bayern), wo das Hagel-, Sturm- und Starkregenrisiko sehr hoch ist, steigt die Prämie für Winterweizen auf ca. 36 €, für Winterraps knapp 91 € (Garbert, 2014).

Sollte die Gefahr Staunässe in die Mehrgefahrenversicherung aufgenommen werden, ist der Abschluss einer solchen Versicherung in Regionen sinnvoll, in denen vermehrt Staunässeereignisse auftreten. Landwirte, deren Einkommen hauptsächlich vom Ackerbau oder einzelnen Kulturen abhängt, könnten außerdem von dieser

Versicherung profitieren. Auf weniger gefährdeten Standorten ist eine exakte Kosten-Nutzen-Abwägung vor dem Abschluss einer solchen Versicherung durch den Landwirt erforderlich.

Ausgehend von dieser Arbeit ist eine Versicherung gegen Staunässe unter der Annahme eines Haftungszeitraums bis zum 15. Juni eines Jahres für Winterweizen als nicht notwendig zu erachten. Winterweizen zeigt während der vegetativen Entwicklung eine hohe Regenerationsfähigkeit, sodass durch eine Staunässeperiode keine negativen Auswirkungen auf den Ertrag zu erwarten sind. Ausgenommen davon sind jedoch Staunässeereignisse, die in sehr frühen Entwicklungsstadien, z. B. kurz nach der Keimung und während der Blattentwicklung (BBCH 0-19) auftreten. Sie schädigen die Pflanzen höchstwahrscheinlich stark. Die Untersuchung dieser Entwicklungsstadien war jedoch nicht Bestandteil dieser Arbeit.

Für Winterraps wäre der Abschluss einer Mehrgefahrenversicherung, die Staunässe beinhaltet, auf Risikostandorten sinnvoll, da insbesondere frühe Entwicklungsstadien anfällig auf Staunässe reagieren und die Regenerationsfähigkeit eingeschränkt ist, was in späteren Ertragseinbußen resultiert.

## 6.8 Referenzen

- Araki, H., A. Hamada, M.A. Hossain, T. Takahashi, 2012.** Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crop Res* 137, 27–36.
- Ashraf, M. und H. Rehman, 1999.** Mineral nutrient status of corn in relation to nitrate and long-term waterlogging. *J Plant Nutr* 22, 1253-1268.
- Bailey-Serres, J. und L. A. C. J. Voesenek, 2008.** Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annu Re Plant Biol* 59, 313-339.
- BMEL (Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft), 2017.** Erntebericht 2016. Verfügbar unter: [https://www.bmel.de/DE/Landwirtschaft/Pflanzenbau/Ackerbau/\\_Texte/Ernte2016.html](https://www.bmel.de/DE/Landwirtschaft/Pflanzenbau/Ackerbau/_Texte/Ernte2016.html) (Stand: 14.07.2017)
- Bouchet, A.-S., A. Laperche, C. Bissuel-Belaygue, R. Snowdon, N. Nesi und A. Stahl, 2016.** Nitrogen use efficiency in rapeseed. A review. *Agron Sustain Dev* 36:38, DOI: 10.1007/s13593-016-0371-0.
- Bradford, K. J. und T. C., Hsiao, 1982.** Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. *Plant Physiol* 70, 1508-1513.
- Brennan, R. F., M. G. Mason and G. H. Walton, 2000.** Effect of nitrogen fertilizer on the concentrations of oil and protein in canola (*Brassica napus*) seed. *J Plant Nutr* 23 (3), 339-348.
- Collaku, A. und S. A. Harrison, 2002.** Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Sci*, 42, 444-450.
- Colmer, T. D. und H. Greenway, 2011.** Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O<sub>2</sub> deficiency. *J Exp Bot* 62, 39-57.
- Colmer, T. D. und L. A. C. J. Voesenek, 2009.** Flooding tolerance: Suites of plant traits in variable environments. *Funct. Plant Biol* 36, 665-681.



- de San Celedonio, R. P., L. G. Abeledo, A. I. Mantese und D. J. Miralles, 2017.** Differential root and shoot biomass recovery in wheat and barley with transient waterlogging during preflowering. *Plant Soil* DOI: 10.1007/s11104-017-3274-1.
- de San Celedonio, R.P., G.L. Abeledo und D.J. Miralles, 2014.** Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant Soil* 378, 265-277.
- Dhaka, V. und B. S. Khatkar, 2015.** Effects of gliadin/glutenin and HMW-GS/LMW-GS ratio on dough rheological properties and bread-making potential of wheat varieties. *J Food Qual* 38, 71-82.
- Dwivedi, S. L., S. N. Nigam, R. C. N. Rao, U. Singh und K. V. S. Rao, 1996.** Effect of drought on oil, fatty acids and protein contents of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) seeds. *Field Crop Res* 48, 125-133.
- Elzenga, J. T. M. und H. van Veen, 2010.** Waterlogging and plant nutrient uptake. In: S. Mancuso and S. Shabala (eds) *Waterlogging signalling and tolerance in plants*. Springer, Berlin and Heidelberg, 23-35.
- Funk, H. und R. Mohr, 2010.** Die Rapsabrechnung. <http://www.ufop.de/agrar-info/erzeuger-info/raps/ufop-praxisinformation-die-rapsabrechnung>, abgerufen am: 03.07.2017.
- Garbert, J., 2014.** Hagel, Sturm & Co: So sichern Sie Ihre Ernte ab. *Top Agrar* 4/2014. Verfügbar unter: <https://www.topagrar.com/archiv/Hagel-Sturm-Co-So-sichern-Sie-Ihre-Ernte-ab-1376502.html> (Stand: 24.07.2017).
- Gesamtverband der deutschen Versicherungswirtschaft (GDV), 2016.** Landwirtschaftliche Mehrgefahrenversicherung für Deutschland. Verfügbar unter: [www.gdv.de/wp-content/uploads/2016/12/09/2016\\_LW\\_Mehrgefahrenversicherung\\_Webversion.pdf](http://www.gdv.de/wp-content/uploads/2016/12/09/2016_LW_Mehrgefahrenversicherung_Webversion.pdf) (Stand: 25.07.2017)
- Gibbs, J. und H. Greenway, 2003.** Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Funct Plant Biol* 30, 1-47.
- Guddat, C. und E. Schreiber, 2015.** Landessortenversuche in Thüringen. Winterweizen. Versuchsbericht 2014. Verfügbar unter: [www.tll.de/www/daten/publikationen/voe/lsv/lv\\_ww.pdf](http://www.tll.de/www/daten/publikationen/voe/lsv/lv_ww.pdf) (Stand: 24.07.2017).
- Gutierrez-Boem, F.H., R.S. Lavado, und C.A. Porcelli, 1996.** Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rapeseed. *Field Crop Res* 47, 175-179.
- Hauska, D., C. Oertel, L. Alpmann, D. Stelling und H. Busch, 2007.** Breeding progress towards high oil content in oilseed rape (*Brassica napus* L.)- essential innovations to meet current and future market needs. In *Proc. 12th International Rapeseed Congress Wuhan China* 1, 159-162.
- Huang, B., J. W. Johnson, S. Nesmith und D. C. Bridges, 1994.** Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *J Exp Bot* 45, 193-202.
- Huang, B., J. W. Johnson, S.D. Nesmith und D.C. Bridges, 1995.** Nutrient accumulation and distribution of wheat genotypes in response to waterlogging and nutrient supply. *Plant Soil* 173, 47-54.
- Huang, X., S. Shabala, L. Shabala, Z. Rengel, X. Wu, G. Zhang und M. Zhou, 2014.** Linking waterlogging tolerance with Mn<sup>2+</sup> toxicity: a case study for barley. *Plant Biol*, doi: 10.1111/plb.12188.
- IPCC, 2014.** *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.

- Jackson, G. D., 2000.** Effects of nitrogen and sulfur on canola yield and nutrient uptake. *Agron J* 92, 644-649.
- Jiang D., H. Yue, B. Wollenweber, W. Tan, H. Mu, Y. Bo, T. Dai, Y. Jing und W. Cao, 2009.** Effects of post-anthesis drought and waterlogging on accumulation of high-molecular-weight glutenin subunits and glutenin macropolymers content in wheat grain. *J Agron Crop Sci* 195, 89-97.
- Jiang, D., X. Fan, und T. Dai, 2008.** Nitrogen fertiliser rate and post-anthesis waterlogging effects on carbohydrate and nitrogen dynamics in wheat. *Plant Soil* 304: 301-314.
- Khabaz- Saberi, H., T. L. Setter und I. Waters, 2005.** Waterlogging induces high to toxic concentrations of iron, aluminium, and manganese in wheat varieties on acidic soil. *J Plant Nutr* 29, 899-911.
- Khabaz-Saberi, H., S. J. Barker und Z. Rengel, 2012.** Tolerance to ion toxicities enhances wheat (*Triticum aestivum* L.) grain yield in waterlogged acidic soils. *Plant Soil* 354, 371-381.
- Khabaz-Saberi, H., T. L. Setter und I. Waters, 2006.** Waterlogging induces high to toxic concentrations of iron, aluminium, and manganese in wheat varieties on acidic soil. *J Plant Nutr* 899-911.
- Kirkegaard, J. A., P. J. Hocking, J. F. Angus, G. N. Howe und P. A. Gardner, 1997.** Comparison of Canola, Indian mustard and Linola in two contrasting environments. II. Break-crop and nitrogen effects on subsequent wheat crops. *Field Crops Res* 52, 179-191.
- Kirmizi, S. und R. W. Bell, 2012.** Responses of barley to hypoxia and salinity during seed germination, nutrient uptake, and early plant growth in solution culture. *J Plant Nutr Soil Sci* 175, 630-640.
- Kraus, H., 2017.** Weizenpreis behauptet sich knapp über 170 Euro/t. Agrarheute. Verfügbar unter: <https://www.agrarheute.com/news/matif-cbot-weizenpreis-rapspreis-maispreis-aktuell> (Stand: 24.07.2017).
- Liu, C. und R. P. Allan, , 2013.** Observed and simulated precipitation responses in wet and dry regions 1850-2100. *Environ Res Lett* 8, 034002. doi: 10.1088/1748-9326/8/3/034002.
- Lizana, X. C., R. Riegel, L. D. Gomez, J. Herrera, A. Isla, S. J. McQueen-Mason und D. F. Calderini, 2010.** Expansin expression is associated with grain size dynamics in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Exp Bot* 61 (4), 1147-1157.
- Malik, A. I., T. D. Colmer, H. Lambers und M. Schortemeyer, 2003.** Aerenchyma formation and radial O<sub>2</sub> loss along adventitious roots of wheat with only the apical root portion exposed to O<sub>2</sub> deficiency. *Plant Cell Environ* 26, 1713-1722.
- Malik, A. I., T. D. Colmer, H. Lambers, T. L. Setter und M. Schortemeyer, 2002.** Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytol* 153, 225–236.
- Mano, Y. und F. Omori, 2013.** Relationship between constitutive root aerenchyma formation and flooding tolerance in *Zea nicaraguensis*. *Plant Soil* 317, 1-14.
- Marti, J., R. Savin und G.A. Slafer, 2015.** Wheat Yield as Affected by Length of Exposure to Waterlogging During Stem Elongation. *J Agro Crop Sci* 201, 473-486.
- McMichael, A., R. E. Woodruff und S. Hales, 2006.** Climate change and human health: present and future risks. *Lancet* 367, 859-869.
- Mielke, M. S., A. A. F. de Alemeida, F. P. Gomes, M. A. G. Aguilar und P. A. O. Mangabeira, 2003.** Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ Exp Bot* 50, 221-231.

- Ponnamperuma, F. N., 1972.** The chemistry of submerged soil. *Adv Agron* 24, 29-96.
- Ponnamperuma, F. N., 1984.** Effects of flooding on soils: In: T. T. Kozlowski (ed) *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando, 9-45.
- Rahmstorf, S. und D. Coumou, 2011.** Increase of extreme events in a warming world. *Proc Natl Acad Sci USA* 108, 17905- 17909.
- Ren, B., J. Zhang, S. Dong, P. Liu und B. Zhao, 2016.** Effects of duration of waterlogging at different growth stages on grain growth of summer maize (*Zea mays* L.) under field conditions. *J Agr Crop Sci* 202, 564-575.
- Robertson, D., H. Zhang, J.A. Palta, T. Colmer und N. C. Turner, 2009.** Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. *Crop Pasture Sci* 60, 578-586.
- Rosenzweig, C., A. Iglesias, X. B. Yang, P.R. Epstein und E. Chivian, 2001.** Climate change and extreme weather events. Implications for food production, plant diseases, and pests. *Global change & Human Health* 2, 90-104.
- Rotundo, J. L. und M. E. Westgate, 2009.** Meta-analysis of environmental effects on soybean seed composition. *Field Crops Res* 110, 147-156.
- Scheffer, F. und P. Schachtschnabel, 2002.** *Lehrbuch der Bodenkunde*. 15. Aufl./neubearb. Und erw. von H.-P. Blume, Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg, Berlin.
- Setter, T. L., P. Burgess, I. Waters und J. Kuo, 1999.** Genetic diversity of barley and wheat for waterlogging tolerance in Western Australia. In: *Proceedings of the 9<sup>th</sup> Australian Barley Technical Symposium*, 1999.
- Setter, T. L. und I. Waters, 2003.** Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant Soil* 253, 1–34.
- Setter, T. L., I. Waters, S. K. Sharma, K. N. Singh, N. Kulshreshtha, N. P. S. Yaduvanshi, P.C. Ram, B. N. Singh, J. Rane, G. McDonald, H. Khabaz-Saberi, T.B. Biddulph, R. Wilson, I. Barclay, R. McLean und M. Cakir, 2009.** Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India: the importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. *Ann Bot* 103, 221–235.
- Shao, G. C., J. J. Lan, S. E. Yu, N. Liu, R. Q. Guo und D. L. She, 2013.** Photosynthesis and growth of winter wheat in response to waterlogging at different growth stages. *Photosynthetica* 51, 429-437.
- Shewry, P. R., 2009.** Wheat. *J Exp Bot* 60, 1537-1553.
- Shewry, P. R., Y. Popineau, D. Lafiandra, P. Belton, 2001.** Wheat glutenin subunits and dough elasticity: findings of the EUROWHEAT project. *Trends in Food Science and Technology* 11, 433-441.
- Smith, G. P. und M. J. Gooding, 1999.** Models of wheat grain quality considering climate, cultivar and nitrogen effects. *Agricultural and Forest Meteorology* 94, 159-170.
- Steffens, D., B.W. Hütsch, T. Eschholz, T. Lošák und S. Schubert, 2005.** Water logging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity. *Plant Soil Environ* 51, 545–552.
- Stieger, P. A. und U. Feller, 1994.** Nutrient accumulation and translocation in maturing wheat plants grown on waterlogged soil. *Plant Soil* 160, 87–95.
- Tan, W., J. Liu, T. Dai, Q. Jing, W. Cao und D. Jiang, 2008.** Alterations in photosynthesis and antioxidant enzyme activity in winter wheat subjected to post-anthesis waterlogging. *Photosynthetica* 46, 21-27.
- Teakle, N. L., S. Bowman, E. G. Barrett-Lennard, D. Real und T. D. Colmer, 2012.** Comparisons of annual pasture legumes in growth, ion regulation and root porosity

- demonstrate that *Melilotus siculus* has exceptional tolerance to combinations of salinity and waterlogging. *Environ Exp Bot* 77, 175-184.
- Tournaire-Roux, C., M. Sutka, H. Javot, E. Gout, P. Gerbeau, D.-T. Luu, R. Bligny und C. Maurel., 2003.** Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature* 425, 393-397.
- Trought, M. C. T. und M. C. Drew, 1980.** The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) 1. Shoot and root growth in relation to the changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution. *Plant Soil* 54, 77-94.
- Umweltbundesamt, 2017.** Gefahren durch extreme Niederschläge werden ab 2040 deutlich zunehmen. [http://www.umweltbundesamt.de/sites/default/files/medien/press/pd11-009\\_gefahren\\_durch\\_extreme\\_niederschlaege\\_werden\\_ab\\_2040\\_deutlich\\_zunehmen.pdf](http://www.umweltbundesamt.de/sites/default/files/medien/press/pd11-009_gefahren_durch_extreme_niederschlaege_werden_ab_2040_deutlich_zunehmen.pdf). accessed: 10.05.2017
- Vereinigte Hagel, 2015.** Kundeninformation, 53-54.
- Vereinigte Hagel, 2017.** Secufarm® - die fairste Mehrgefahrenversicherung in Europa. Verfügbar unter: <https://www.vereinigte-hagel.net/das-prinzip> (Stand: 11.06.2017).
- Voesenek, L. A. C. J., W. O. Armstrong, G. M. Gemann, T. D. Colmer und M. T. McDonald, 1999.** A lack of aerenchyma and high rates of radial oxygen loss from the root base contribute to the waterlogging intolerance of *Brassica napus*. *Funct. Plant Biol* 26, 87-93.
- Wang, Y. und M. Frei, 2011.** Stressed – food. The impact of abiotic environmental stresses on crop quality. *Agric Ecosyst Environ* 141, 271-286.
- Wieser, H., 2007.** Chemistry of gluten proteins. *Food Microbiol* 24, 115-119.
- WMO, 2016.** WMO statement on the status of the global climate in 2015. Verfügbar unter: <https://public.wmo.int/en/resources/library/wmo-statement-status-of-global-climate-2015>, (Stand: 16.06.2017).
- Wu, J. D., J. C. Li, F. Z. Wei, C. Y. Wang und G. Sun, 2014.** Effects of nitrogen spraying on the post-anthesis stage of winter wheat under waterlogging stress. *Acta Physiol Plant* 36, 207-216.
- Xie, Q., S. Mayes und D. L. Sparkes, 2015.** Carpel size, grain filling, and morphology determine individual grain weight in wheat. *J Exp Bot* 66, 6715-6730.
- Xu, M., H. Ma, L. Zeng, Y. Cheng, G. Lu, J. Xu, X. Zhang und X. Zou, 2015.** The effect of waterlogging on yield and seed quality at the early flowering stage in *Brassica napus* L. *Field Crop Res.* 180, 238-245.
- Yang, D., S. Kanae, T. Oki, T. Koike und K. Musiaka, 2003.** Global potential soil erosion with reference to land use and climate changes. *Hydrol Process* 17, 2913-2928.
- Yordanova, R. Y., A. N. Uzunova und L. P. Popova, 2005.** Effects of short-term soil flooding on stomata behavior and leaf gas exchange in barley plants. *Biol Plant* 49, 317-319.
- Zhang, X., S. Shabala, A. Koutoulis, L. Shabala, P. Johnson, D. Hayes, D. S. Nichols und M. Zhou, 2015.** Waterlogging tolerance in barley is associated with faster aerenchyma formation in adventitious roots. *Plant Soil* 394, 355-372.
- Zhang, Y., X. Song, G. Yang, Z. Li, H. Lu, X. Kong, A. E. Eneji und H. Dong, 2015.** Physiological and molecular adjustment of cotton to waterlogging at peak-flowering in relation to growth and yield. *Field Crop Res* 179, 164-172.
- Zhang, Y., Y. Chen, H. Lu, X. Kong, J. Dai, Z. Li und H. Dong, 2016.** Growth, lint yield and changes in physiological attributes of cotton under temporal waterlogging. *Field Crop Res* 194, 83-93.

- Zhou, W., D. Zhao und X. Lin, 1997.** Effects of waterlogging on nitrogen accumulation and alleviation of waterlogging damage by application of nitrogen fertilizer and mixtalol in winter rape (*Brassica napus* L.). J Plant Growth Reg. 16, 47-53.
- Zhou, W. und X. Lin, 1995.** Effects of waterlogging at different growth stages on physiological characteristics and seed yield of winter rape (*Brassica napus* L.). Field Crop Res. 44, 103-110.
- Zörb, C., E. Becker, N. Merkt, S. Kafka, S. Schmidt und U. Schmidhalter, 2017.** Shift of grain protein composition in bread wheat under summer drought events. J Plant Nutr Soil Sci 180, 49-55.
- Zou, X. L., C. W. Hu, L. Zeng, Y. Cheng, M. W. Xu und X. K. Zhang, 2014.** A comparison of screening methods to identify waterlogging tolerance in the field of *Brassica napus* L. during plant ontogeny. PLoS ONE 9: e89731. doi:10.1371/journal.pone.0089731.

## 7. Zusammenfassung

Stau­nässe ist ein abiotischer Stressfaktor für Kulturpflanzen, der zunehmend ökologisch und ökonomisch an Bedeutung gewinnt und die Getreideproduktion in den gemäßigten Breiten beeinträchtigt. Bedingt durch das sich wandelnde Klima steigt die Anzahl von extremen Wetterereignissen mit Starkregen und ergiebigem Dauerregen, auch in Deutschland. Laut Prognosen des IPCC wird die Häufigkeit und Intensität dieser Extremwetterereignisse in Zukunft weiter zunehmen. Die Zunahme extremer Wetterlagen führt zu einem erhöhten Ertragsrisiko der Landwirte, gegen das keine finanzielle Absicherung besteht, da keine Ernteversicherungen gegen Stau­nässe existieren. Der bislang nicht kalkulierbare Ertragsverlust aufgrund der fehlenden Datengrundlage wird als Grund für das Fehlen einer solchen Versicherung angeführt. Bereits durchgeführte Studien zur Thematik „Ertragsverluste durch Stau­nässe“ können nicht als Datengrundlage dienen, da die Versuchsbedingungen keinen Transfer in die Praxis zulassen. Deshalb wurden in dieser Arbeit die Auswirkungen von Stau­nässe auf die Kulturpflanzen Winterweizen und Winterraps unter feldähnlichen Bedingungen untersucht.

Die Hauptziele dieser Arbeit waren:

(1) zu klären, ob anhaltende Stau­nässe zu einem Ertragsrückgang in Winterweizen und Winterraps führt; (2) zu untersuchen, ob der Ertragsrückgang abhängig vom Entwicklungsstadium ist, in dem die Pflanzen überstaut wurden; (3) zu bestimmen, ob Ertragsverluste durch auftretende Nährstoffmängel oder -toxizitäten entstehen; (4) zu prüfen, ob Winterraps und Winterweizen sich in ihrer Anfälligkeit gegenüber Stau­nässe unterscheiden; (5) zu bewerten, ob anhaltende Stau­nässe die Qualität von Winterraps und Winterweizen beeinträchtigt. Zur Beantwortung der Versuchsfragen wurden zwei Winterweizensorten und ein Winterrapskultivar in Großcontainern (120 L) angezogen und zu Schossbeginn (BBCH 31) sowie zur Blüte (BBCH 51) für zwei Wochen überstaut.

Es konnte gezeigt werden, dass Stau­nässeperioden im Winterweizen und im Winterraps zu Ertragsverlusten führen. Dabei waren die Ertragsverluste im Winterweizen generell höher als im Winterraps. Die Höhe des Ertragsverlustes ist dabei abhängig vom Entwicklungsstadium. Eine frühe Überstauung zu Schossbeginn resultierte im Winterweizen zwar in Beeinträchtigungen der vegetativen Entwicklung und in transienten Nährstoffmängeln, führte jedoch, aufgrund der hohen Regenerationsfähigkeit der Weizenpflanzen, nicht zu einem Ertragsverlust. Im Winterraps hingegen beeinträchtigte die frühe Überstauung das Pflanzenwachstum, die Nährstoffaufnahme und die Blütenfertilität, was in einer reduzierten Anzahl der Schoten, einer verringerten Anzahl der Körner pro Schote und einem verminderten TKG resultierte und zum Ertragsverlust führte. Entgegen der Vermutung trugen Mikronährstofftoxizitäten nicht zu Ertragsverlusten bei.

Eine späte Überstauung zur Blüte führte sowohl im Winterweizen als auch im Winterraps durch die Beeinträchtigung der generativen Entwicklung zu Ertrags-

verlusten. Im Winterweizen bewirkten die reduzierte Anzahl der Körner pro Ähre sowie das verminderte TKG den Ertragsverlust. Im Winterraps waren die Ertragsverluste durch eine Staunässeperiode zur Blüte deutlich geringer. Während der Staunässeperiode welkte und vertrocknete die Hauptinfloreszenz der Rapspflanzen aufgrund eines starken Ca-Mangels, doch durch das Austreiben von sekundären Blütenständen nach dem Ende der Überstauung waren die Ertragsverluste als gering einzustufen.

Staunässeperioden beeinflussen nicht nur den Ertrag von Winterweizen und Winterraps, sondern haben auch Auswirkungen auf die Qualität. Im Winterweizen nahm die Qualität der Körner ab. Spät überstauter Weizen bildete Schmachtkörner mit geringen Proteingehalten pro Korn. Außerdem veränderte sich die Proteinzusammensetzung. Schwefelarme Glutenin-Fractionen stiegen an, während schwefelreiche Glutenin-Fractionen abnahmen, was zu einer Veränderung der Backqualität führen könnte. Da die Veränderung der Proteinzusammensetzung einen großen Einfluss auf die Backqualität hat, bedarf es hier weiterer Untersuchungen.

Im Winterraps führten Staunässeperioden zu einem Anstieg des Ölgehalts im Rapsamen. Der von der verarbeitenden Industrie geforderte Ölgehalt von 40 % konnte unabhängig von der auftretenden Staunässe erreicht werden. In überstauten Rapspflanzen stieg der Ölgehalt an, sodass Preiszuschläge für erhöhte Ölgehalte die Ertragsverluste zum Teil ausgleichen können. Die Fettsäurezusammensetzung veränderte sich nur geringfügig. Während die Ölsäuregehalte durch Staunässe unverändert blieben, stiegen die Gehalte an Linolensäure an. Über Gründe für die veränderte Fettsäurezusammensetzung kann nur spekuliert werden und benötigt weitere Forschung.

## 8. Summary

Waterlogging is an abiotic stress factor for crop plants gaining increasing ecological and economic importance and affecting crop production in the temperate latitudes. Due to the changing climate the number of extreme weather events including heavy and prolonged rainfall is increased, even in Germany. Predictions of the IPCC reveal a further rise in frequency and intensity of heavy precipitation events in future. Increasing risk of extreme weather events increases the risk of yield losses for farmers. Financial assurances, e. g. yield insurances against waterlogging, do not exist, because yield losses due to waterlogging are not predictable until now. Data from existing studies dealing with yield losses due to waterlogging cannot be used because experimental design and conditions do not allow transfer to natural field conditions. Therefore, in this work, the effects of waterlogging on winter wheat and winter rapeseed were analyzed under environmental conditions resembling to the field.

The main objectives of this study were (1) to analyze whether transient waterlogging results in yield losses in winter wheat and winter rapeseed; (2) to investigate whether yield losses depend on the developmental stage the plants have been waterlogged; (3) to determine whether yield losses can be explained by nutrient deficiencies or toxicities; (4) to examine whether winter wheat and winter rapeseed differ in their susceptibility to waterlogging; (5) to elucidate whether waterlogging affects quality of winter wheat and winter rapeseed. In order to investigate the effects of waterlogging on winter wheat and winter rapeseed, two winter wheat and one winter rapeseed cultivar were grown in large-scale containers (120 L) and waterlogged for two weeks at stem elongation (BBCH 31) and at flowering (BBCH 51).

It was shown that waterlogging results in yield losses in winter wheat and winter rapeseed. In general, yield losses in winter wheat were higher than in winter rapeseed. The amount of yield loss depends on the developmental stage of the plants. Early waterlogging at stem elongation affected vegetative growth and resulted in transient nutrient deficiencies, but due to a high regeneration capacity, yield loss was not observed. In winter rapeseed, early waterlogging inhibited plant growth, nutrient uptake and floret fertility resulting in a reduced number of pods per plant, a decreased number of grains per pod and a reduced thousand kernel weight. In sum, significant yield losses appeared. Micronutrient toxicities did not contribute to yield losses in these experiments.

Late waterlogging at flowering impaired both in winter wheat and winter rapeseed generative development resulting in yield losses. In winter wheat, number of grains per spike and a reduced thousand kernel weight caused yield losses. In winter rapeseed, yield losses were lower than in winter wheat. During waterlogging, the main raceme of the rapeseed plants wilted and became senescent due to a strong Ca-deficiency. Rapeseed plants compensated the loss of the main raceme by producing secondary racemes after the end of the waterlogging period resulting in minor yield loss.



Waterlogging affects yield and quality of winter wheat and winter rapeseed. In winter wheat, quality of wheat grains decreased. Late waterlogged winter wheat produced shriveled grains with low protein contents per grain. Additionally, protein composition was altered. S-poor glutenin fractions increased, whereas S-rich glutenin fractions decreased, probably resulting in a shift in baking quality. Because alterations in protein composition have major influence on bread wheat baking quality, further research is needed concerning this topic.

In winter rapeseed, waterlogging increased oil content in the grains. The level of 40% oil content claimed by German oil crushers was reached independently of the waterlogging treatment. In waterlogged rapeseed plants, oil content increased partly compensating yield losses by obtaining higher prices. Fatty acid composition remained nearly unchanged after waterlogging. Oleic acid contents did not alter after waterlogging, but contents of linolenic acid increased. Reasons for alterations in fatty acid composition are still unclear until now and have to be elucidated in further studies.

## **Danksagung**

Als erstes möchte ich meinem Doktorvater Prof. Dr. Karl-Hermann Mühling danken, der mir dieses spannende, praxisrelevante und sehr aktuelle Thema zur Verfügung stellte. Seine fachliche Unterstützung und konstruktive Kritik während meiner gesamten Promotion, sowie das mir entgegengebrachte Vertrauen schätze ich sehr. Außerdem danke ich ihm, dass er es mir ermöglicht hat, meine Arbeit auf Tagungen zu präsentieren, und damit mein wissenschaftliches Weiterkommen gefördert hat.

Ganz besonders danke ich Dr. Britta Pitann für ihre ausgezeichnete und kompetente Betreuung während meiner Doktorarbeit. Vielen Dank, dass du mir immer mit Rat und Tat zur Seite standst und wirklich jederzeit versucht hast, auch das Unmögliche möglich zu machen.

Ein großes Dankeschön geht auch an die technischen Angestellten, die mir im Labor unter die Arme gegriffen haben und ohne die meine ganzen Analysen vermutlich immer noch nicht beendet wären. Besonders danke ich auch Stefan Becker-Fazekas, Bärbel Biegler und Thoja Heimbeck für ihre Hilfe bei der Befüllung der Container und der Ernte der Pflanzen. Ich werde unsere gemeinsamen Stunden, die wir mit dem Zählen der Rapsschoten verbracht haben, nicht vergessen!

Ebenso danke ich meinen Mitdoktoranden und Mitdoktorandinnen für die freundliche Arbeitsatmosphäre und die schöne Zeit, die wir zusammen hatten.

Weiterhin danke ich der Vereinigten Hagelversicherung VVaG, die durch die finanzielle Förderung dieses Projekts, mir diese Arbeit ermöglicht hat.

Schließlich möchte ich meiner Familie, insbesondere meiner Mutter, ganz besonders danken. Sie sind immer für mich da und waren mir eine große moralische Stütze während dieser Zeit und mussten so manche Nerverei ertragen. Für eure liebevolle Unterstützung und Ermutigung danke ich euch sehr.

Danke!

## Anhang – Rohdaten

Tabelle 1: Frischgewichte verschiedener Winterweizensorten nach zweiwöchiger Überstauung zu BBCH 23/25

Sorte	Kontrolle	Frischgewicht (g)	Mittelwert	Standardabweichung	Überstauung	Frischgewicht (g)	Mittelwert	Standardabweichung
<i>Hybery</i>	K1	36,99	35,37	3,97	Ü1	22,88	23,79	3,59
	K2	33,4			Ü2	18,38		
	K3	41,6			Ü3	27,93		
	K4	32,8			Ü4	25,89		
	K5	32,04			Ü5	23,89		
<i>Rumor</i>	K1	39,73	38,31	3,01	Ü1	23,87	26,02	3,66
	K2	35,99			Ü2	24,72		
	K3	42,74			Ü3	29,39		
	K4	37,76			Ü4	30,31		
	K5	35,33			Ü5	21,83		
<i>Gordian</i>	K1	34,21	31,86	2,71	Ü1	20,69	24,98	4,10
	K2	29,47			Ü2	27,06		
	K3	31,35			Ü3	25,17		
	K4	35,11			Ü4	21,37		
	K5	29,17			Ü5	30,59		
<i>Genius</i>	K1	25,59	25,45	3,55	Ü1	21,49	22,08	1,16
	K2	29,46			Ü2	22,77		
	K3	20			Ü3	23,72		
	K4	27,48			Ü4	20,76		
	K5	24,71			Ü5	21,67		

## Fortsetzung Tabelle 1

Sorte	Kontrolle	Frischgewicht (g)	Mittelwert	Standardabweichung	Überstauung	Frischgewicht (g)	Mittelwert	Standardabweichung
LGH 2013-03	K1	26,82	28,35	2,66	Ü1	23,44	24,65	3,17
	K2	25,28			Ü2	25,47		
	K3	32,14			Ü3	28,24		
	K4	29,73			Ü4	19,88		
	K5	27,79			Ü5	26,24		
Colonia	K1	31,98	35,58	3,39	Ü1	22,01	23,45	2,70
	K2	33,51			Ü2	25,52		
	K3	40			Ü3	26,96		
	K4	38,24			Ü4	20,41		
	K5	34,15			Ü5	22,34		
JB Asano	K1	29,08	30,92	2,74	Ü1	20,34	22,48	3,20
	K2	31,87			Ü2	25,54		
	K3	29,28			Ü3	22,68		
	K4	35,33			Ü4	25,56		
	K5	29,05			Ü5	18,3		

Tabelle 2: Frischgewichte verschiedener Winterrapsorten nach zweiwöchiger Überstauung zu BBCH 23/25

Sorte	Kontrolle	Frischgewicht (g)	Mittelwert	Standardabweichung	Überstauung	Frischgewicht (g)	Mittelwert	Standardabweichung
Avatar	K1	31,09	23,88	5,09	Ü1	14,37	14,55	0,46
	K2	21,28			Ü2	14,64		
	K3	20,94			Ü3	14,94		
	K4	18,88			Ü4	13,85		
	K5	27,22			Ü5	14,94		
Mentor	K1	38,64	37,47	1,92	Ü1	13	12,16	2,09
	K2	39,59			Ü2	15,38		
	K3	34,76			Ü3	10,16		
	K4	37,98			Ü4	11,47		
	K5	36,37			Ü5	10,77		
Mercedes	K1	32,92	23,79	6,78	Ü1	12,12	13,06	2,15
	K2	18,4			Ü2	14,29		
	K3	26,88			Ü3	15,3		
	K4	15,99			Ü4	13,79		
	K5	24,78			Ü5	9,8		
SY Alister	K1	31,41	28,80	4,71	Ü1	14,14	14,73	3,56
	K2	30,71			Ü2	10,38		
	K3	23,41			Ü3	15,8		
	K4	24,31			Ü4	20,05		
	K5	34,18			Ü5	13,28		

## Fortsetzung Tabelle 2

<i>Sorte</i>	<i>Kontrolle</i>	<i>Frischgewicht (g)</i>	<i>Mittelwert</i>	<i>Standard-abweichung</i>	<i>Überstauung</i>	<i>Frischgewicht (g)</i>	<i>Mittelwert</i>	<i>Standard-abweichung</i>
<i>SY Saveo</i>	K1	39,07	30,40	7,57	Ü1	19,95	16,75	3,87
	K2	30,19			Ü2	18,71		
	K3	31,6			Ü3	16,19		
	K4	18,29			Ü4	18,61		
	K5	32,84			Ü5	10,27		
<i>SY Vesuvio</i>	K1	41,96	37,37	4,97	Ü1	32,42	22,52	7,62
	K2	38,53			Ü2	26,74		
	K3	40,73			Ü3	14,04		
	K4	36,25			Ü4	23,48		
	K5	29,37			Ü5	15,9		

Tabelle 3: Mikronährstoffkonzentration im Versuchsboden nach zweiwöchiger Überstauung zu BBCH 31 (JB Asano)

	Kontrolle	Konzentration in mg kg <sup>-1</sup>	Mittelwert	Standard- abweichung	Überstauung	Konzentration in mg kg <sup>-1</sup>	Mittelwert	Standard- abweichung
<i>Mangan</i>	K1	27,88	30,25	8,89	Ü1	5264,80	2819,55	2154,99
	K2	44,31			Ü2	2565,79		
	K3	26,84			Ü3	831,02		
	K4	31,89			Ü4	649,56		
	K5	20,32			Ü5	4786,57		
<i>Eisen</i>	K1	55,84	70,51	18,82	Ü1	24,49	26,29	14,55
	K2	94,64			Ü2	14,58		
	K3	55,01			Ü3	29,50		
	K4	60,12			Ü4	13,51		
	K5	86,95			Ü5	49,37		
<i>Kupfer</i>	K1	2,90	7,14	5,16	Ü1		1,45	1,09
	K2	8,18			Ü2	0,67		
	K3	15,52			Ü3	2,59		
	K4	5,95			Ü4	0,39		
	K5	3,17			Ü5	2,16		
<i>Zink</i>	K1	118,10	146,54	37,91	Ü1	72,6	61,45	15,30
	K2	134,00			Ü2	45,4		
	K3	208,19			Ü3	56,0		
	K4	155,83			Ü4	51,3		
	K5	116,60			Ü5	82,0		

Tabelle 4: Mikronährstoffkonzentration im Versuchsboden nach zweiwöchiger Überstauung zu BBCH 31 (Kredo)

	Kontrolle	Konzentration in mg kg <sup>-1</sup>	Mittelwert	Standard- abweichung	Überstauung	Konzentration in mg kg <sup>-1</sup>	Mittelwert	Standard- abweichung
<i>Mangan</i>	K1	65,07	44,23	16,80	Ü1	4375,20	5367,61	3667,82
	K2	50,01			Ü2	2298,11		
	K3	27,45			Ü3	9429,52		
	K4	34,38			Ü4			
<i>Eisen</i>	K1	192,81	119,18	51,96	Ü1	57,97	42,99	30,66
	K2	112,44			Ü2	16,45		
	K3	71,66			Ü3	78,99		
	K4	99,81			Ü4	18,58		
<i>Kupfer</i>	K1	32,04	22,46	9,13	Ü1	4,16	4,45	3,46
	K2	21,47			Ü2	9,39		
	K3	13,87			Ü3	2,63		
	K4				Ü4	1,61		
<i>Zink</i>	K1	300,3	184,08	82,01	Ü1	138,2	79,03	42,11
	K2	182,0			Ü2	80,1		
	K3	135,7			Ü3	47,6		
	K4	118,3			Ü4	50,2		



## Lebenslauf

**Anna-Catharina Wollmer**

### Persönliche Daten

<i>Geburtstag</i>	01.08.1987
<i>Geburtsort</i>	Kaltenkirchen
<i>Staatsangehörigkeit</i>	Deutsch

### Hochschulausbildung

2014 – 2017

#### **Promotion**

Institut für Pflanzenernährung und Bodenkunde, Agrar- und Ernährungswissenschaftliche Fakultät, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

*Dissertation:* „Auswirkungen von zeitweiliger Überstauung zu unterschiedlichen Entwicklungsstadien von Weizen und Raps auf Ertragsparameter und Nährstoffzusammensetzung“

2013 – 2014

#### **MSc Agrarwissenschaften**

Agrar- und Ernährungswissenschaftliche Fakultät, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

*Masterarbeit:* „Genotypische Variation im Schwefelhaushalt von Rapsorten unter Stickstoff-limitierenden Bedingungen“

Institut für Pflanzenernährung und Bodenkunde, Abteilung Pflanzenernährung

2010 – 2012

#### **MSc Biologie**

Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

*Masterarbeit:* „Anpassungen an Überflutung bei Reis (*Oryza sativa* L.) und *Arabidopsis thaliana*“

Botanisches Institut – Abteilung Entwicklungsphysiologie der Pflanzen

2007 – 2010

#### **BSc Biologie**

Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Bachelorarbeit: „Gibt es einen Lichtschutz durch Anthocyane? Freilanduntersuchungen an *Arabidopsis thaliana*“

Botanisches Institut – Abteilung für Ökophysiologie

2007

**Abitur**

Jürgen-Fuhlendorf-Schule, Bad Bramstedt

***Wissenschaftliche Beiträge***

---

Wollmer, Anna-Catharina; Hauschildt, Meta; Pitann, Britta; Mühling, Karl-Hermann.  
**Einfluss von temporärer Überstauung auf das Wachstum und den Ertrag von Weizen.**

*Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Pflanzenernährung*  
17. – 18. September 2015, Göttingen.

Wollmer, Anna-Catharina; Pitann, Britta; Mühling, Karl-Hermann.  
**Effects of waterlogging on growth, nutrient status and yield of rapeseed (*Brassica napus* L.).**

*49. Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Pflanzenernährung*  
28. – 30. September 2016, Stuttgart-Hohenheim.

Wollmer, Anna-Catharina; Pitann, Britta; Mühling, Karl-Hermann.  
**Einfluss von temporärer Überstauung auf Wachstum, Nährstoffkonzentration und Ertrag von Weizen.**

*Vortrag*  
*128. VDLUFA-Kongress*  
13. – 16. September 2016, Rostock.

Wollmer, Anna-Catharina; Pitann, Britta; Mühling, Karl-Hermann.  
**The effect of waterlogging on yield and seed quality at two different environmental stages in *Brassica napus* L..**

*Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Pflanzenernährung*  
5. – 6. Mai 2017, Gießen.