



UNIVERSITÄT HOHENHEIM

Bachelorarbeit

Einfluss von Umweltfaktoren auf die Kohlenstoffisotopensignatur von Nassreis

Fakultät Agrarwissenschaften

Institut für Tropische Agrarwissenschaften (Hans-Ruthenberg-Institut)

Fachgebiet Wasserstress-Management bei Kulturpflanzen in den Tropen und Subtropen

(490g)

Prof. Dr. Folkard Asch

Christian Büser

Studiengang Agrarwissenschaften

Prüfer: Prof. Dr. Folkard Asch

I. Abstract

Reis ist eines der weltweit wichtigsten Grundnahrungsmittel, vor allem in den ärmeren Regionen der Erde. Durch den Klimawandel wird es gerade in diesen Regionen immer weiter zu einer Knappheit an Frischwasser kommen. Aufgrund dessen besteht die Notwendigkeit verschiedene Reisgenotypen auf ihre Wassernutzungseffizienz zu erforschen. Der Zusammenhang zwischen der Kohlenstoffisotopendiskriminierung und der Wassernutzungseffizienz von Reispflanzen gilt als belegt, dennoch ist wenig darüber bekannt, welche Umweltfaktoren in welchem Maße Einfluss auf die Kohlenstoffisotopensignatur bei Reis nehmen. In diesem Versuch wurden der Einfluss und die Zusammenhänge von Umweltfaktoren und kulturtechnischer Maßnahmen auf fünf verschiedene Reisgenotypen erforscht. Es konnten signifikante Einflüsse der Temperatur, relativen Luftfeuchtigkeit, Strahlungsintensität und der Windgeschwindigkeit nachgewiesen werden. Im weiteren Verlauf der Arbeit wurden diese Einflüsse auf physiologische Reaktionen bezüglich stomatärer Leitfähigkeit, Nettoassimilationsrate und interzellulärer CO₂ Konzentration zurückgeführt. Standortunterschiede sowie Unterschiede zwischen den Pflanzdaten konnten ebenfalls durch die verschiedenen Umweltbedingungen erklärt werden. Ein systematischer Unterschied zwischen den getesteten Genotypen konnte entgegen des derzeitigen Kenntnisstandes nicht bestätigt werden.

II. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Vergleich der Isotopendiskriminierung von 5 Reissorten mit Aussaat im September 2008 beider Versuchsstandorte Nidaye und Fanaye. Balken mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	5
Abbildung 2: Vergleich der Kohlenstoffisotopendiskriminierung getrennt nach Pflanzdatum über beide Standorte und 5 Sorten. Balken mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. ANOVA der Ränge nach Dunn. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	6
Abbildung 3: Unterschiede in der Kohlenstoffisotopendiskriminierung im Verhältnis zu Bewässerungsmethode gemittelt über 5 Sorten. Für diesen Vergleich wurden Daten aus einem Monat und Standort gewählt, in diesem Fall Proben des Julis aus Ndiaye, um einen repräsentativen Vergleich zwischen den beiden Bewässerungsmethoden zu ermöglichen. Balken mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. 1= Vollbewässert; 2=Wassersparend bewässert Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	7
Abbildung 4: Sortenunterschiede der Kohlenstoffisotopendiskriminierung über beide Standorte. Werte mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. ANOVA der Ränge nach Dunn. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	8
Abbildung 5: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der gemessenen stomatären Leitfähigkeit. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	14
Abbildung 6: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der gemessenen Nettoassimilationsrate. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	14
Abbildung 7: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der intrinsischen Wassernutzungseffizienz angegeben als A/g_s . Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	15
Abbildung 8: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit des Verhältnisses von interzellulärem und atmosphärischem CO_2 (c_i/c_a). Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*) ;<0,01(**) ;<0,001(***).....	16
Abbildung 9: Einfluss der stomatären Leitfähigkeit auf das Verhältnis von interzellularem zu atmosphärischen CO_2 . Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*), 0,01 (**), 0,001 (***)	17
Abbildung 10: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der simulierten stomatären Leitfähigkeit. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*) ;<0,01(**) ;<0,001(***).....	18

Abbildung 11: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der simulierten Nettoassimilationsrate. Signifikanzniveau $\alpha=0,05(*)$; $<0,01(**)$; $<0,001(***)$	18
Abbildung 12: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der simulierten intrinsischen Wassernutzungseffizienz angegeben als A/g _s . Signifikanzniveau $\alpha=0,05(*)$; $<0,01(**)$; $<0,001(***)$	19
Abbildung 13:Genaue Modelle der multiplen Regression der Wetterparameter zu den verschiedenen Messzeitpunkten. Signifikanzniveau $\alpha=0,05(*)$; $0,01(**)$; $0,001(***)$	30

III. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Zweifaktorielle ANOVA der Sorten und Monate der Pflanzung nach Holm-Sidak in Fanaye. Werte mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben kennzeichnen Sortenunterschiede innerhalb eines Monats, Kleinbuchstaben kennzeichnen Monatsunterschiede innerhalb einer Sorte. Im Januar wurde nur eine Probe genommen weshalb hier keine Standardabweichung angegeben werden konnte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	9
Tabelle 2: Zweifaktorielle ANOVA der Sorten und Monate der Pflanzung nach Holm-Sidak in Ndiaye. Werte mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben kennzeichnen Sortenunterschiede innerhalb eines Monats, Kleinbuchstaben kennzeichnen Monatsunterschiede innerhalb einer Sorte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	9
Tabelle 3: Zweifaktorielle ANOVA der Sorten und Behandlungen nach Holm-Sidak im Juli in Ndiaye. Werte mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben kennzeichnen Sortenunterschiede innerhalb einer Behandlung, Kleinbuchstaben kennzeichnen Unterschiede zwischen den Behandlungen innerhalb einer Sorte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$	10
Tabelle 4: Signifikanzen der Wetterparameter der multiplen Regression getrennt nach Sorte und Tag der Parametererhebung. Der Messzeitpunkt bezieht sich auf die Differenz der Tage zur Probennahme Signifikanzniveau $\alpha=0,05(*)$; $0,01(**)$; $0,001(***)$	11
Tabelle 5: Korrelation der Wetterparameter mit der Kohlenstoffisotopendiskriminierung. Der Messzeitpunkt bezieht sich auf die Differenz der Tage zur Probennahme. Signifikanzniveau $\alpha=0,05 (*)$; $0,01(**)$; $0,001(***)$	12
Tabelle 6: Korrelation der Kohlenstoffisotopendiskriminierung zu den gemessenen Gaswechselfparametern getrennt nach Sorte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05 (*)$, $0,01 (**)$, $0,001 (***)$	17

Tabelle 7: Korrelation der Kohlenstoffisotopendiskriminierung zu den simulierten Gaswechselfparametern getrennt nach Sorte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*), 0,01 (**), 0,001 (***).....20

IV. Abkürzungsverzeichnis

KID	Kohlenstoffisotopendiskriminierung
g_s	stomatäre Leitfähigkeit
g_m	Mesophylläre Leitfähigkeit
A	Nettoassimilationsrate
A/g_s	intrinsische Wassernutzungseffizienz
c_i/c_a	Verhältnis von interzellularem zu atmosphärischen CO ₂
$\Delta^{13}C$	Kohlenstoffisotopendiskriminierung
T_{smin}	Minimale Bodentemperatur
T_{mmin}	Minimale Meristemtemperatur
RH_{min}	Relative Luftfeuchtigkeit im Bestand
Sol.Rad	Strahlungsintensität
RH_{min}	Minimale relative Luftfeuchtigkeit
RH_{max}	Maximale relative Luftfeuchtigkeit
T_{min}	Minimale Temperatur
T_{max}	Maximale Temperatur
T_{mean}	Durschnittstemperatur
VPD	Dampfdruckdefizit
ET _o	Evapotranspiration

V. Inhaltsverzeichnis

I.	Abstract	II
II.	Abbildungsverzeichnis.....	III
III.	Tabellenverzeichnis	V
IV.	Abkürzungsverzeichnis	VII
V.	Inhaltsverzeichnis.....	VIII
1	Einleitung.....	1
2	Material und Methoden.....	2
2.1	Probennahme und Analyse.....	2
2.1.1	Statistische Analyse und Grafiken	3
3	Ergebnisse	5
3.1	$\Delta^{13}\text{C}$ in Bezug zu kulturtechnischen Maßnahmen	5
3.1.1	Standortsunterschiede	5
3.1.2	Pflanzdatum.....	6
3.1.3	Bewässerungssystem.....	7
3.1.4	Sortenunterschiede	8
3.2	Kohlenstoffisotopendiskriminierung im Verhältnis zu Wetterparametern	10
3.3	Einfluss der Gaswechselfparameter auf $\Delta^{13}\text{C}$	13
3.3.1	Gemessene Gaswechselfparameter	14
3.3.2	Simulierte Gaswechselfparameter	18
4	Diskussion.....	21
4.1	Standortsunterschiede und Unterschiede zwischen den Pflanzdaten.....	21
4.2	Bewässerungssystem	22

4.3	Sortenunterschiede	22
4.4	Gaswechsel und Wetterparameter	24
5	Fazit	29
6	Anhang	30
7	Literaturverzeichnis.....	31

1 Einleitung

Mit dem Voranschreiten des Klimawandels sowie einer kontinuierlich wachsenden Weltbevölkerung wird die relative Verfügbarkeit an Frischwasser weiter limitiert. Dies hat einen starken Einfluss auf die Kontinuität und Qualität der Nahrungsmittelversorgung (Schewe et al. 2014). Reis (*Oryza sativa* L.), als eines der wichtigsten Grundnahrungsmittel, ernährt weltweit mehr als 3 Milliarden Menschen, welche daraus zwischen 50 und 80% ihrer täglichen Kalorienaufnahme beziehen (Pandey und Shukla 2015). In diesen Regionen wird 70 bis 85% der gesamten Wasserentnahme für die Landwirtschaft verwendet; 50% davon allein für den Anbau von bewässertem Reis (Xu et al. 2009). Die zukünftig steigende Nachfrage an Reis, bei gleichzeitig sinkender Verfügbarkeit an Trinkwasser, fordert einen Wandel im Anbau von konventionell geflutetem Reis zum Anbau von nicht-gefluteten Trockenreis (Bouman et al. 2007). Diese Entwicklung führt zu einer verstärkten Akzentuierung auf die Wassernutzungseffizienz von Reisgenotypen bei der Sortenwahl (Centritto et al. 2009). Diese ist jedoch nur mit sehr aufwendigen Gaswechsellmessungen über einen längeren Zeitraum verlässlich ermittelbar. Die Erfassung der Kohlenstoffisotopendiskriminierung ($\Delta^{13}\text{C}$) anhand des Verhältnisses von $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in der Biomasse der Pflanzen hingegen ist eine einfache Methode die Wassernutzungseffizienz von Pflanzen zu quantifizieren (Xu et al. 2009; Farquhar et al. 1982).

Die Kohlenstoffisotopendiskriminierung ist durch Farquhar et. al. 1982 definiert worden als $\Delta = R_{\text{air}} / R_{\text{p}} - 1$, wobei R_{air} das $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Verhältnis in der Atmosphäre und R_{p} das Verhältnis des Photosyntheseproduktes darstellt (Caemmerer et al. 2014). Der Grund für dieses Verhältnis liegt primär in der Diskriminierung von RuBisCo (ribulose-1,5-bisphosphate Carboxylase/Oxygenase) gegenüber des schwereren ^{13}C aufgrund der geringeren Reaktivität im Vergleich zu ^{12}C und den unterschiedlichen Diffusionseigenschaften von der Atmosphäre zu den Chloroplasten. Hierbei liegen der Anteil des RuBisCo bei 29-30‰, die Unterschiede der Diffusionseigenschaften in der gasförmigen Phase bei 4,4‰ und die der flüssigen Phase bei 1,8‰. Die enzymatische Diskriminierung durch RuBisCo kann je nach PH, Temperatur und der Zusammensetzung und Konzentration an Metallionen variieren (Caemmerer et al. 2014; Farquhar et al. 1982). Die Unterschiede in der Kohlenstoffisotopenzusammensetzung werden in der Regel, sowie in dieser Arbeit, relativ zum PDB (Pee Dee Belemnite) Standard angegeben.

Dieser Standard ergibt sich aus der Isotopenzusammensetzung des CO₂ welches bei der Verbrennung von Belemnitenfossilien aus der Peedee-Formation in North Carolina freigesetzt wird (Farquhar et al. 1989). Unter Berücksichtigung dieses Standards liegt die Kohlenstoffisotopendiskriminierung bei 90% der Messungen der C₃-Pflanzen zwischen -22‰ und -30‰ (Farquhar et al. 1982). Die Nutzbarkeit der Kohlenstoffisotopendiskriminierung zur Quantifizierung der Wassernutzungseffizienz erklärt sich in der Theorie daraus, dass wenn $\Delta^{13}\text{C}$ weniger negativ ist, die Diskriminierung gegen das weniger reaktive Isotop ¹³C sinkt und somit mehr Kohlenstoff pro transpirierter Einheit Wasser assimiliert wurde. Dies zeigt, dass beide Parameter, $\Delta^{13}\text{C}$ und Wassernutzungseffizienz, funktionell abhängig vom interzellularem CO₂ Verhältnis sind (Xu et al. 2009). Aufgrund dessen liegt eine Korrelation der Kohlenstoffisotopendiskriminierung zu Parametern des Gaswechsels sowie des abiotischen Umfelds nahe. Das Verhältnis von interzellularem zu atmosphärischen CO₂ (c_i/c_a), stomatärer Leitfähigkeit (g_s), netto Assimilationsrate (A) sowie die intrinsische Wassernutzungseffizienz (A/g_s) zeigte in früheren Versuchen eine signifikante Korrelation mit der Kohlenstoffisotopendiskriminierung verschiedener C₃-Pflanzen (Centritto et al. 2009; Caemmerer et al. 2014).

Gegenstand dieser Arbeit soll es sein, die Zusammenhänge und Interaktionen zwischen verschiedenen Umweltfaktoren und Variablen des Gashaushaltes, sowie deren Einfluss auf die Kohlenstoffisotopensignatur am Beispiel Reis weiter zu erforschen. Darüber hinaus sollen eventuelle Unterschiede zwischen den Sorten bezüglich des Standortes, des Anbauzeitpunktes und des Bewässerungssystems, in Bezug auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung, aufgezeigt und interpretiert werden.

2 Material und Methoden

2.1 Probennahme und Analyse

In diesem Versuch wurden insgesamt 259 Proben des jüngsten, vollentwickelten Blattes von fünf verschiedenen Sorten, mit jeweils drei Wiederholungen, an fünf verschiedenen Pflanzdaten, verteilt auf die Monate Juli, September, November und Januar, und fünf verschiedenen Probennahmen, aufgeteilt auf zwei Standorte, Fanaye (16°31'N 15°13'W) und Ndiaye (16°11'N, 16°15'W), im Senegal, untersucht.

Ndiaye liegt im Delta des Flusses Senegal, Fanaye weiter im Landesinneren. Die verwendeten Sorten waren IR4630-22-2 (sub spec. indica), eine verbesserte Sorte mit hoher Toleranz gegenüber Salzstress und mittlerer Vegetationsperiode, IR64 (sub. spec. indica), eine weitverbreitete verbesserte Sorte mit kurzer Vegetationsperiode, Chomrong (sub spec. japonica), eine traditionelle Sorte mit kurzer Vegetationsperiode, angepasst an den Anbau in Höhenlagen, WAS161-B-9-2 (sub.spec. indica), eine verbesserte Sorte mit kurzer Vegetationsperiode und Sahel 108 (sub spec. indica), eine verbesserte Sorte mit ebenfalls kurzer Vegetationsperiode, welche in der Versuchsregion vornehmlich angebaut wird. Bei den Sorten handelt es sich bis auf Chomrong um Nassreisgenotypen (Dingkuhn und Miezan 1995; Johnson et al. 2004; Stuerz et al. 2020; Dharmappa et al. 2019; Stuerz et al. 2014b; Shrestha et al. 2011).

Für den genauen Versuchsaufbau des ursprünglichen Versuches, bezüglich Probennahme, Bewässerungssystem, Ermittlung der Wetterdaten, sowie der gemessenen Gaswechseldaten, verweise ich auf die Arbeiten „*Leaf area development in response to meristem temperature and irrigation system in lowland rice*“ (Stuerz et al. 2014a) und „*Canopy microclimate and gas-exchange in response to irrigation system in lowland Rice in the Sahel*“ (Stuerz et al. 2014b), da die Proben aus diesen Versuchen stammen und somit die Grundlagen für diese Arbeit bieten.

Die Proben der jüngsten vollentwickelten Blätter wurden sortiert und in Kunststoffbehältern mit Stahlkugeln in einer Kugelmühle zu einem feinen Pulver vermahlen. Anschließend wurde von jeder Probe zwischen 0,15 und 0,25mg abgewogen, in Zinnkapseln verpackt und im Isotopenverhältnismassenspektrometer (Firma Thermo) analysiert.

Die ermittelten $\Delta^{13}\text{C}$ Werte wurden in einer Exceltabelle denen von Stuerz et al. (2014a;2014b) erhobenen Gaswechsel- und Wetterparameter zugeordnet und anschließend statistisch analysiert.

2.1.1 Statistische Analyse und Grafiken

Die statistische Analyse der Daten wurde mit SigmaPlot 14.0 (Systat Software GmbH) durchgeführt. Die Daten wurden unter Verwendung des Shapiro-Wilk Testverfahrens auf Normalität geprüft und für anschließende Vergleiche durch faktorielle ANOVAs analysiert. Die

einfachen und multiplen Mittelwertvergleiche wurden mit der Holm-Sidak Methode ausgewertet. Die Korrelationen sind, wenn nicht anders angegeben, als Pearsonsche-Produkt-Momentkorrelation berechnet worden. Für die Berechnung der signifikanten Variablen der multiplen Regressionsmodelle wurde die Backward-Elimination-Methode verwendet.

Die simulierten Gaswechselfparameter g_s und A , sowie RH_{cmin} , T_{smin} und T_{min} , jeweils für die geflutete und nichtgeflutete, wurden unter Verwendung der von Stuerz et al. (2014b) durch multiple Regression ermittelten Funktionen berechnet. Bei den gemessenen g_s Werten wurden Werte über $1,2 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ausgeschlossen, da die maximale stomatare Leitfähigkeit laut Jones (2013) bei $0,6 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ liegt. Es wurde ein höherer Wert gewählt, da Pflanzen aus Gebieten mit hoher Wasserverfügbarkeit eine größere stomatare Leitfähigkeit aufweisen. Dies ist analog zu der Vorgehensweise von Stuerz et al. (2014b).

Die verwendeten Grafiken wurden mit SigmaPlot 14.0 erstellt, Tabellen mit Microsoft Office Excel 2019.

3 Ergebnisse

3.1 $\Delta^{13}\text{C}$ in Bezug zu kulturtechnischen Maßnahmen

3.1.1 Standortsunterschiede

Um einen repräsentativen Vergleich zwischen den beiden Standorten Fanaye und Ndiaye zu ermöglichen, wurde eine einfaktorielle ANOVA für die Mittelwerte aus dem Monat September gewählt, da in diesem Monat auf beiden Standorten eine Pflanzung mit gleicher Bewässerung stattgefunden hat.

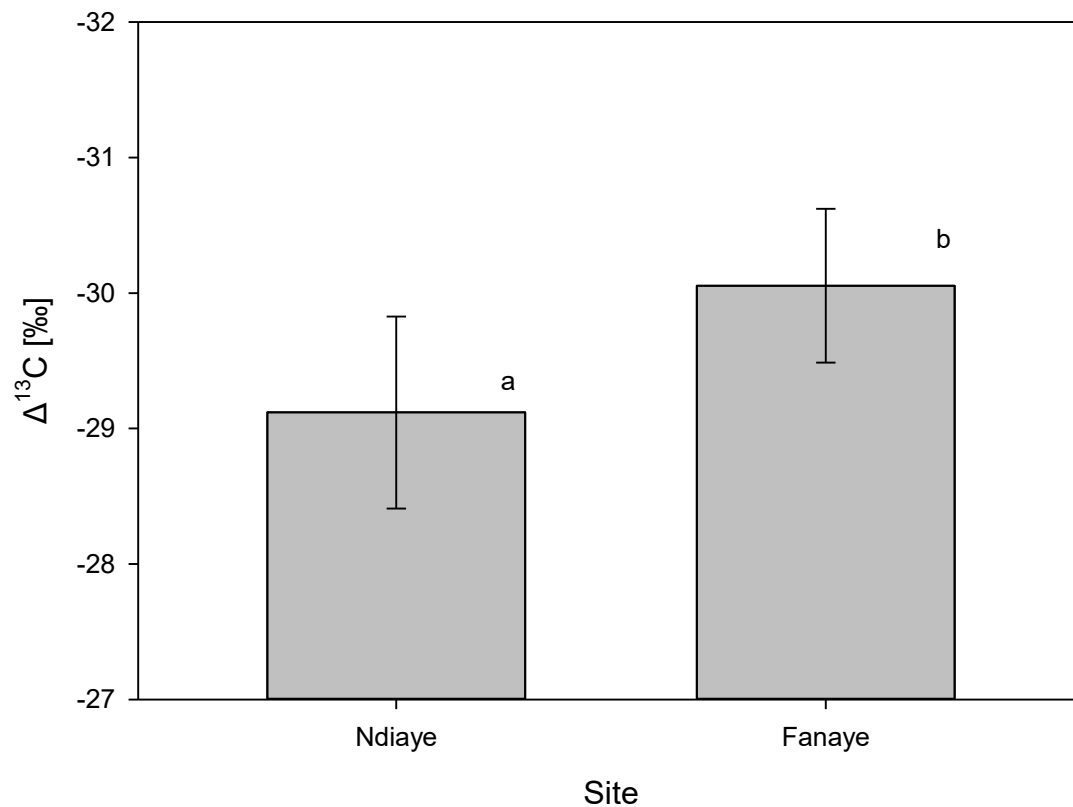


Abbildung 1: Vergleich der Isotopendiskriminierung von 5 Reissorten mit Aussaat im September 2008 beider Versuchsstandorte Ndiaye und Fanaye. Balken mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

Die Kohlenstoffisotopendiskriminierung war in Fanaye mit einem Unterschied von 0,9‰ signifikant ($p < 0,001$) stärker ausgeprägt als in Ndiaye (Abbildung 1).

3.1.2 Pflanzdatum

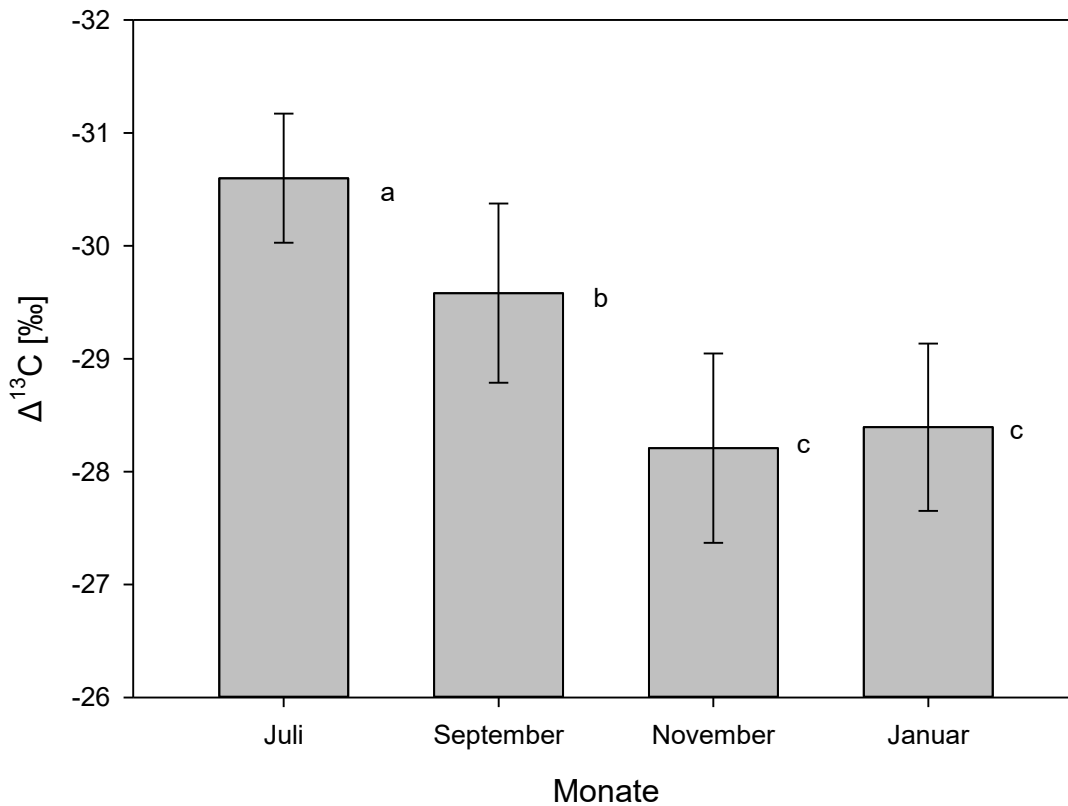


Abbildung 2: Vergleich der Kohlenstoffisotopendiskriminierung getrennt nach Pflanzdatum über beide Standorte und 5 Sorten. Balken mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. ANOVA der Ränge nach Dunn. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

In Abbildung 2 sind die Unterschiede in der Kohlenstoffisotopendiskriminierung für die verschiedenen Pflanzdaten dargestellt. Im Juli war die Diskriminierung am höchsten und signifikant verschieden von den anderen Pflanzdaten ($p < 0,001$). Im September war die KID etwas geringer als im Juli und ebenfalls signifikant verschieden von den anderen Erhebungen (Juli: $p < 0,001$, November: $p < 0,001$, Januar: $p = 0,003$). Proben aus den Monaten November und Januar unterschieden sich nicht signifikant ($p = 1$).

3.1.3 Bewässerungssystem

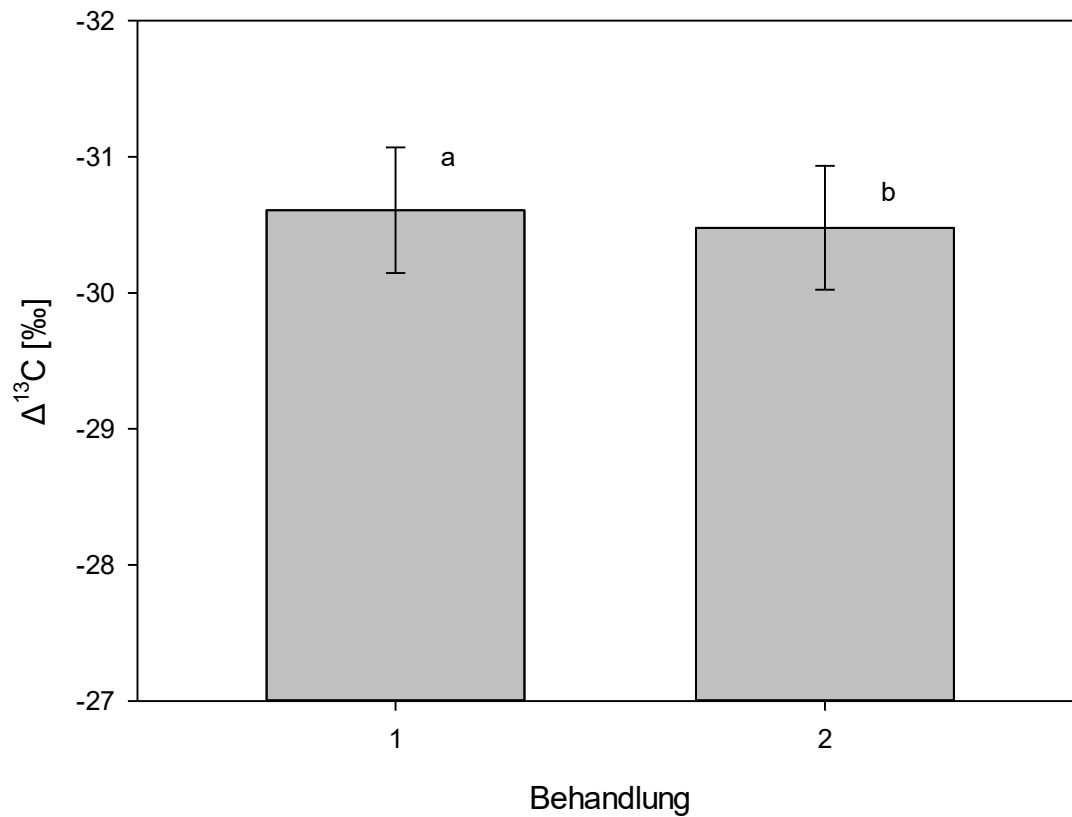


Abbildung 3: Unterschiede in der Kohlenstoffisotopendiskriminierung im Verhältnis zu Bewässerungsmethode gemittelt über 5 Sorten. Für diesen Vergleich wurden Daten aus einem Monat und Standort gewählt, in diesem Fall Proben des Julis aus Ndiaye, um einen repräsentativen Vergleich zwischen den beiden Bewässerungsmethoden zu ermöglichen. Balken mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. 1= Vollbewässert; 2=Wassersparend bewässert Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

Die durchschnittliche Diskriminierung fällt bei der wassersparenden Bewässerungsmethode ohne stehende Wasserschicht signifikant geringer aus als bei der klassisch bewässerten Variante ($p=0,019$) (Abbildung 3). Sortenunterschiede sind im folgenden Kapitel erläutert.

3.1.4 Sortenunterschiede

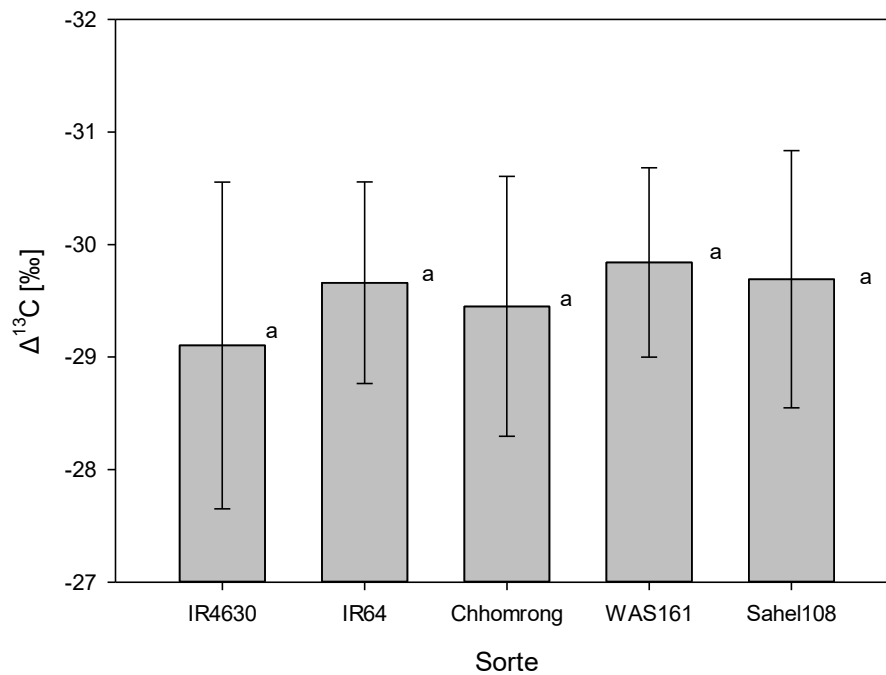


Abbildung 4: Sortenunterschiede der Kohlenstoffisotopendiskriminierung über beide Standorte. Werte mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. ANOVA der Ränge nach Dunn. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

Dargestellt ist die mittlere KID der einzelnen Sorten über alle Pflanzdaten und beide Standorte. IR4630 hat absolut den geringsten, WAS161 den höchsten Wert. Eine große Spanne der Daten ist durch die Mittelung über alle Pflanzdaten zu erklären. Die Varianzanalyse der Ränge der Sorten konnte keine signifikanten Unterschiede feststellen ($p=0,568$) (Abbildung 4).

Tabelle 1: Zweifaktorielle ANOVA der Sorten und Monate der Pflanzung nach Holm-Sidak in Fanaye. Werte mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben kennzeichnen Sortenunterschiede innerhalb eines Monats, Kleinbuchstaben kennzeichnen Monatsunterschiede innerhalb einer Sorte. Im Januar wurde nur eine Probe genommen weshalb hier keine Standardabweichung angegeben werden konnte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

Sorte	September	November	Januar
IR4630	-29,6±0,6 A a	-27,2±0,5 A b	-27,58 A b
IR64	-29,89±0,6 A a	-28,6±0,3 B b	-28,69 A ab
Chhomrong	-30,3±0,3 A a	-28,46±0,6 B b	-29 A b
WAS161	-30±0,4 A a	-28,82±0,4 B b	-28,87 A ab
Sahel108	-30,4±0,3 A a	-28,4±0,4 B b	-27,76 A b

Tabelle 2: Zweifaktorielle ANOVA der Sorten und Monate der Pflanzung nach Holm-Sidak in Ndiaye. Werte mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben kennzeichnen Sortenunterschiede innerhalb eines Monats, Kleinbuchstaben kennzeichnen Monatsunterschiede innerhalb einer Sorte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

Sorte	Juli	September
IR4630	-30,6±0,4 A a	-28,7±0,8 A b
IR64	-30,5±0,3 A a	-29,4±0,5 A b
Chhomrong	-30,7±0,6 A a	-28,7±0,2 A b
WAS161	-30,7±0,3 A a	-29,7±0,3 A b
Sahel108	-30,7±0,3 A a	-29,1±0,4 A b

Tabellen 1 und 2 zeigen die Ergebnisse der zweifaktoriellen Varianzanalyse getrennt nach Standort und Pflanzdatum. In Fanaye (Tabelle 1) konnte im September und Januar kein Unterschied zwischen den Sorten festgestellt werden. Im November hingegen wurde bei der Sorte IR4630 eine signifikant geringere Diskriminierung nachgewiesen ($p= <0,01$). Innerhalb der einzelnen Sorten gab es für jede Sorte signifikante Unterschiede zwischen den Monaten September und November. Die Monate Januar und November waren grundsätzlich nicht signifikant voneinander verschieden. Bei den Sorten WAS161 und IR64 waren die Unterschiede zwischen den Monaten Januar und September ebenfalls nicht signifikant (WAS161 $p=0,183$; IR64 $p=0,185$). Insgesamt konnten signifikante Unterschiede zwischen den Sorten ($p=0,001$) und den Pflanzdaten ($p=<0,001$) festgestellt werden. Eine Interaktion zwischen Sorte und Pflanzdatum lag jedoch nicht vor ($p=0,177$).

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse der zweifaktoriellen Varianzanalyse nach dem gleichen Prinzip wie in Tabelle 1 für den Standort Ndiaye dargestellt. Es konnten für beide Monate keine signifikanten Unterschiede zwischen den Sorten festgestellt werden. Für jede der getesteten Sorten wurde ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Pflanzdaten nachgewiesen ($p < 0,01$). Insgesamt konnten keine signifikanten Sortenunterschiede ($p = 0,194$), jedoch signifikante Unterschiede zwischen den Pflanzdaten statistisch belegt werden ($p < 0,001$). In Ndiaye wurde ebenfalls keine signifikante Interaktion zwischen den Faktoren festgestellt ($p = 0,052$).

Tabelle 3: Zweifaktorielle ANOVA der Sorten und Behandlungen nach Holm-Sidak im Juli in Ndiaye. Werte mit demselben Buchstaben sind nicht signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben kennzeichnen Sortenunterschiede innerhalb einer Behandlung, Kleinbuchstaben kennzeichnen Unterschiede zwischen den Behandlungen innerhalb einer Sorte. Signifikanzniveau $\alpha = 0,05$

Sorte	T1	T2
IR4630	-30,7±0,6 A a	-30,5±0,5 A b
IR64	-30,6±0,4 A a	-30,4±0,4 A b
WAS161	-30,8±0,5 A a	-30,5±0,5 A b
Sahel108	-30,9±0,3 A a	-30,5±0,5 A b

Ähnlich den Unterschieden in der Pflanzung konnten beim Vergleich der beiden Bewässerungsregimes keine signifikanten Unterschiede zwischen den Sorten festgestellt werden ($p = 0,546$). Das Bewässerungssystem hingegen hatte einen signifikanten Einfluss auf die Kohlenstoffisotopensignatur. Die wassersparende Bewässerung führte in jeder Sorte zu einer geringeren Diskriminierung im Vergleich zur vollbewässerten Variante ($p = 0,019$). Dabei war der Effekt der Bewässerung unabhängig davon, welche Sorte getestet wurde. Es liegt also keine Interaktion zwischen Sorte und Behandlung vor ($p = 0,935$). Die stärkste Reaktion auf die geringere Wasserverfügbarkeit zeigte die Sorte Sahel108, welche mit einer Reduktion von 0,4 ‰ den größten Unterschied zwischen beiden Behandlungen aufweisen konnte (Tabelle 3).

3.2 Kohlenstoffisotopendiskriminierung im Verhältnis zu Wetterparametern

Um den relativen Einfluss der einzelnen Faktoren des Wetters quantifizierbar zu machen, wurde für jede Sorte ein multiples Regressionsmodell angepasst. Der Messzeitpunkt gibt dabei relativ zum Tag der Probennahme an, an welchem Tag die Parameter erhoben worden sind. Das adjustierte R^2 wurde hier dem nicht korrigierten R^2 bevorzugt, da bei Modellen mit mehreren Variablen, das nicht korrigierte R^2 zwangsweise ansteigt. Das adjustierte R^2

berücksichtigt die Anzahl der Parameter und bietet somit eine stärkere Aussagekraft (Plonsky und Ghanbar 2018).

Tabelle 4: Signifikanzen der Wetterparameter der multiplen Regression getrennt nach Sorte und Tag der Parametererhebung. Der Messzeitpunkt bezieht sich auf die Differenz der Tage zur Probennahme Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*);0,01(**);0,001(***)

Sorte	Messzeitpunkt	adj. R ²	Tmin [°C]	Tmax [°C]	RH min [%]	RH max [%]	Wind [m/s]	Sol. Rad. [MJ/m ²]	ETo [mm/day]	VPD [kPa]	Tm _{min}	RHC _{min}	TS _{min}
IR4630	0	0,74						***			***	**	
IR4630	-7	0,95			*		**	***	***				
IR4630	-10	0,82									***		
IR4630	-14	0,85									***		
IR64	0	0,89					**				***		
IR64	-7	0,88			**			**		*			
IR64	-10	0,87										***	
IR64	-14	0,88										***	
Chhomrong	0	0,88			***					**			
Chhomrong	-7	0,88			***					**			
Chhomrong	-10	0,84			***		*		**				
Chhomrong	-14	0,92		**	**		*	**		**			
WAS161	0	0,95		*	***	**		***		***	***		
WAS161	-7	0,94		**	**	*	***		**				**
WAS161	-10	0,83					***		***	***			
WAS161	-14	0,89	*			**	***		***	**			
Sahel 108	0	0,93	***	*		*	*	*					
Sahel 108	-7	0,89	*	*	**	*	**	*		**			
Sahel 108	-10	0,93	***	***			***		***				
Sahel 108	-14	0,97	**		**	**	***		**	**		*	*

In Tabelle 4 sind die Signifikanzen der einzelnen Wetterparameter getrennt nach Sorte und Messzeitpunkt dargestellt. Es wurde für jeden Messzeitpunkt ein multiples Regressionsmodell angepasst, um anschließend vergleichen zu können, welcher Zeitraum den größten Einfluss auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung hatte. Für die Sorte IR4630 hatte mit einem adj. R² von 0,95 das Wetter 7 Tage vor der Probennahme den höchsten Einfluss auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung.

IR64 und WAS161 reagierten am stärksten auf das Wetter am Tag der Probennahme hingegen bei Sahel108 und Chhomrong zwei Wochen vor der Probennahme der größte Effekt nachgewiesen werden konnte. Die im Durchschnitt besten Modelle konnten für die Sorten Sahel108 und WAS161 angepasst werden. Keine der Variablen hatte für jedes Modell einen signifikanten Effekt. Die Parameter RH_{min} [%] und VPD [kPa] sowie Wind [m/s] hatten am häufigsten einen signifikanten Einfluss auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung. Im Anhang befindet sich für die in Tabelle 4 gezeigten Ergebnisse die jeweils ermittelte Formel für die Sorten und Zeitpunkte.

Tabelle 5: Korrelation der Wetterparameter mit der Kohlenstoffisotopendiskriminierung. Der Messzeitpunkt bezieht sich auf die Differenz der Tage zur Probennahme. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*);0,01(**);0,001(***)

Parameter	IR4630	IR64	Chhomrong	WAS161	Sahel108
T_{min} [°C]	-0,87***	-0,86***	-0,79*	-0,83***	-0,83***
T_{mean} [°C]	-0,87***	-0,86***	-0,78*	-0,79***	-0,84***
T_{max} [°C]	-0,70**	-0,61*	-0,69*	-0,53*	-0,60*
RH [min %]	-0,80***	-0,72**	-0,82**	-0,75***	-0,70**
RH [max %]	-0,80***	-0,60*	-0,59*	-0,65**	-0,47
Wind [m/s]	0,45	0,37	0,27	0,34	0,43
Sol. Rad. [MJ/m ²]	0,89***	0,53*	0,44	0,59*	0,67**
ET _o [mm/day]	0,32	-0,09	-0,35	-0,06	-0,05
VPD [kPa]	0,47	0,35	0,42	0,46	0,30
T_{min}	-0,90***	-0,90***	-0,77**	-0,89***	-0,86***
T_{Smin}	-0,84***	-0,83***	-0,67*	-0,87***	-0,78***
RH_{Cmin}	-0,87***	-0,83***	-0,81**	-0,86***	-0,81***
Messzeitpunkt	-7	0	-14	0	-14

Tabelle 5 zeigt die Pearsonsche-Produkt-Moment Korrelation der einzelnen Wetterparameter mit der KID. Es wurde jeweils der Messzeitpunkt für die jeweilige Sorte ausgewählt, dessen multiples Regressionmodell den höchsten Wert für das adjustierte Bestimmtheitsmaß aufweisen konnte.

Auffällig ist, dass bei der Temperatur sowie der relativen Luftfeuchtigkeit der minimale Wert im Durchschnitt eine höhere und signifikantere Korrelation aufwies als der maximale Wert.

Des Weiteren fällt auf, dass mit Ausnahme der Strahlungsintensität (Sol. Rad. [Mj/m²]) die signifikanten Parameter eine negative Korrelation zu der Kohlenstoffisotopendiskriminierung haben. Dies bedeutet, dass mit sinkender Temperatur und sinkender relativer Luftfeuchtigkeit die Diskriminierung sinkt ($\Delta^{13}\text{C}$ wird weniger negativ). Interessant ist ebenfalls, dass die Windgeschwindigkeit und das Dampfdruckdefizit in den multiplen Regressionsmodellen mit dem höchsten adj. R² für die jeweilige Sorte einen signifikanten Effekt auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung hat, isoliert jedoch keine signifikante Korrelation nachgewiesen werden konnte. Ebenso konnte für die Referenzevapotranspiration (ET_o) keine signifikante Korrelation nachgewiesen werden, die Daten variierten ebenfalls sehr stark. IR4630 zeigte eine positive nicht signifikante Korrelation hingegen Chhomrong eine ähnlich starke negative Korrelation aufwies.

In umgekehrter Analogie konnte für T_{smin} und RH_{cmin} für alle Sorten mit Ausnahme von Chhomrong eine stark signifikante Korrelation nachgewiesen werden, in den multiplen Regressionsmodellen war die Bodentemperatur in nur zwei, RH_{cmin} in drei Modellen leicht signifikant und wurden in den übrigen als eine der ersten Parameter eliminiert. Die Sorte Sahel108 war anders als die übrigen Sorten nicht signifikant mit RH [max %] korreliert, hingegen die Sorte Chhomrong im Kontrast zu den weiteren Sorten nicht signifikant mit der Strahlungsintensität (Sol.Rad.[MJ/m²]) korreliert. Chhomrong zeigt im Sortenvergleich die geringsten Korrelationen mit den Wetterparametern.

3.3 Einfluss der Gaswechselfparameter auf $\Delta^{13}\text{C}$

Um den Einfluss des Gaswechsels auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung erheben zu können, wurden im Folgenden einzelne Parameter gesondert betrachtet. Dafür wurden die gemessenen und durch multiple Regression simulierten Daten der stomatären Leitfähigkeit (g_s), der Nettoassimilationsrate (A) und der intrinsischen Wassernutzungseffizienz (A/g_s) im Verhältnis zur KID ausgewertet. Das Verhältnis von gemessenen interzellularen zu atmosphärischen CO₂ (c_i/c_a) wurde ebenfalls analysiert, jedoch wurde für diesen Faktor von Stuerz et. al (2014b) keine multiple Regression angepasst, um die Werte zu simulieren.

3.3.1 Gemessene Gaswechselfparameter

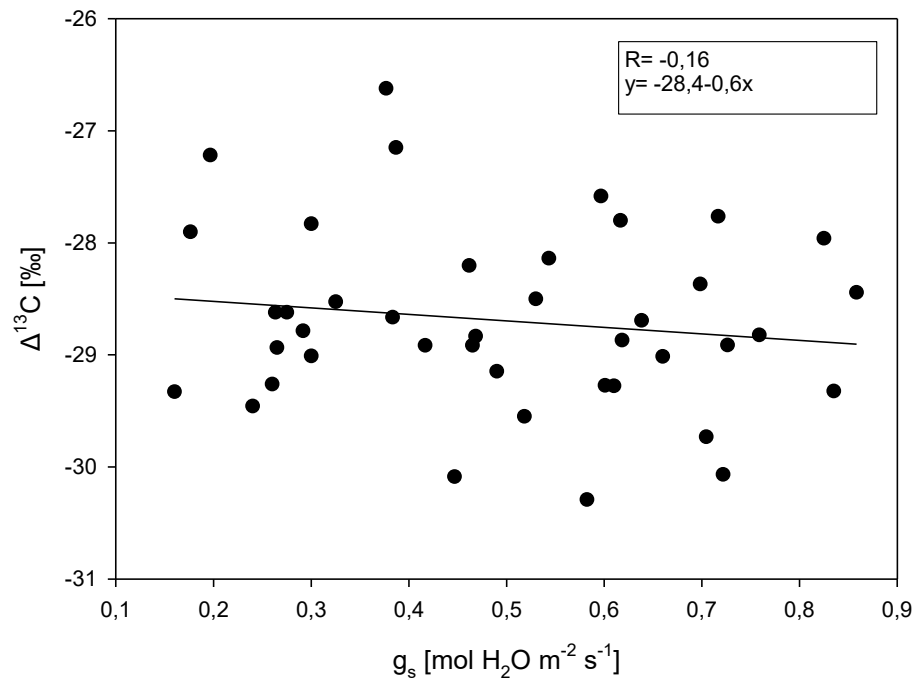


Abbildung 5: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der gemessenen stomatären Leitfähigkeit. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

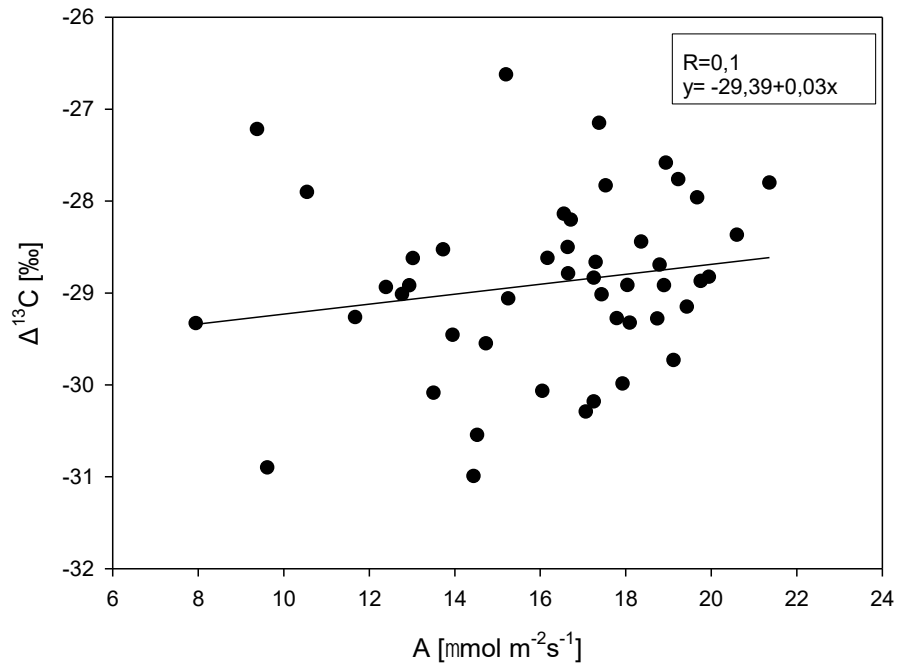


Abbildung 6: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der gemessenen Nettoassimilationsrate. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

Die gemessene stomatäre Leitfähigkeit war nicht signifikant mit der Kohlenstoffisotopendiskriminierung korreliert. Dennoch ist in Abbildung 5 erkennbar, dass mit einem Anstieg von g_s , dass $\Delta^{13}\text{C}$ sinkt, die Diskriminierung also ansteigt. Die gemessene Nettoassimilationsrate A war ebenso wie g_s nicht signifikant mit der KID korreliert, die Steigung ist im Kontrast zu g_s jedoch leicht positiv (Abbildung 6).

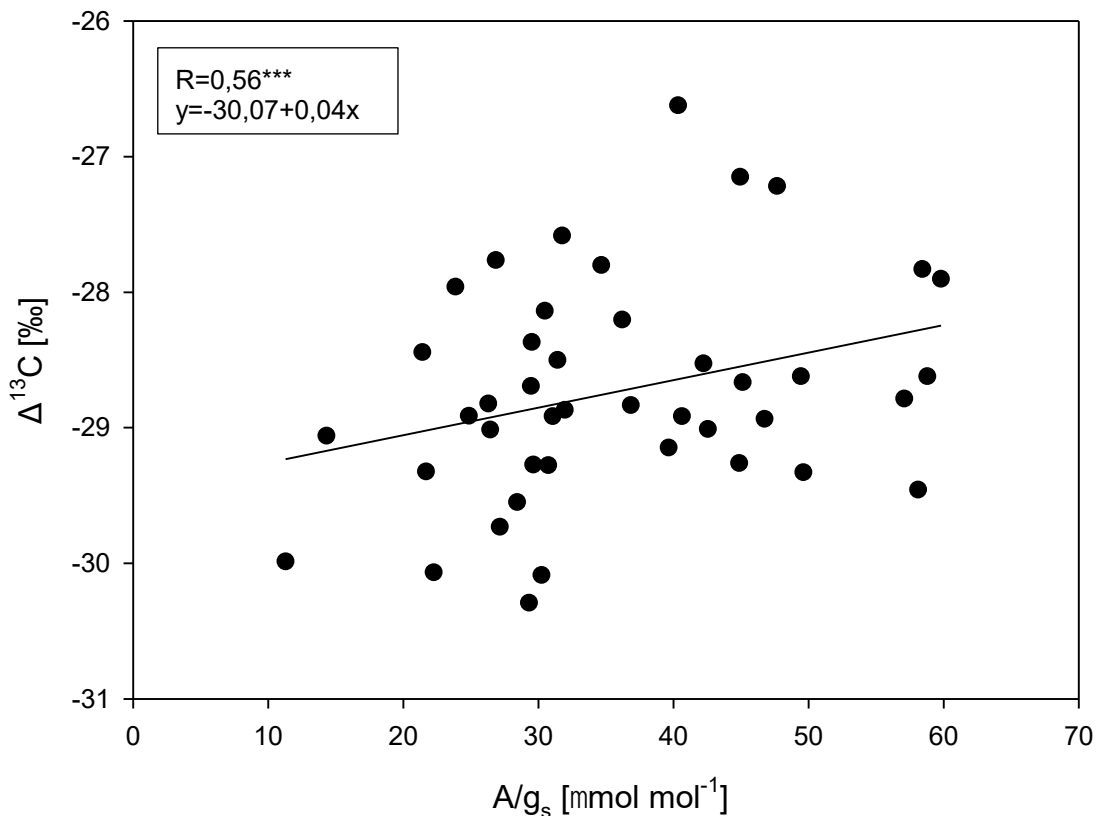


Abbildung 7: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der intrinsischen Wassernutzungseffizienz angegeben als A/g_s . Signifikanzniveau $\alpha=0,05$

Abbildung 7 zeigt den Einfluss der intrinsischen Wassernutzungseffizienz, angegeben als A/g_s , auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung. Anders als die einzelnen Faktoren von A/g_s , konnte über alle Proben eine signifikante, positive Korrelation nachgewiesen werden. Die Diskriminierung sinkt demnach mit einem Anstieg der intrinsischen Wassernutzungseffizienz.

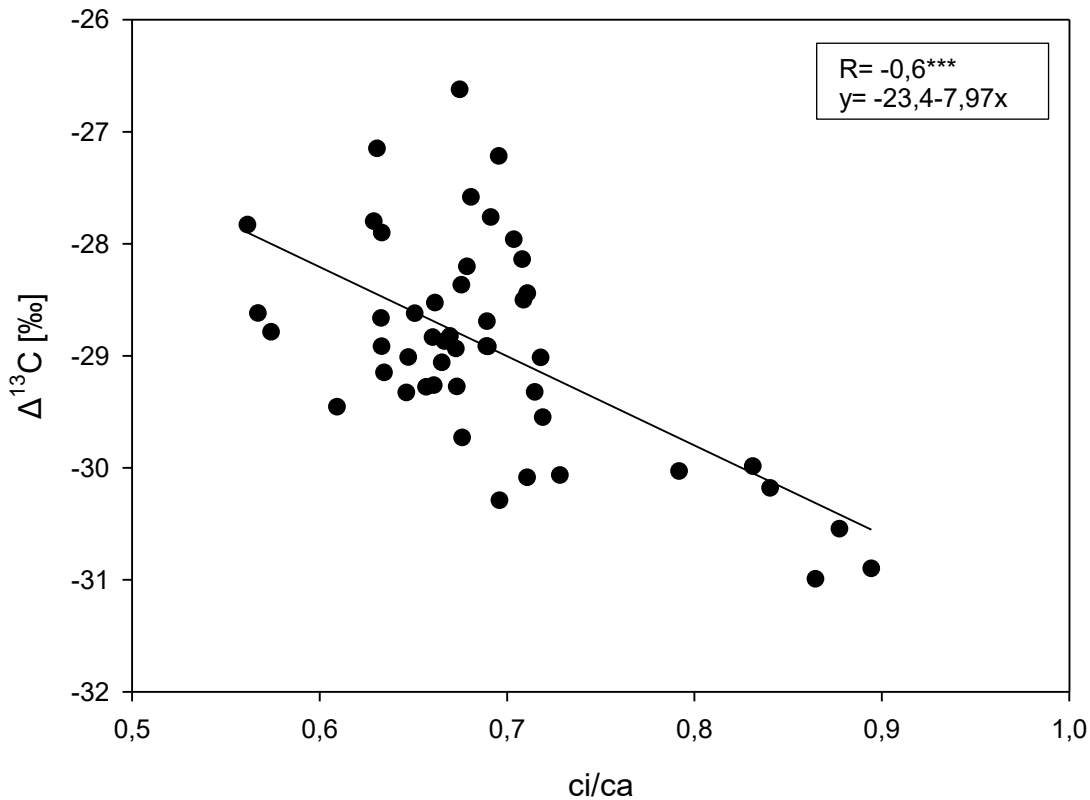


Abbildung 8: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit des Verhältnisses von interzellulärem und atmosphärischem CO₂ (ci/ca). Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*) ; $<0,01$ (**) ; $<0,001$ (***)

Eine signifikante negative Korrelation zu der Kohlenstoffisotopendiskriminierung konnte für das ci/ca Verhältnis nachgewiesen werden ($p < 0,001$). Die Diskriminierung steigt demnach an, wenn sich relativ zum atmosphärischen CO₂-Gehalt eine höhere interzelluläre CO₂-Konzentration vorliegt (Abbildung 8).

In Abbildung 9 ist zur Ergänzung der Einfluss der stomatären Leitfähigkeit auf das CO₂-Verhältnis zwischen Atmosphäre und interzellularem Raum aufgezeigt. Es konnte eine signifikant positive Beziehung der beiden Variablen nachgewiesen werden. Dies bedeutet, dass mit einem Anstieg von g_s der CO₂ Gehalt im Interzellularraum der Blätter ansteigt und somit, aufgrund der in Abbildung 8 gezeigten Interaktion, einen Anstieg der Diskriminierung zur Folge hat.

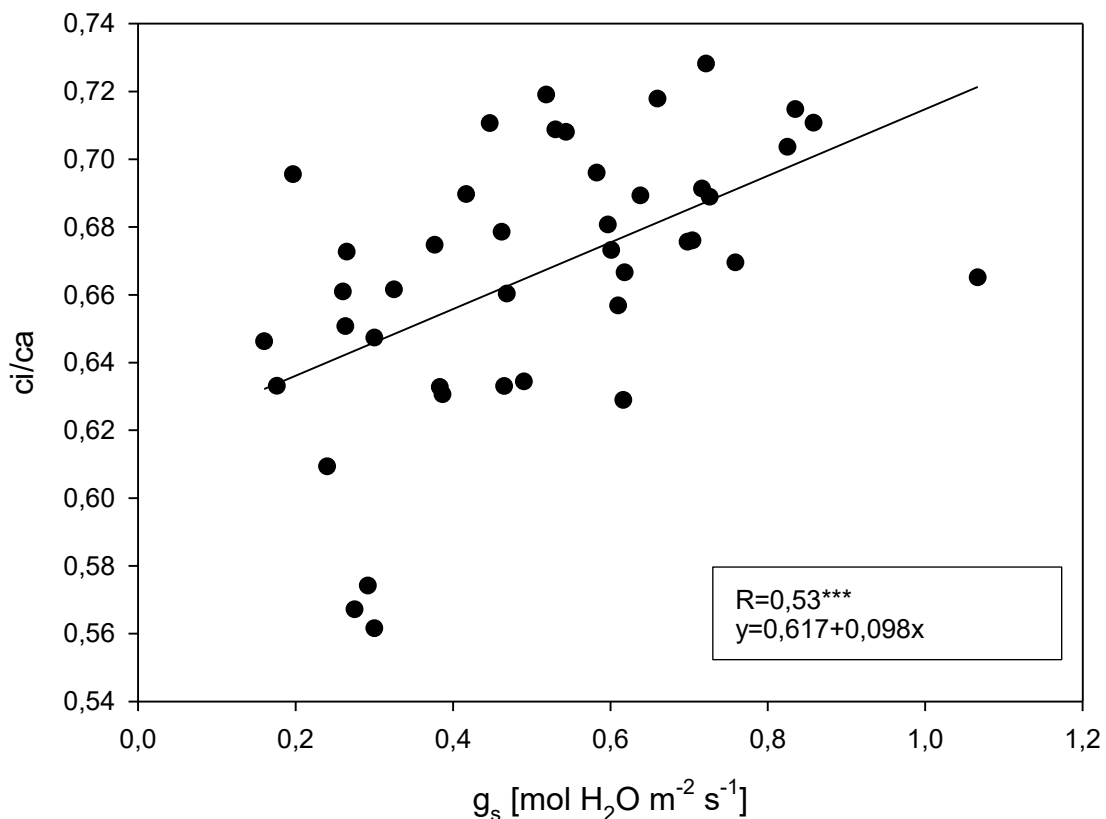


Abbildung 9: Einfluss der stomatären Leitfähigkeit auf das Verhältnis von interzellularem zu atmosphärischen CO₂. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*), 0,01 (**), 0,001 (***)

Tabelle 6: Korrelation der Kohlenstoffisotopendiskriminierung zu den gemessenen Gaswechsellparametern getrennt nach Sorte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*), 0,01 (**), 0,001 (***)

Gaswechsellparameter	IR4630	IR64	Chhomrong	WAS161	Sahel108
g_s	0,27	-0,90***	0,07	-0,61*	-0,58
A	0,47	0,05	0,60	0,08	0,65*
ci/ca	0,06	-0,75*	-0,48	-0,67*	-0,73*
A/ g_s	0,04	0,73*	0,211	0,50	0,59

Die in Tabelle 6 dargestellten Korrelationen der einzelnen Sorten mit den gemessenen Gaswechsellparametern zeigt ein differenziertes Bild. Die Sorten Chhomrong und IR4630 waren mit keinem der erfassten Parameter signifikant korreliert. IR4630 zeigte bei der Korrelation zu g_s und ci/ca sogar eine leicht positive Beziehung, Chhomrong nur bei g_s . Die weiteren Sorten zeigten alle eine signifikant negative Korrelation zum Verhältnis von ci/ca und g_s , mit Ausnahme von Sahel108 welche keine signifikante Korrelation zu g_s aufwies dafür aber als einzige Sorte eine signifikant positive Korrelation zu A.

3.3.2 Simulierte Gaswechselfparameter

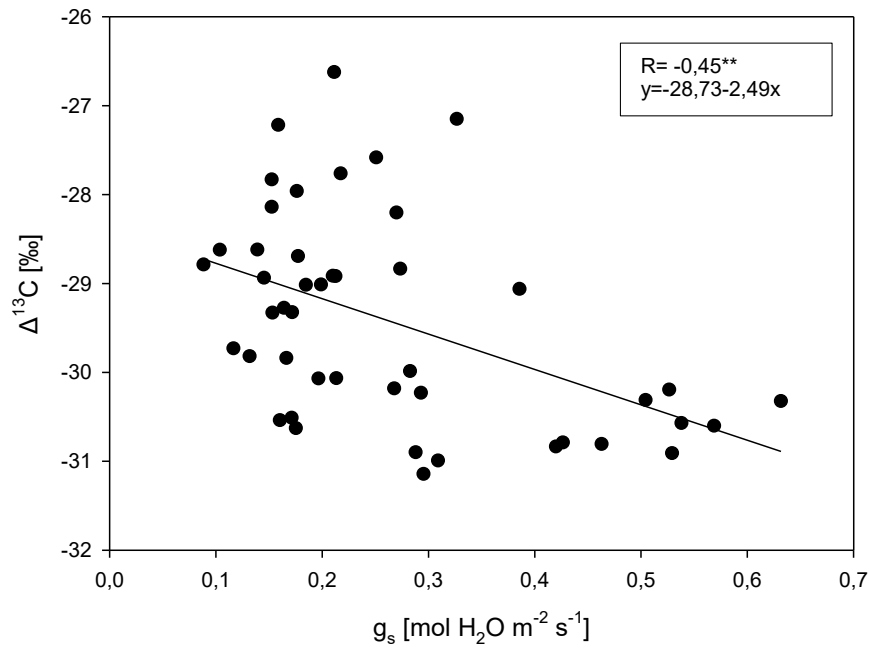


Abbildung 10: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der simulierten stomatären Leitfähigkeit. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*) ; $<0,01$ (**) ; $<0,001$ (***)

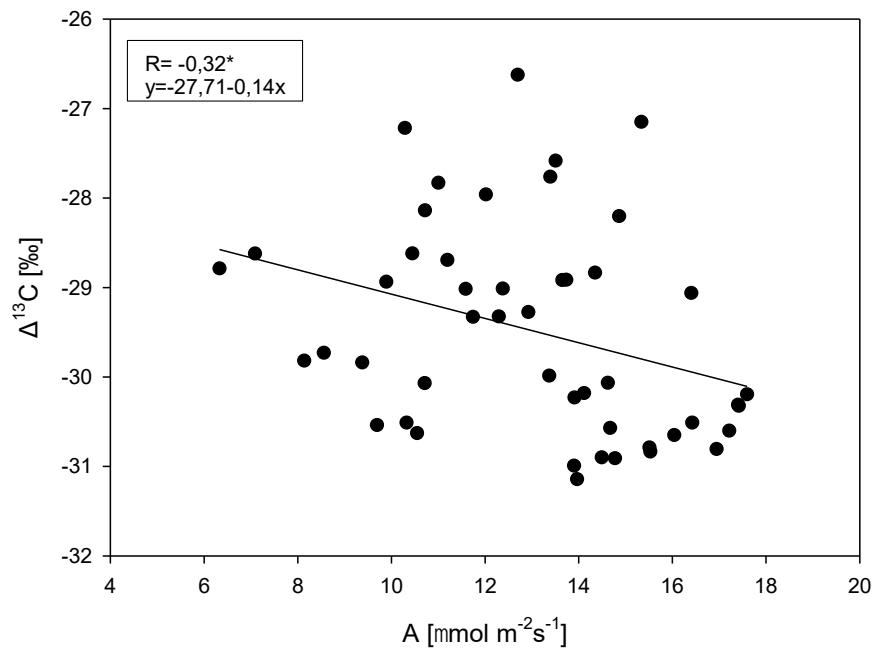


Abbildung 11: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der simulierten Nettoassimilationsrate. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*) ; $<0,01$ (**) ; $<0,001$ (***)

In Abbildung 10 ist die Kohlenstoffisotopendiskriminierung im Verhältnis zu der mittels multipler Regression ermittelten stomatären Leitfähigkeit, in Abbildung 11 das Verhältnis zu simulierten Nettoassimilationsrate dargestellt. Die simulierten Daten zeigen im Gegensatz zu den tatsächlich gemessenen Variablen eine signifikante und stärkere Korrelation. Für A wurde anders als bei den gemessenen Daten eine negative Korrelation nachgewiesen.

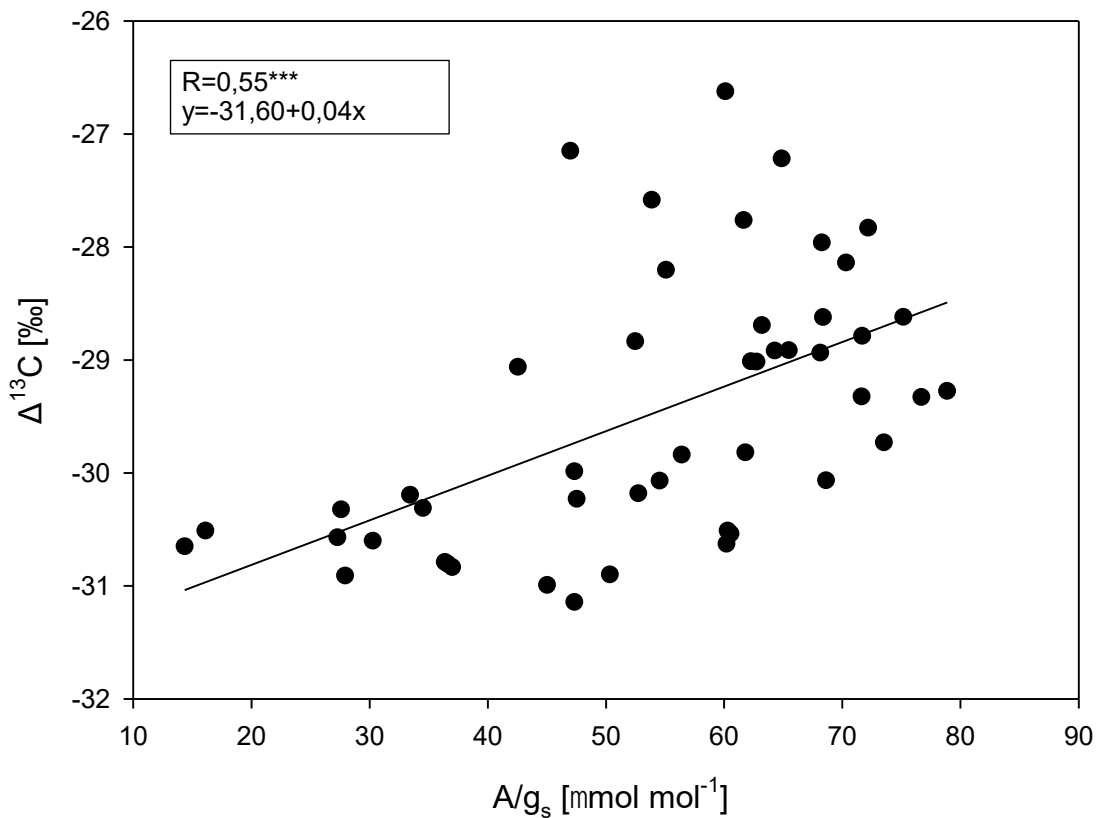


Abbildung 12: Kohlenstoffisotopendiskriminierung in Abhängigkeit der simulierten intrinsischen Wassernutzungseffizienz angegeben als A/g_s. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*) ; <0,01(**) ; <0,001(***)

Für die intrinsische Wassernutzungseffizienz konnte bei den simulierten Daten ebenfalls eine signifikant positive Korrelation nachgewiesen werden. Der Zusammenhang war analog zu den anderen erhobenen Parametern deutlicher als bei den gemessenen Variablen (Abbildung 12).

Tabelle 7: Korrelation der Kohlenstoffisotopendiskriminierung zu den simulierten Gaswechselfparametern getrennt nach Sorte. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*), 0,01 (**), 0,001 (***)

Gaswechselfparameter	IR4630	IR64	Sahel108
g_s simuliert	-0,46	-0,60*	-0,57*
A simuliert	-0,32	-0,57*	-0,3
A/g_s simuliert	0,49	0,71**	0,64**

Bei den simulierten Gaswechselfparametern konnte ebenfalls keine signifikante Korrelation mit der KID bei der Sorte IR4630 nachgewiesen werden. Jedoch war diesmal die Korrelation zu g_s negativ. Die KID von IR64 ist signifikant negativ mit g_s korreliert, jedoch geringer als noch bei den gemessenen Werten und korreliert ebenfalls signifikant mit A. Ein weiterer Unterschied zu den gemessenen Daten liegt darin, dass die KID von Sahel108 nun ebenfalls signifikant mit g_s korreliert, die Korrelation zu A war jedoch nicht mehr signifikant (Tabelle 7).

4 Diskussion

Ziel dieser Arbeit war es, die Zusammenhänge und Einflüsse der verschiedenen Umweltfaktoren auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung zu erfassen. Gleichzeitig sollten eventuell vorhandene Unterschiede zwischen den Sorten, Anbaustandorten und Zeitpunkten der Pflanzen aufgezeigt werden. Im Laufe der Analysen konnte neben den einzelnen Einflüssen der Variablen auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung ein starker Zusammenhang der einzelnen Umweltfaktoren ermittelt werden. Dies legt nahe, dass die Kohlenstoffisotopendiskriminierung durch die Interaktion von Faktoren, welche in ihrer Gesamtheit Einfluss auf den Gasaustausch, insbesondere c_i/c_a nehmen, beeinflusst wird.

4.1 Standortsunterschiede und Unterschiede zwischen den Pflanzdaten

Die Standorte Ndiaye und Fanaye liegen beide im nord-westlichen Teil Senegals und sind etwa 110 Kilometer Luftlinie voneinander entfernt. Fanaye liegt im Landesinneren und unterscheidet sich von Ndiaye durch ein kontinentaleres Klima. Im September lag die durchschnittliche Meristemtemperatur T_{mmin} in Fanaye bei 22,5°C und damit über der von Ndiaye (18,7°C). Dies beeinflusst die minimale relative Luftfeuchtigkeit im Bestand (RH_{cmin}), welche wiederum stark mit g_s korreliert, die wiederum das CO₂-Verhältnis zwischen Interzellularraum und Atmosphäre beeinflusst und damit einen Einfluss auf die Kohlenstoffisotopensignatur hat (Stuerz et al. 2014b; Kaushal und Ghosh 2018; Scartazza et al. 2004).

Ein ähnlicher Zusammenhang kann für die Erklärung der Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzdaten herangezogen werden. Pflanzen die im Juli ausgesät wurden, wurden durchschnittlich am 9. September beprobt. Dabei lag die mittlere T_{mmin} der Messtage bei 25,9°C und RH_{cmin} bei 43,1%. Bei den Pflanzen hingegen, die im November gesät wurden, erfolgte die Probennahme im Durchschnitt am 24. Januar mit einer mittleren T_{mmin} von 15,3°C und RH_{cmin} von 21,7%. Da die Kohlenstoffisotopendiskriminierung direkt mit der Wassernutzungseffizienz in Verbindung gebracht werden kann, liegt der Schluss nahe, dass Faktoren, die den Wasserhaushalt der Pflanzen beeinflussen einen direkten Einfluss auf $\Delta^{13}C$ haben (Kaushal und Ghosh 2018).

Aufgrund dessen kann davon ausgegangen werden, dass die Reispflanzen welche in der trockeneren Jahreszeit, hier November und Januar, gesät und untersucht wurden, einen signifikant geringeren $\Delta^{13}\text{C}$ Wert aufweisen als Pflanzen, welche während der feuchteren Jahreszeiten angebaut wurden und damit eine größere intrinsische Wassernutzungseffizienz vorweisen können (Centritto et al. 2009). Ähnliche Ergebnisse für die zeitliche Variabilität und den jährlichen Zyklus der Kohlenstoffisotopendiskriminierung wurde in der langjährigen Forschung an Waldbeständen erzielt. Dabei wurde ebenfalls der Großteil der intrajährlichen Variabilität auf die Unterschiede in der relativen Luftfeuchtigkeit und die damit verbundenen Auswirkungen auf den Gaswechsel zurückgeführt (Chen und Chen 2007).

4.2 Bewässerungssystem

Zwischen den beiden Bewässerungssystemen konnten signifikante Unterschiede festgestellt werden. Die wassersparende Bewässerung ohne stehende Wasserschicht resultierte in jeder der Sorten zu einer signifikant geringen Diskriminierung im Vergleich zur traditionell gefluteten Variante. Akhtar et al. (2010) konnten ebenfalls eine Reduktion der Diskriminierung bei wassersparender Bewässerung in Reis nachweisen. Obwohl bei der wassersparenden Bewässerung die Diskriminierung in der Blattmasse um 2‰ geringer war als in der vollbewässerten, waren die Unterschiede im Kontrast zu diesem Versuch nicht signifikant. Centritto et al. (2009) konnten beim Vergleich verschiedener Reisgenotypen ebenfalls eine signifikante Reduktion von A , g_s und g_m nachweisen, was nach den Ergebnissen dieser Arbeit in einer Reduktion der Diskriminierung resultieren könnte. Diese Theorie wird von Kondo et al. (2004) gestützt, die in ihrem Versuch die geringere Diskriminierung unter Wasserstress auf eine Reduktion von g_s zurückführten.

4.3 Sortenunterschiede

Die für Reis wichtigsten Ökotypen sind die traditionell hauptsächlich durch Regen bewässerte Trockenreisgenotypen und die in der Regel gut durch Bewässerungssysteme bewässerten Nassreisgenotypen. Durch die höhere Wahrscheinlichkeit für Dürre während der Vegetationsperiode, zeichnen sich Trockenreisgenotypen durch eine höhere Dürretoleranz aus, eine Eigenschaft, die sich durch natürliche und künstliche Selektion etabliert hat (Xia et al. 2014). Aufgrund dessen besitzen Trockenreisgenotypen in der Regel eine höhere

Wassernutzungseffizienz als Nassreisgenotypen (Fukai et al. 1985). Insgesamt wurden fünf Sorten, IR4630, IR64, Chhomrong, WAS161 und Sahel108, miteinander verglichen. Chhomrong ist unter diesen die einzige Sorte, welche zu den Trockenreis-Varianten zählt. Über alle Probennahmen konnte zwischen den Sorten kein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden. Bei den verschiedenen Bewässerungssystemen lag ebenfalls kein signifikanter Unterschied zwischen den verschiedenen Genotypen vor. Dies deckt sich mit den Ergebnissen von Centritto et al. (2009) die in ihrem Versuch weder bei der Kontrolle, noch bei der wassergestressten Gruppe, signifikante Unterschiede bei A , g_s , g_m und vor allem A/g_s zwischen den Hoch- und Tieflandgenotypen nachweisen konnten. Andererseits konnten Kondo et al. (2004) signifikant geringere Unterschiede in der Kohlenstoffisotopensignatur zwischen den vollbewässerten und wassersparenden Behandlungen bei *japonica* Trockenreisgenotypen gegenüber den getesteten *indica* Nassreissorten nachweisen. Bezüglich der unterschiedlichen Standorte gab es nur geringe Unterschiede zwischen den Sorten. Generell wurde bei allen Sorten ein geringerer $\Delta^{13}\text{C}$ Wert in Ndiaye nachgewiesen als in Fanaye, wahrscheinlich aufgrund der in 4.1 beschriebenen klimatischen Unterschiede. In Ndiaye wurden insgesamt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Sorten nachgewiesen. In Fanaye hingegen war IR4630 im November mit einer um etwa 1‰ geringeren Diskriminierung signifikant verschieden zu den anderen Sorten. Dies steht hingegen im Kontrast zu den Ergebnissen von Poss et al. (2004) welche in ihrem Versuch eine geringere Diskriminierung bei Pflanzen mit geringerer Toleranz gegenüber Salzstress nachgewiesen haben. Eine weitere Auffälligkeit ist, dass die Sorten IR64 und WAS161 anders als die restlichen Genotypen in Fanaye keine signifikanten Unterschiede zwischen den Proben des Septembers und Januars aufwiesen. Dies impliziert, dass sich die beiden Sorten schneller an das günstiger werdende Wetter im späten Februar und frühen März anpassen als die restlichen.

Generell zeigten die verschiedenen Sorten nur geringfügige Unterschiede. Diese Erkenntnis wird durch die fehlende Interaktion bezüglich Bewässerung, Standort und Pflanzdatum gestützt. Es ist zu erwähnen, dass ein solcher Vergleich zwischen 5 Sorten von denen sich lediglich eine von den anderen unterscheidet, nicht repräsentativ genug ist, um eine verlässliche Aussage zu treffen. Deshalb ist eine intensivere Forschung zu den genotypischen Unterschieden bezüglich der Kohlenstoffisotopendiskriminierung, und somit der Wassernutzungseffizienz, wünschenswert, um zuverlässigere Erkenntnisse zu erlangen.

4.4 Gaswechsel und Wetterparameter

Die Verbindung zwischen dem Gaswechsel und der Kohlenstoffisotopendiskriminierung wurde in dieser Arbeit erforscht. Der bisherige Forschungsstand besagt, dass $\Delta^{13}\text{C}$ eine inverse Korrelation zu c_i/c_a (Abb. 8) und g_s (Abb. 5 und 10) sowie eine positive Korrelation zu A (Abb. 6 u. 11) und A/g_s (Abb. 7 u. 12) aufweist (Centritto et al. 2009; Caemmerer et al. 2014; Farquhar et al. 1982; Farquhar et al. 1989). Diese Ergebnisse konnten in dieser Arbeit grundsätzlich bestätigt werden. Vor allem der Einfluss von c_i/c_a und A/g_s war hochsignifikant. Der Effekt von g_s auf c_i/c_a (Abb. 8) bestätigte die bisherigen Erkenntnisse der Beziehung zwischen den beiden Variablen und daraus folgernd den Einfluss von g_s auf die Kohlenstoffisotopensignatur. Dennoch gab es Unterschiede in der Signifikanz dieser Korrelationen beim Vergleich zwischen gemessenen und simulierten Daten. Grundsätzlich zeigten die simulierten Parameter stärkere und signifikantere Korrelationen, jedoch mit teilweise unterschiedlichen Vorzeichen. Interessanterweise war bei den simulierten Daten die Kohlenstoffisotopendiskriminierung negativ mit A korreliert hingegen die Korrelation mit den gemessenen Gaswechseldaten leicht positiv, aber nicht signifikant. Wong et al. (1979) konnten in ihrem Versuch eine positive Korrelation zwischen A und g_s nachweisen, was die Daten der simulierten Gaswechselfparameter unterstützt. Ebenso zeigten die nach Sorten getrennten Korrelationen bei den simulierten Daten ein einheitlicheres Bild, hingegen bei den gemessenen Daten IR4630 eine positive, Chomrong keine und IR64 wiederum eine stark negative Korrelation aufwies. Die bisherigen Ergebnisse zur Beziehung von g_s zu $\Delta^{13}\text{C}$ machen eine solche Diskrepanz innerhalb einer Art nicht unmöglich, aber unwahrscheinlich. Die Beziehung zur Wassernutzungseffizienz war bei simulierten und gemessenen Daten positiv, fiel in der simulierten Variante dennoch stärker aus. In beiden Fällen jedoch konnte durch die positive Korrelation mit $\Delta^{13}\text{C}$ die vorher mehrfach beschriebene Funktion der Kohlenstoffisotopensignatur als einfacher Indikator der Wassernutzungseffizienz bestätigt werden (Caemmerer et al. 2014; Centritto et al. 2009; Ebdon et al. 1998). Da die simulierten Parameter in diesem Versuch eine höhere Güte vorweisen konnten, und im Gesamten näher an der vorherrschenden Faktenlage der Forschung lagen, sind diese in diesem Fall den gemessenen vorzuziehen. Eine mögliche Erklärung in der großen Diskrepanz der gemessenen Daten könnte in der Fehleranfälligkeit der Messgeräte liegen. In der Einleitung wurde erwähnt, dass bei der stomatären Leitfähigkeit Werte von über $1,2 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

ausgeschlossen wurden, da diese nicht in den von Jones (2013) beschriebenen Rahmen passten. Bei den gemessenen Daten waren vereinzelte Ausreißer mit Werten von 4 bis über 6 mol H₂O m⁻² s⁻¹, was wiederum ungenaue Messungen implizieren könnte.

Als Indikator für die Wassernutzungseffizienz der Pflanze ist $\Delta^{13}\text{C}$ stark mit Faktoren, welche den Wasserhaushalt einer Pflanze beeinflussen, korreliert (Aranibar et al. 2006). Dadurch entsteht ein Konstrukt an Zusammenhängen zwischen einzelnen Variablen des Wetters, welche wiederum untereinander autokorreliert sind, was es erschwert, einen isolierten Einfluss einer Variable in einem Feldversuch zu erheben (Stuerz et al. 2020; Cernusak et al. 2013; Le Roux et al. 2001). Vor allem der Faktor Temperatur, der in diesem Versuch stark korreliert und in der multiplen Regression ebenfalls signifikante Einflüsse zeigt, ist aufgrund der Autokorrelation mit der Luftfeuchtigkeit schwierig zu bewerten. Urban und Ingwers *et al.* (2017) konnten für die Temperatur jedoch einen direkten Einfluss auf g_s nachweisen bei gleichbleibenden VPD. Mit steigender Temperatur stieg die stomatäre Leitfähigkeit und damit die interzelluläre CO₂-Konzentration, selbst als A durch Respiration negativ wurde. Desweiteren ist bekannt, dass die stomatäre Leitfähigkeit positiv mit der Blatttemperatur korreliert welche direkt von der Temperatur und der Strahlung abhängig ist (Sharkey und Raschke 1981). Dies impliziert, dass neben dem indirekten Einfluss der Temperatur über die Regulation des Wasserhaushaltes, auch ein direkter Einfluss auf die stomatäre Leitfähigkeit und somit auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung vorliegen könnte. Ein weiterer Erklärungsansatz für die inverse Beziehung von Temperatur zu $\Delta^{13}\text{C}$ könnte die sinkende Viskosität von Wasser bei steigender Temperatur sein. Durch einen Anstieg der Temperatur sinkt die Viskosität. Wasser kann somit in höheren Raten zu den Stomata transportiert werden, wodurch die stomatäre Leitfähigkeit erhöht wird. Die damit verbundene Erhöhung des c_i/c_a -Verhältnisses resultiert in einer stärkeren Diskriminierung gegenüber ¹³C und damit in einem größeren $\Delta^{13}\text{C}$ (Cernusak et al. 2013; Avramova et al. 2019). Trotz der starken Korrelation der isolierten Faktoren wurde die Temperatur nicht in jedes multiples Regressionsmodell aufgenommen. Auffällig ist vor allem, dass in kein Modell sowohl T_{min} und T_{min} gleichzeitig enthält, obwohl beide Parameter stark mit $\Delta^{13}\text{C}$ korrelieren. Ein Grund dafür könnte erneut in der hohen Autokorrelation der Variablen liegen.

Des Weiteren hatte neben der Temperatur die minimale relative Luftfeuchtigkeit, vor allem direkt im Bestand, einen signifikanten Einfluss auf die Isotopensignatur der Proben. Der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf g_s ist gut erforscht (Morison und Gifford 1983; Barbour und Farquhar 2000; Wang et al. 2009). Generell steigt die stomatäre Leitfähigkeit mit der Luftfeuchtigkeit, invers analog dazu sinkt sie mit steigendem VPD, was wiederum in einem steigenden oder sinkendem c_i/c_a -Verhältnis resultiert und somit die Diskriminierung sinken lässt (Ocheltree et al. 2014; McDowell et al. 2004; Kaushal und Ghosh 2018).

Der Parameter Wind konnte isoliert keine Korrelation zu $\Delta^{13}\text{C}$ aufweisen, jedoch zählt er zusammen mit RH_{min} und VPD zu den Variablen, die in der Mehrzahl der Modelle dieses Versuches einen signifikanten Einfluss auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung haben. Eine mögliche Erklärung könnte der Effekt des Windes auf die laminare Grenzschicht sein. Kitaya et al. (2004) konnten in ihrem Versuch in Gewächshäusern nachweisen, dass sich die Windgeschwindigkeit signifikant positiv auf die Photosyntheserate der Pflanze auswirkt, der Effekt jedoch schon bei 0,2 m/s saturiert. Sie führten diesen Effekt auf die verbesserte Leitfähigkeit der laminaren Grenzschicht durch den Wind zurück. Zu beachten ist, dass es sich hierbei um einen Gewächshausversuch handelte, bei dem der Effekt der natürlichen Konvektion wie sie im Freiland auftritt, nicht äquivalent präsent war und somit die Ergebnisse nur eingeschränkt auf diesen Versuch übertragbar sind (Kitaya et al. 2004). Daudet et al. (1999) hingegen fanden bei Versuchen in freistehenden Baumkronen heraus, dass die Windgeschwindigkeit nur einen geringen Einfluss auf die laminare Grenzschicht und somit keinen signifikanten Effekt auf die Photosyntheserate oder Transpirationsrate hatte. In einem weiteren Versuch erforschten (Renard und Demessemacker 1983) den Einfluss der Windgeschwindigkeit auf die stomatäre Leitfähigkeit und konnten herausfinden, dass lediglich Windgeschwindigkeiten über 3 m/s einen signifikanten Einfluss auf die stomatäre Leitfähigkeit haben. Bei diesen Geschwindigkeiten verringerte sich g_s was sie auf eine wohlmögliche Reaktion auf den steigenden Wasserverlust durch die steigende Leitfähigkeit der laminaren Grenzschicht zurückführten. Es ist zu erkennen, dass die Datenlage zu diesem Parameter stark differenziert. Somit ist weitere Erforschung notwendig, um den Effekt der Windgeschwindigkeit auf den Gaswechsel und somit auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung verlässlicher zu ermitteln.

Ein weiterer interessanter Faktor in Bezug auf $\Delta^{13}\text{C}$ dieser Untersuchung ist der Einfluss der Sonneneinstrahlung (Sol. Rad.). Grundsätzlich steigt g_s bei steigender Strahlung, sinkt jedoch unter trockenen Bedingungen, um den Wasserverlust zu minimieren (Maruyama und Kuwagata 2008). Aufgrund dessen sollte man, aufgrund der Beziehung zwischen g_s und $\Delta^{13}\text{C}$, einen negativen Zusammenhang zwischen der Strahlungsintensität und der Kohlenstoffisotopendiskriminierung erwarten. In diesem Versuch konnte jedoch eine stark positive Korrelation zwischen beiden Parametern nachgewiesen werden. Francey et al. (1985) konnten nachweisen, dass mit steigender Bestrahlungsintensität ci/ca sinkt, wodurch die Diskriminierung wiederum weniger stark ausfällt und $\Delta^{13}\text{C}$ steigt. Israeli et al. (1996) konnten bei der Untersuchung von Bananen ebenfalls einen linearen Zusammenhang zwischen $\Delta^{13}\text{C}$, ci/ca und der Bestrahlungsstärke ohne signifikante Veränderungen von g_s nachweisen. Die dabei auftretenden Veränderungen von ci/ca und daraus folgend der Kohlenstoffisotopendiskriminierung führten sie auf eine Änderung der Photosyntheserate zurück. Durch die steigende Bestrahlung stieg diese an wodurch ci/ca sank und die Diskriminierung geringer wurde (Le Roux et al. 2001). Eine ähnliche Beziehung zwischen ci/ca , der Bestrahlungsstärke und konnte $\Delta^{13}\text{C}$ in diesem Versuch nachgewiesen werden. Im Kontrast zu diesen Erkenntnissen fanden Wong et al. (1979) bei einem Versuch an verschiedenen C_3 -Arten heraus, dass sich durch eine Änderung der Umweltfaktoren die stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheserate proportional zueinander änderten, wodurch ci/ca unverändert blieb und somit, unter der Voraussetzung, dass ca konstant bleibt, keine Änderung in der Kohlenstoffisotopensignatur gemessen werden konnte.

Die Referenzevapotranspiration (ETo [mm/day]) zeigte ein differenziertes Bild bei der Korrelation. Ähnlich wie beim Parameter Wind konnte keine Korrelation nachgewiesen werden, dennoch wurde die Variable in mehrere Regressionsmodelle aufgenommen. Obwohl bei der einfachen Korrelation eine große Spanne von 0,32 bis -0,35 lag, hatte ETo in den Modellen immer eine schwach negative Beziehung zu $\Delta^{13}\text{C}$ (Tabelle 8 Anhang). Dies deckt sich mit den Ergebnissen von Ebdon et al. (1998), welche in ihrem Versuch ebenfalls eine schwach negative Korrelation zwischen ETo und der Kohlenstoffisotopendiskriminierung bei *Poa pratensis L.* nachweisen konnten. Ebenso liegt eine positive Korrelation zu der Temperatur im Bestand vor, welches die Annahme hinsichtlich einer negativen Korrelation von ETo zu $\Delta^{13}\text{C}$ weiter unterstützt.

Neben den Zusammenhängen der Parameter ist es ebenfalls interessant zu erfassen, welcher Zeitraum einen Einfluss auf die endgültige Kohlenstoffisotopensignatur der Blattmasse hat. Bei der multiplen Regression der Wetterparameter wurde deshalb der Einfluss des Wetters am Tag der Probennahme sowie 7, 10 und 14 Tage davor erhoben. Anhand des adj. R^2 kann abgelesen werden, welches Modell die höchste Güte vorweist. In diesem Versuch wurde lediglich die gesamte Blattmasse getestet und nicht lösliche Zucker und Strukturmasse der Blätter getrennt voneinander. Zur Fraktionierung und zeitlichen Variabilität von $\Delta^{13}\text{C}$ wurden mehrere Versuche an Baumbeständen durchgeführt, welche eine stark positive Korrelation zwischen der Isotopensignatur von Phloemzuckern und respiriertem CO_2 nachweisen konnten (Scartazza et al. 2004; Mortazavi et al. 2005). Gleichwertige Versuche bei Reis oder vergleichbaren Kulturen sind jedoch bisher noch nicht durchgeführt worden. Bowling et al. (2002) konnten in ihrem Versuch zum zeitlichen Einfluss von VPD auf die Kohlenstoffisotopensignatur der respirierten Luft bei Baumbeständen eine Verzögerung von etwa 2-10 Tagen nachweisen, abhängig davon, wie schnell die Phloembeladung, Transport und Entladung stattfanden. Diese Ergebnisse decken sich weitgehend mit dem weiteren Forschungsstand zu dieser Thematik (McDowell et al. 2004). In diesem Versuch konnte für die Sorte IR4630 für den Zeitraum von 7 Tagen vor der Probennahme der signifikanteste Effekt nachgewiesen werden, während hingegen IR64 und WAS161 am Tag der Probennahme, Chhomrong und Sahel108 14 Tage davor die höchste Güte aufweisen konnten. Es ist jedoch zu betonen, dass sich diese Werte anders als in der bestehenden Forschung auf die gesamte Blattmasse und damit nicht ausschließlich auf die kürzlich fixierten und anschließend respirierten Zucker beziehen. Demnach sind die Werte für IR64 und WAS161 vorsichtig zu interpretieren, da nicht der Großteil der Unterschiede von $\Delta^{13}\text{C}$ an diesem Tag entstanden sein kann. Es könnte jedoch sein, dass in diesen Sorten am Tag der Probennahme viele Assimilate gebildet wurden, welche noch in den Blättern waren, bevor sie in den weiteren Kreislauf der Pflanze eingebaut werden konnten. Die Zeitabstände -7 und -14 sind als wahrscheinlicher einzustufen, da sie in den von Bowling et al. (2002) beschriebenen Zeitrahmen passen. Am wahrscheinlichsten ist jedoch, dass der gesamte Zeitraum vom Beginn des Blattwachstums bis zur Probennahme, zuzüglich der 2-10 Tage die die Umverlagerung von source zu sink benötigt, einen Einfluss auf die Kohlenstoffisotopensignatur hat. Es ist jedoch weitere Forschung zu dieser Thematik vor allem bei krautigen Pflanzen notwendig, um den genauen zeitlichen

Einfluss, unter Berücksichtigung von Kohlenstoffflüssen aufgrund von wechselnden source-sink-Beziehungen innerhalb der Reispflanze, zu quantifizieren.

5 Fazit

Nach eingehender Untersuchung der einzelnen Umweltfaktoren sowie kulturtechnischer Maßnahmen und deren Einfluss auf die Kohlenstoffisotopendiskriminierung, wird ein gemeinsamer Zusammenhang dieser Variablen offensichtlich. Der eigentliche Effekt der Umweltfaktoren und kulturtechnischer Maßnahmen auf $\Delta^{13}\text{C}$ ist nicht direkt, sondern liegt in einer indirekten Verbindung dieser über den Gasaustausch und physiologische Aktivität, welche wiederum das Verhältnis von interzellularem zu atmosphärischem CO_2 -Gehalt reguliert, was sich im Endeffekt in einer Veränderung in der Kohlenstoffisotopensignatur widerspiegelt. Dies ist kongruent mit der Grundlagenforschung zu dieser Thematik, die als hauptsächliche Ursachen für die Diskriminierung die unterschiedliche Reaktivität von RuBisCo bezüglich der Isotope und die Diffusionseigenschaften in der laminaren Grenzschicht und des Mesophylls der Pflanzen ausfindig gemacht werden konnten, welche wiederum stark in Beziehung zu c_i/c_a stehen (Farquhar et al. 1982). Darüber hinaus konnte die Funktion von $\Delta^{13}\text{C}$ als Indikator für die Wassernutzungseffizienz in dieser Arbeit ebenfalls bestätigt werden. Sortenunterschiede konnten entgegen der vorherrschenden Meinung in der Literatur in diesem Versuch nur bedingt nachgewiesen werden.

Insgesamt besteht weiterhin ein großer Forschungsbedarf zum Einfluss zeitlicher Variabilität und Interaktion der einzelnen Umweltfaktoren auf $\Delta^{13}\text{C}$, vor allem bei Gräsern und weiteren krautigen Pflanzen. Des Weiteren müssen Versuche wie dieser mit einer größeren Anzahl an Genotypen durchgeführt werden, um verlässlichere Aussagen für die Unterschiede in der Kohlenstoffisotopendiskriminierung innerhalb der Gattung *Oryza* zu erhalten und um somit eine bessere Selektion der Genotypen nach der Wassernutzungseffizienz zu ermöglichen.

6 Anhang

Sorte	Wetterparameter am Tag der Probennahme
IR4630	-23,3528+0,1486*Sol. Rad. [MJ/m ²]-0,5298*Tmin+0,05417*Rhemin
IR64	-26,9413+0,596*Wind m/s-0,16339*Tmin
Chhomrong	-23,458-0,10236*RH min-1,54815*VPD kPa
WAS161	-30,635-0,1645*Tmax °C+0,1225*RH min+0,0272*RH max+0,1096*Sol. Rad. [MJ/m ²]+2,665*VPD kPa-0,3499*Tmin
Sahel108	-27,635-0,1697*Tmin °C-0,071*Tmax °C+0,0117*RH max+0,7397*Wind m/s+0,092*Sol. Rad. [MJ/m ²]
Gesamt	-27,364+0,6212*Wind m/s+0,0809*Sol. Rad. [MJ/m ²]-0,264*Eto mm/day-0,167*Tmin
	Wetterparameter 7 tage vor der Probennahme
IR4630	-28,889-0,0262*Rhmin+0,9677*Wind m/s+0,4050*Sol. Rad. [MJ/m ²]-1,992*Eto mm/day
IR64	-29,783-0,04411*RH min+0,16035*Sol. Rad. [MJ/m ²]-0,8167*VPD kPa
Chhomrong	-22,988-0,10847*RH min-1,6156*VPD kPa
WAS161	-29,185+0,15753*Tmax °C-0,0262*RH min-0,0173*RH max+1,308*Wind m/s-0,8599*Eto mm/day-0,078*Tmin
Sahel108	-39,995+0,3797*Tmin °C+0,905*Tmax °C-0,3656*RH min-0,0639*RH max+2,1256*Wind m/s+0,17585*Sol. Rad. [MJ/m ²]-8,614*VPD kPa
Gesamt	-28,105-0,0368*RH min+0,948*Wind m/s+0,1577*Sol. Rad. [MJ/m ²]-1,06*Eto mm/day
	Wetterparameter 10 Tage vor der Probennahme
IR4630	-23,537-0,2678*Tmin
IR64	-27,8826-0,02968*RHc min
Chhomrong	-22,9643-0,06332*RH min+1,0288*Wind m/s-1,3308*Eto mm/day
WAS161	-28,525+1,807*Wind m/s-1,446*Eto mm/day+1,438*VPD kPa
Sahel108	-33,895-0,2936*Tmin °C+0,399*Tmax °C+2,9975*Wind m/s-1,613*Eto mm/day
Gesamt	-27,698+0,3878*Tmax °C-0,116*RH min-0,0413*RH max+1,499*Wind m/s-1,305*Eto mm/day-2,624*VPD kPa
	Wetterparameter 14 Tage vor der Probennahme
IR4630	-23,3123*-0,2791*Tmin
IR64	-27,8424-0,03067*RHc min
Chhomrong	-71,0187+2,6222*Tmax °C-0,79099*RH min+1,518*Wind m/s+0,7724 Sol. Rad. [MJ/m ²]-20,3099*VPD kPa
WAS161	-24,0447+0,1229*Tmin °C-0,0467*RH max+1,5308*Wind m/s-1,9102*Eto mm/day+1,0945*VPD kPa
Sahel108	-34,9534-0,371*Tmin °C+0,1427*RH min+0,0722*RH max+2,299*Wind m/s-1,125*Eto mm/day+3,855*VPD kPa-0,0311*RHc min-0,0587*Tmin
Gesamt	-22,916-0,0306*RH min-0,027*RH max+0,9413*Wind m/s-1,0285*Eto mm/day

Abbildung 13: Genaue Modelle der multiplen Regression der Wetterparameter zu den verschiedenen Messzeitpunkten. Signifikanzniveau $\alpha=0,05$ (*); $0,01$ (**); $0,001$ (***)

7 Literaturverzeichnis

Akhtar, J.; Sabir, S. A.; Ashraf, M. Y.; Monneveux, P.; Lateef, Z.; Serraj, R. (2010): Selection of drought tolerant and high water use efficient rice cultivars through ^{13}C isotope discrimination technique. In: *Pakistan Journal of Botany* 42 (6), S. 3887–33897. Online verfügbar unter http://inis.iaea.org/search/search.aspx?orig_q=RN:42015217.

Aranibar, J. N.; Berry, J. A.; Riley, W. J.; Pataki, D. E.; Law, B. E.; Ehleringer, J. R. (2006): Combining meteorology, eddy fluxes, isotope measurements, and modeling to understand environmental controls of carbon isotope discrimination at the canopy scale. In: *Global Change Biol* 12 (4), S. 710–730. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01121.x.

Avramova, V.; Meziane, A.; Bauer, E.; Blankenagel, S.; Eggels, S.; Gresset, S. et al. (2019): Carbon isotope composition, water use efficiency, and drought sensitivity are controlled by a common genomic segment in maize. In: *TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik* 132 (1), S. 53–63. DOI: 10.1007/s00122-018-3193-4.

Barbour, M. M.; Farquhar, G.D. (2000): Relative humidity- and ABA-induced variation in carbon and oxygen isotope ratios of cotton leaves. In: *Plant, Cell & Environment* 23 (5), S. 473–485. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2000.00575.x.

Bouman, B.A.M.; Humphreys, E.; Tuong, T. P.; Barker, R. (2007): Rice and Water. In: Donald L. Sparks (Hg.): *Advances in Agronomy*, Volume 92. 1. Aufl. s.l.: Elsevier textbooks (Advances in agronomy, 92), S. 187–237. Online verfügbar unter [http://dx.doi.org/10.1016/s0065-2113\(04\)92004-4](http://dx.doi.org/10.1016/s0065-2113(04)92004-4).

Bowling, D. R.; McDowell, N. G.; Bond, B. J.; Law, B. E.; Ehleringer, J. R. (2002): ^{13}C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. In: *Oecologia* 131 (1), S. 113–124. DOI: 10.1007/s00442-001-0851-y.

Centritto, M.; Lauteri, M.; Monteverdi, M. C.; Serraj, R. (2009): Leaf gas exchange, carbon isotope discrimination, and grain yield in contrasting rice genotypes subjected to water deficits during the reproductive stage. In: *Journal of experimental botany* 60 (8), S. 2325–2339. DOI: 10.1093/jxb/erp123.

Cernusak, L. A.; Ubierna, N.; Winter, K.; Holtum, J. A. M.; Marshall, J. D.; Farquhar G.D. (2013): Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. In: *New Phytologist* 200 (4), S. 950–965. DOI: 10.1111/nph.12423.

Chen, B.; Chen, J.M. (2007): Diurnal, seasonal and interannual variability of carbon isotope discrimination at the canopy level in response to environmental factors in a boreal forest ecosystem. In: *Plant, Cell & Environment* 30 (10), S. 1223–1239. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2007.01703.x.

Daudet, F. A.; Le Roux, X.; Sinoquet, H.; Adam, B. (1999): Wind speed and leaf boundary layer conductance variation within tree crown: Consequences on leaf-to-atmosphere coupling and tree functions. In: *Agricultural and Forest Meteorology* 97 (3), S. 171–185. DOI: 10.1016/S0168-1923(99)00079-9.

Dharmappa, P. M.; Doddaraju, P.; Malagondanahalli, M. V.; Rangappa, R. B.; Mallikarjuna, N. M.; Rajendrareddy, S. H. et al. (2019): Introgression of Root and Water Use Efficiency Traits Enhances Water Productivity: An Evidence for Physiological Breeding in Rice (*Oryza sativa* L.).

Dingkuhn, M.; Miezan, K. M. (1995): Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel — II. Validation of photothermal constants and characterization of genotypes. In: *Agricultural Systems* 48 (4), S. 411–433. DOI: 10.1016/0308-521X(94)00028-J.

Ebdon, J. S.; Petrovic, A. M.; Dawson, T. E. (1998): Relationship between Carbon Isotope Discrimination, Water Use Efficiency, and Evapotranspiration in Kentucky Bluegrass. In: *Crop Science* 38 (1), S. 157–162. DOI: 10.2135/cropsci1998.0011183X003800010026x.

Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubick K.T. (1989): Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. In: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecule Biology* (40), S. 503–537. DOI: 10.1146/annurev.pp.40.060189.002443.

Farquhar, G. D.; O'Leary, M. H.; Berry, J. A. (1982): On the Relationship Between Carbon Isotope Discrimination and the Intercellular Carbon Dioxide Concentration in Leaves. *Functional Plant Biology*, 9(2), 121. DOI: 10.1071/PP9820121.

Francey, R. J.; Gifford, R. M.; Sharkey, T. D.; Weir, B. (1985): Physiological influences on carbon isotope discrimination in huon pine (*Lagarostrobos franklinii*). In: *Oecologia* 66 (2), S. 211–218. DOI: 10.1007/bf00379857.

Fukai, S.; Kuroda, E.; Yamagishi, T. (1985): Leaf gas exchange of upland and lowland rice cultivars. In: *Photosynth Res* 7 (2), S. 127–135. DOI: 10.1007/BF00037003.

Israeli, Y.; Schwartz, A.; Plaut, Z.; Yakir, D. (1996): Effects of light regime on $\delta^{13}C$, photosynthesis and yield of field-grown banana (*Musa* sp., Musaceae)*. In: *Plant, Cell & Environment* 19 (2), S. 225–230. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00244.x.

Johnson, D.E; Wopereis, M.C.S; Mbodj, D.; Diallo, S.; Powers, S.; Haefele, S.M (2004): Timing of weed management and yield losses due to weeds in irrigated rice in the Sahel. In: *Field Crops Research* 85 (1), S. 31–42. DOI: 10.1016/S0378-4290(03)00124-2.

Jones, H. G. (2013): *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*: Cambridge University Press.

Kaushal, R.; Ghosh, P. (2018): Stable Oxygen and Carbon Isotopic Composition of Rice (*Oryza sativa* L.) Grains as Recorder of Relative Humidity. In: *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 123 (2), S. 423–439. DOI: 10.1002/2017JG004245.

Kitaya, Y.; Shibuya, T.; Yoshida, M.; Kiyota, M. (2004): Effects of air velocity on photosynthesis of plant canopies under elevated CO₂ levels in a plant culture system. In: *Advances in Space Research* 34 (7), S. 1466–1469. DOI: 10.1016/j.asr.2003.08.031.

Kondo, M.; Pablico, P. P.; Aragonés, D. V.; Agbisit, R. (2004): Genotypic variations in carbon isotope discrimination, transpiration efficiency, and biomass production in rice as affected by soil water conditions and N. In: *Plant Soil* 267 (1), S. 165–177. DOI: 10.1007/s11104-005-4884-6.

Le Roux, X.; Bariac, T.; Sinoquet, H.; Genty, B.; Piel, C.; Mariotti, A. et al. (2001): Spatial distribution of leaf water-use efficiency and carbon isotope discrimination within an isolated tree crown. In: *Plant, Cell & Environment* 24 (10), S. 1021–1032. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2001.00756.x.

Maruyama, A.; Kuwagata, T. (2008): Diurnal and seasonal variation in bulk stomatal conductance of the rice canopy and its dependence on developmental stage. In: *Agricultural and Forest Meteorology* 148 (6-7), S. 1161–1173. DOI: 10.1016/j.agrformet.2008.03.001.

McDowell, N.G.; Bowling D.R.; Bond, B. J.; Irvine, J.; Law, B.E.; Anthoni P.; Ehleringer, J.R. (2004): Response of the carbon isotopic content of ecosystem, leaf, and soil respiration to meteorological and physiological driving factors in a *Pinus ponderosa* ecosystem. In: *Global Biogeochemical Cycles* 18 (1). DOI: 10.1029/2003GB002049.

Morison, J. I. L.; Gifford, R. M. (1983): Stomatal Sensitivity to Carbon Dioxide and Humidity. In: *Plant Physiology* 71 (4), S. 789–796. DOI: 10.1104/pp.71.4.789.

Mortazavi, B.; Chanton, Jeffrey P.; Prater, J. L.; Oishi, A. C.; Oren, R.; Katul, G. (2005): Temporal variability in ^{13}C of respired CO_2 in a pine and a hardwood forest subject to similar climatic conditions. In: *Oecologia* 142 (1), S. 57–69. DOI: 10.1007/s00442-004-1692-2.

Ocheltree, T.W.; Nippert, J.B.; P. V. V. Prasad, P.V.V. (2014): Stomatal responses to changes in vapor pressure deficit reflect tissue-specific differences in hydraulic conductance. In: *Plant, Cell & Environment* 37 (1), S. 132–139. DOI: 10.1111/pce.12137.

Pandey, V.; Shukla, A. (2015): Acclimation and Tolerance Strategies of Rice under Drought Stress. In: *Rice Science* 22 (4), S. 147–161. DOI: 10.1016/j.rsci.2015.04.001.

Plonsky, L.; Ghanbar, H. (2018): Multiple Regression in L2 Research: A Methodological Synthesis and Guide to Interpreting R^2 Values. In: *The Modern Language Journal* 102 (4), S. 713–731. DOI: 10.1111/modl.12509.

Poss, J.A.; Zeng, L.; Grieve, C.M. (2004): Carbon isotope discrimination and salt tolerance of rice genotypes. In: *CEREAL RESEARCH COMMUNICATIONS* 32 (3), S. 339–346. DOI: 10.1007/BF03543319.

Renard, C.; Demesse-macker, W. (1983): Effects of wind velocity on stomatal conductance and consequences of leaf rolling on water uptake in tall fescue. In: *Biol Plant* 25 (6), S. 408–411. DOI: 10.1007/bf02903136.

Scartazza, A.; Mata, C.; Matteucci, G.; Yakir, D.; Moscatello, S.; Brugnoli, E. (2004): Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ of photosynthetic products and ecosystem respiratory CO_2 and their responses to seasonal climate variability. In: *Oecologia* 140 (2), S. 340–351.

Schewe, J.; Heinke, J.; Gerten, D.; Haddeland, I.; Arnell, N.W.; Clark, D. B. et al. (2014): Multimodel assessment of water scarcity under climate change. In: *PNAS* 111 (9), S. 3245–3250. DOI: 10.1073/pnas.1222460110.

Sharkey, T.D.; Raschke, K. (1981): Separation and Measurement of Direct and Indirect Effects of Light on Stomata. In: *Plant Physiology* 68 (1), S. 33–40. DOI: 10.1104/pp.68.1.33.

Shrestha, S.; Asch, F.; Dingkuhn, M.; Becker, M. (2011): Cropping calendar options for rice–wheat production systems at high-altitudes. In: *Field Crops Research* 121 (1), S. 158–167. DOI: 10.1016/j.fcr.2010.12.006.

Stuerz, S.; Shrestha, S. P.; Schmierer, M.; Vu, D. H.; Hartmann, J.; Sow, A. et al. (2020): Climatic determinants of lowland rice development. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 206(4), 466–477. DOI: 10.1111/JAC.12419.

Stuerz, S.; Sow, A.; Muller, B.; Manneh, B.; Asch, F. (2014a): Leaf area development in response to meristem temperature and irrigation system in lowland rice. In: *Field Crops Research* 163, S. 74–80. DOI: 10.1016/j.fcr.2014.04.001.

Stuerz, S.; Sow, A.; Muller, B.; Manneh, B.; Asch, F. (2014b): Canopy microclimate and gas-exchange in response to irrigation system in lowland rice in the Sahel. In: *Field Crops Research* 163, S. 64–73. DOI: 10.1016/j.fcr.2014.04.002.

von Caemmerer, S.; Ghannoum, O.; Pengelly, J. J. L.; Cousins, A. B. (2014): Carbon isotope discrimination as a tool to explore C₄ photosynthesis. In: *Journal of experimental botany* 65 (13), S. 3459–3470. DOI: 10.1093/jxb/eru127.

Wang, S.; Yang, Y.; Trishchenko, A. P.; Barr, A. G.; Black, T. A.; McCaughey, H. (2009): Modeling the Response of Canopy Stomatal Conductance to Humidity. In: *J. Hydrometeor.* 10 (2), S. 521–532. DOI: 10.1175/2008JHM1050.1.

Wong, S.C.; Cowan, I. R.; Farquhar, G. D. (1979): Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. In: *Nature* 282 (5737), S. 424–426. DOI: 10.1038/282424a0.

Xia, H.; Zheng, X.; Chen, L.; Gao, H.; Yang, H.; Long, P. et al. (2014): Genetic Differentiation Revealed by Selective Loci of Drought-Responding EST-SSRs between Upland and Lowland Rice in China. In: *PLOS ONE* 9 (10), e106352. DOI: 10.1371/journal.pone.0106352.

Xu, Y.; This, D.; Pausch, R. C.; Vonhof, W. M.; Coburn, J. R.; Comstock, J. P.; McCouch, S. R. (2009): Leaf-level water use efficiency determined by carbon isotope discrimination in rice seedlings: genetic variation associated with population structure and QTL mapping. In: *TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik* 118 (6), S. 1065–1081. DOI: 10.1007/s00122-009-0963-z.

Danksagung

Vor allem möchte ich Dr. sc. agr. Sabine Stürz für Ihre hervorragende Unterstützung und Expertise sowie die beispiellose Geduld bei der Betreuung dieser Arbeit danken. Mein Dank gilt ebenfalls Prof. Dr. Folkard Asch für die Ermöglichung dieser Arbeit. Des Weiteren möchte ich mich bei meiner Familie, insbesondere meinen Eltern und meiner Freundin Tabea für die liebevolle Unterstützung während meines Studiums herzlichst bedanken.