

UNIVERSITÄT HOHENHEIM

Fakultät Agrarwissenschaften

Institut für Tropische Agrarwissenschaften

Fachgebiet für Wasserstress-Management bei Kulturpflanzen in den Tropen und
Subtropen (490g)

Pigmentzusammensetzung und Quantenausbeute des Photosystems II unterschiedlicher Blattpositionen von subtropischen Weizengenotypen

Bachelorarbeit

Andree Guhl

Studiengang: Agrarbiologie

Matrikel-Nr.: XXXXXXXXXX

Betreuer: Dr. Alejandro Pieters

Prüfer: Prof. Dr. Folkard Asch

Eingereicht am 04.10.2022

Zusammenfassung

Weizen ist eines der wichtigsten Grundnahrungsmittel der Welt und seine Produktion ist essenziell für die Ernährungssicherheit eines Großteils der Weltbevölkerung. Aufgrund der stetig wachsenden Bevölkerungszahl muss die Weizenproduktion, zusätzlich zu diversen landwirtschaftlichen Problemen durch den Klimawandel, gesteigert werden. Um dies zu erreichen, ist die Züchtung von ertragsreichen, stressresistenten Weizengenotypen notwendig. Die Verbesserung der Lichtnutzung und gleichzeitige Steigerung der photoprotektiven Eigenschaften von Weizenpflanzen könnte dabei einen vielversprechenden Ansatz darstellen. Licht ist für die Photosynthese und damit die Ertragsbildung essenziell, kann bei zu hoher Intensität oder in Kombination mit anderen Stressoren jedoch auch Schäden an der Pflanze anrichten und damit den Ertrag schmälern.

Um die Lichtnutzung und photoprotektiven Eigenschaften von verschiedenen Weizengenotypen zu untersuchen, wurde in dieser Arbeit die Quantenausbeute des Photosystems II und die Pigmentzusammensetzung unterschiedlicher Blattpositionen von fünf subtropischen Weizengenotypen bestimmt.

Es konnten signifikante Unterschiede zwischen den Genotypen in der Quantenausbeute und den SPAD-Werten der Fahnenblätter und Blätter niedrigerer Blattpositionen festgestellt werden. Ebenso konnte ein Genotyp eine signifikant höhere Antheraxanthin-Konzentration und einen höheren Umwandlungsgrad des Xanthophyllzyklus in seinen Fahnenblättern aufweisen. Nur für einen Genotypen konnte ein signifikanter Unterschied zwischen seinen Fahnenblättern und den niedrigeren Blattpositionen in der Chlorophyll *a*-, Chlorophyll *b*-, Lutein-, Neoxanthin- und Violaxanthin-Konzentration festgestellt werden.

In den Fahnenblättern wurde über die Genotypen hinweg ein signifikant höheres Verhältnis von Chlorophyll zu β -Carotin, Lutein, Neoxanthin sowie den Pigmenten des Xanthophyllzyklus als in Blättern niedrigerer Blattpositionen festgestellt.

Des Weiteren konnten positive Korrelationen zwischen der Quantenausbeute und den gemessenen SPAD-Werten sowie zwischen den meisten Pigmenten nachgewiesen werden. Die einzige negative Korrelation wurde zwischen Violaxanthin und Antheraxanthin festgestellt.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	I
Inhaltsverzeichnis	II
Abbildungsverzeichnis	IV
Tabellenverzeichnis	V
Abkürzungsverzeichnis	V
1 Einleitung	1
1.1 Grundlagen	2
1.1.1 Weizen	2
1.1.2 Lichtabsorption in der Photosynthese	3
1.1.3 Photoprotektive Pigmente	4
1.1.4 Blattseneszenz	6
2 Material und Methoden	7
2.1 Material	7
2.2 Methoden	8
2.2.1 Chlorophyll-Fluoreszenz-Messung	8
2.2.2 Chlorophyllmeter	10
2.2.3 Spektrophotometrie	11
2.2.4 Hochleistungs-Flüssigkeitschromatographie	11
2.2.5 Pflanzenanzucht	12
2.2.6 Datenerhebungen	12
2.2.7 Pigmentanalyse	13
2.2.8 Statistik	13
3 Ergebnisse	14
3.1 PSII-Quantenausbeute	14
3.2 SPAD-Werte	15
3.3 Pigmentanalyse	16
3.3.1 Chlorophyll <i>a</i>	17
3.3.2 Chlorophyll <i>b</i>	18
3.3.3 β -Carotin	19
3.3.4 Lutein	20
3.3.5 Neoxanthin	21
3.3.6 Violaxanthin	22

3.3.7	Antheraxanthin	23
3.4	Einfluss der Blattposition auf den Pigmentgehalt	24
3.5	Verhältnisse	25
3.6	Korrelationen	28
4	Diskussion	30
4.1	Einfluss der Stichprobengröße auf die Signifikanz	30
4.2	PSII-Quantenausbeute	30
4.3	SPAD	31
4.4	Pigmentzusammensetzung	32
4.4.1	Chlorophylle	32
4.4.2	β -Carotin	32
4.4.3	Lutein	33
4.4.4	Neoxanthin	34
4.4.5	Violaxanthin und Antheraxanthin	34
4.4.6	Zeaxanthin	36
4.5	Verbesserungsvorschläge	36
5	Fazit	37
6	Literaturverzeichnis	VI
7	Danksagung	XI

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Der Xanthophyllzyklus.	5
Abbildung 2: PSII-Quantenausbeute der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) unterschiedlicher Weizengenotypen	14
Abbildung 3: Gemittelte SPAD-Werte der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) unterschiedlicher Weizengenotypen	15
Abbildung 4: Durchschnittliche Pigment-Konzentration in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (links) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (rechts) von unterschiedlichen Weizengenotypen.....	16
Abbildung 5: Chlorophyll <i>a</i> -Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen	17
Abbildung 6: Chlorophyll <i>b</i> -Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen	18
Abbildung 7: Beta-Carotin-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen	19
Abbildung 8: Lutein-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen	20
Abbildung 9: Neoxanthin-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen	21
Abbildung 10: Violaxanthin-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen	22
Abbildung 11: Antheraxanthin-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen	23
Abbildung 12: Durchschnittliche Pigment-Konzentration in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) unterschiedlicher Blattpositionen bei Weizenpflanzen	24
Abbildung 13: Umwandlungszustand des Xanthophyllzyklus der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen.....	26
Abbildung 14: Chlorophyll / (Antheraxanthin + Violaxanthin) - Verhältnis der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen	27

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Liste der untersuchten Weizenlinien des International Maize and Wheat Improvement Center.....	7
Tabelle 2: Liste der verwendeten Geräte.....	8
Tabelle 3: Durchschnittliches Pigmentverhältnisse in den Fahnenblättern und den ältesten noch nicht seneszenten Blättern (ONSLs). Ist der p-Wert $\leq 0,05$, unterscheiden sich die jeweiligen Verhältnisse der Fahnenblätter und der ONSLs signifikant voneinander (Stichprobengröße = 30; one way ANOVA).....	25
Tabelle 4: Korrelationen zwischen verschiedenen untersuchten Parametern. Ist der p-Wert $\leq 0,05$ ist die Korrelation nach Pearson signifikant. Der Pearsonsche Korrelationskoeffizient r kann Werte zwischen - 1 und + 1 annehmen und drückt aus, ob zwei Variablen positiv oder negativ miteinander zusammenhängen.	29

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung	Bedeutung
%	Prozent
ROS	Reaktive Sauerstoffspezies
LHC	Lichtsammelkomplex
PSII	Photosystem II
PSI	Photosystem I
$^1\text{Chl}^*$	Singulett-Chlorophyll
$^3\text{Chl}^*$	Triplet-Chlorophyll
$^1\text{O}_2^*$	Singulett-Sauerstoff
NPQ	nichtphotochemische Löschung
V	Violaxanthin
Z	Zeaxanthin
A	Antheraxanthin
CIMMYT	International Maize and Wheat Improvement Center
CFM	Chlorophyll-Fluoreszenz-Messung
F'	stationärer Chlorophyll-Fluoreszenz-Wert bei normaler Lichteinstrahlung
F_m'	maximaler Chlorophyll-Fluoreszenz-Wert im lichtangepassten Zustand
$\emptyset\text{PSII}$	Photosystem II-Quantenausbeute
SPAD	Chlorophyllmeter SPAD-502

nm	Nanometer
E_{λ}	Extinktion bei der Wellenlänge λ
λ	Wellenlänge
I_0	Intensität des einfallenden Lichts
I_1	Intensität des transmittierten Lichts
I_R	Reflexionsgrad
I_A	Absorptionsgrad
k	Proportionalitätskoeffizient
A_{λ}	Absorption bei der Wellenlänge λ
C_a	Chlorophyll <i>a</i> -Konzentration
C_b	Chlorophyll <i>b</i> -Konzentration
C_{x+c}	Gesamt-Carotinoid-Konzentration
HPLC	Hochleistungsflüssigkeitschromatographie
l	Liter
°C	Grad Celsius
μmol	Mikromol
m	Meter
s	Sekunde
ONSLs	älteste noch nicht senescente Blätter
ml	Milliliter
μl	Mikroliter
μm	Mikrometer
\leq	kleiner / gleich
g	Gramm
FM	Frischmasse
β	Beta
r	Korrelationskoeffizient

1 Einleitung

Die Grundlage für tierisches und somit auch menschliches Leben auf der Erde ist organische Biomasse. Diese Biomasse wird auf der untersten trophischen Ebene (Glieder in der Nahrungskette) von den Pflanzen als Primärproduzenten gebildet. Pflanzen können mithilfe der Photosynthese anorganische Materie und die Energie des Sonnenlichts nutzen, um ihre eigene Zellsubstanz herzustellen. Diese Zellsubstanz wird von Organismen höherer trophischer Ebenen konsumiert, um ihren eigenen Stoffwechsel anzutreiben (Heldt und Piechulla 2015, S. 43).

Weizen dient als ein Grundnahrungsmittel für 35 % der Weltbevölkerung und liefert mehr Kohlenhydrate und Proteine für die Ernährung der Menschheit als jede andere Pflanze. Ebenso ist die Weizenpflanze mit 15,4 % der weltweiten Ackerfläche der Spitzenreiter in Bezug auf die Anbaufläche (Grote et al. 2021; Chand 2009). Aufgrund der wachsenden Weltbevölkerung sowie des zunehmenden Konsums von Fleisch und Milchprodukten muss die landwirtschaftliche Produktion pflanzlicher Grundnahrungsmittel bis 2050 um 60 – 110 % gesteigert werden, um die höhere Nachfrage zu decken (Tilman et al. 2011; Ray et al. 2013). Mit der momentanen jährlichen Ertragssteigerung von 0,9 % für Weizen ist dieses Ziel jedoch nicht erreichbar. Zusätzlich steht die Weizenproduktion durch den Klimawandel vor großen Herausforderungen, welche das Ertragspotential weiter herabsenken könnten (Ray et al. 2013).

Der Klimawandel führt in vielen Regionen zu immer ungünstigeren Anbaubedingungen für Weizen durch abiotischen Stress. (Mendelsohn et al. 2006; Schewe et al. 2014; Yerlikaya et al. 2020; Ray et al. 2013). Abiotische Stressfaktoren wie Hitze, Kälte, Wassermangel oder Lichtüberschuss führen während der Photosynthese zur vermehrten Bildung von sogenannten reaktiven Sauerstoffspezies (engl. reactive oxygen species, ROS). ROS können in höheren Konzentrationen Zellbestandteile durch ihre Reaktivität schädigen und verkleinern dadurch das Ertragspotential noch weiter. Um die von ROS ausgehende Schädigung des Photosyntheseapparates und anderer Zellkompartimente zu minimieren, besitzen Pflanzen diverse Schutzmechanismen. Einige der wichtigsten basieren auf sogenannten photoprotektiven Pigmenten (Heldt und Piechulla 2015, S. 50–57; Demmig-Adams 1990; Jahns und Holzwarth 2012). Da sowohl die Effektivität der Photosynthese als auch der Schutz vor ROS von Pigmenten abhängt, ist die Untersuchung der Pigmentzusammensetzung von Weizen und deren Manipulation durch Züchtung ein vielversprechender Ansatz, um eine Ertragssteigerung und eine bessere Klima-Resilienz bei Weizen zu erzielen.

Die Photosynthese und die ROS-Bildung findet auf verschiedenen Blattebenen statt. Niedrigere Blätter stehen dabei teilweise vor anderen Herausforderungen als die obersten Blätter (Fahnenblätter). Einerseits kann auf den unteren Blattpositionen eine Selbstbeschattung durch die Fahnenblätter stattfinden, welche die Photosynthese und ROS-Bildung beeinflusst (Ishida et al. 1999). Andererseits befinden sich auf den unteren Blattpositionen auch die älteren Blätter. Je älter ein Blatt ist, desto fortgeschrittener ist seine Seneszenz, der altersabhängige Zerfallsprozess. Dieser hat erheblichen Einfluss auf die Photosynthese und ROS-Bildung im Blatt (Lim et al. 2007). Da die Blätter auf niedrigeren Blattpositionen ebenfalls entscheidend zur Ertragsbildung von Weizen beitragen (Lu et al. 2001), ist auch deren Untersuchung und

Manipulation durch Züchtung relevant für das Erreichen einer Ertragssteigerung und besseren Klima-Resilienz von Weizen.

In dieser Arbeit wurden die Blätter von fünf subtropischen Weizengenotypen (*Triticum aestivum* L.) auf Unterschiede in der Quantenausbeute, dem Anteil des absorbierten Lichts, welcher tatsächlich für die Photosynthese genutzt werden kann, und ihrer Pigmentzusammensetzung untersucht. Da zum Zeitpunkt der Arbeit die Literatur zur Quantenausbeute und Pigmentzusammensetzung größtenteils die Fahnenblätter betrachtete, wurden diese Aspekte auch auf unterschiedlichen, niedriger liegenden, Blattpositionen untersucht. Zusätzlich wurden die Interaktionen zwischen den einzelnen Pigmenten sowie zwischen der Quantenausbeute und den Chlorophyllen oder Carotinoiden betrachtet.

Ziel dieser Arbeit war es, mögliche Unterschiede zwischen den Weizengenotypen festzustellen und Empfehlungen für weitere Forschung und Züchtung zu geben. Dabei wurden unterschiedliche Blattpositionen, deren Quantenausbeute und Pigmentzusammensetzung mit besonderem Fokus auf Photoprotektion untersucht.

1.1 Grundlagen

In den folgenden Absätzen werden die, zum Verstehen dieser Arbeit nötigen, Grundlagen erklärt. Dabei wird zuerst auf Weizen als Kulturpflanze und Nahrungsmittel eingegangen, anschließend werden die Photosynthese und die Photoprotektion in ihren Grundlagen erklärt, um dem Leser ein Bild über die Wichtigkeit dieser Aspekte für die Nahrungsmittelproduktion zu vermitteln. Zu guter Letzt werden die Seneszenz und ihr Einfluss auf die Photosynthese und Landwirtschaft betrachtet.

1.1.1 Weizen

Weizen (*Triticum spp.*), stammt aus dem äthiopischen Hochland und der Levante-Region des Nahen Ostens und wird heute weltweit angebaut. Er besteht aus Fett, Protein, Kohlenhydraten und Ballaststoffen. 21 % der globalen Nahrungsmittelproduktion ist von Weizen abhängig, da dieser Grundlage für viele Lebens- und Futtermittel ist. Demzufolge haben Ertragseinbußen oder Rückgänge, zum Beispiel durch den Klimawandel, einen großen Einfluss auf die globale Nahrungsmittelversorgung und Sicherheit (Ray et al. 2013; Fischer 2002; Chand 2009).

Auch wenn die Erwärmung der Erde sich partiell in kalten Teilen der Erde positiv auf den Weizenertrag auswirken kann, wird trotzdem ein Rückgang der Weizenerträge von 6 % für jedes gestiegene Grad Celsius (°C) erwartet (Fahad et al. 2020). Die zunehmende Häufigkeit und Intensität von Dürren und Überschwemmungen könnte für eine weitere Verringerung des Produktionspotentials von Weizen in tropischen Entwicklungsländern sorgen und somit die Zahl der Menschen, die von Hunger bedroht sind, erhöhen. Zusätzlich ist die Weizenproduktion mit einer Reihe von Pathogenen und Schädlingen konfrontiert. Durch den Klimawandel könnte sich das jeweilig vorherrschende Spektrum verändern und Krankheitserreger sowie Schädlinge, die bisher als unbedeutend galten, könnten sich als potenzielle neue Bedrohungen für die Ernährungssicherheit erweisen (Ray et al. 2013; Fischer 2002; Chand 2009).

Aufgrund dessen ist es nötig, die Weizenproduktion entweder durch Ausweitung der Anbaufläche oder durch Verbesserung der Produktivität pro Flächeneinheit zu erhöhen. Um die Anbaufläche auszuweiten, besteht jedoch nur in einigen Ländern Spielraum, ohne dass sich dies

negativ auf die Produktion anderer Nahrungsmittel oder auf die Umwelt auswirken würde (Fischer 2002; Chand 2009; Ray et al. 2013).

All diese Herausforderungen unterstreichen die Notwendigkeit der Züchtung von Genotypen, die gegenüber abiotischen und biotischen Stressfaktoren tolerant sind, um so eine Steigerung der Produktivität pro Flächeneinheit zu erreichen (Fischer 2002; Ray et al. 2013; Chand 2009).

Die stetigen Produktivitätssteigerungen seit den 1960-ern sind auf die Verbesserung der Resistenz gegen Krankheitserreger, bessere agronomische Praktiken, der Anpassung an abiotische Stressfaktoren sowie die genetischen Verbesserungen des Ertragspotenzials zurückzuführen. Letzteres basiert auf den Fähigkeiten, Licht einzufangen, die Energie des Lichtes effektiv für die Photosynthese zu nutzen und schließlich die Energie nicht nur in Biomasse, sondern in erntefähigen Ertrag umzuwandeln. Durch das Einkreuzen von Kurzstrohgenen und weiterer Züchtung in den 1960-ern wurde das Verhältnis zwischen Biomasse und Erntegut massiv verbessert, mittlerweile werden allerdings kaum noch Fortschritte erzielt. Berechnungen zeigen jedoch, dass noch ein erhebliches Potential beim Einfangen und der effektiven Nutzung des Lichts für die Photosynthese besteht, womit in Summe mehr Biomasse und damit auch mehr Erntegut produziert werden würde. (Reynolds et al. 2009). Im Folgenden werden die Grundlagen der Lichtnutzung genauer erklärt.

1.1.2 Lichtabsorption in der Photosynthese

Um die Energie des Sonnenlichtes einzufangen, anschließend in chemische Energie umzuwandeln und zu nutzen, bedienen sich Pflanzen des Reaktions-Komplexes der Photosynthese. Die Photosynthese wird in zwei Reaktionskomplexe, die Lichtreaktion und die Dunkelreaktion unterteilt. Als Lichtreaktion bezeichnet man die Spaltung von Wasser durch Nutzung des Sonnenlichts. Darauf folgend findet eine Elektronentransportkette statt, die an die Herstellung von Energieäquivalenten gekoppelt ist. Diese Energieäquivalente werden in der Dunkelreaktion genutzt, um beispielsweise Kohlenhydrate aus anorganischem Kohlenstoffdioxid zu synthetisieren (Heldt und Piechulla 2015, S. 43).

Die Photosynthese findet in spezifischen Organellen der Pflanzenzelle statt, die als Chloroplasten bezeichnet werden. Chloroplasten sind von einer doppelten Membranhülle gegen das Cytoplasma der Zelle abgegrenzt und weisen auch in sich selbst viele Membranüberschiebungen auf. Diese internen Membranen werden als Thylakoide bezeichnet und enthalten verschiedene Pigmente wie Carotinoide und Chlorophylle. An ihnen laufen die Lichtreaktionen der Photosynthese ab. In den Chloroplasten können die Thylakoide entweder gestapelt, als sogenannte Grana, oder einzeln in den als Stroma bezeichneten Zwischenbereichen vorliegen (Heldt und Piechulla 2015, S. 45–50).

Für die Lichtreaktion nimmt das Pigment Chlorophyll *a* die wichtigste Rolle ein, es ist der zentrale Bestandteil der eigentlichen photochemischen Reaktionszentren. Zusätzlich fungiert es zusammen mit anderen Pigmenten wie Chlorophyll *b*, Carotinen und Xanthophyllen in den Lichtsammelkomplexen (engl. *light harvesting complex*, LHC) als Antenne, um die Energie der Photonen verschiedener Wellenlängen einzufangen und als Excitonen zum eigentlichen Reaktionszentrum, dem Photosystem II (PSII) oder Photosystem I (PSI) zu leiten (Heldt und Piechulla 2015, S. 45–50).

Trifft ein Photon auf ein Pigment, das Licht der entsprechenden Wellenlänge absorbieren kann, wird ein Elektron des Pigments mit der spezifischen Energie des Photons angeregt. Das nun angeregte Pigmentmolekül befindet sich im sogenannten Singulettzustand. Die dafür notwendige spezifische Energie ist von der Struktur des Pigments abhängig, charakteristisch haben Pigmente viele konjugierte Doppelbindungen. In diesem System an konjugierten Doppelbindungen sind die Elektronen delokalisiert. Je mehr Doppelbindungen ein solches Molekül aufweist, desto leichter lässt sich ein delokalisiertes Elektron in ein höheres Orbital anheben, wodurch das Molekül in den Singulettzustand versetzt wird (Heldt und Piechulla 2015, S. 50–57).

Die Rückkehr vom Singulett- in den Grundzustand kann auf verschiedene Weisen geschehen. Die wichtigste, im Sinne der Photosynthese, ist die Nutzung der abgegebenen Energiedifferenz für chemische Arbeit, beziehungsweise die Übertragung der Anregungsenergie als Exciton an ein benachbartes Pigmentmolekül, bis diese über den LHC im photochemischen Reaktionszentrum angekommen ist. Zusätzlich kann die Energie in Form von Licht (Fluoreszenz) oder Wärme abgegeben werden. Geschieht letzteres bei Singulett-Chlorophyll ($^1\text{Chl}^*$) ist es möglich, dass dieses in einen anderen Anregungszustand niedrigeren Energiegehalts, den sogenannten Triplettzustand übergeht (Heldt und Piechulla 2015, S. 50–57).

Triplett-Chlorophyll ($^3\text{Chl}^*$) hat keine direkte Bedeutung für die Photosynthese, kann jedoch Sauerstoff in seinen Singulettzustand anregen. Singulett-Sauerstoff ($^1\text{O}_2^*$) gehört zu einer Gruppe von Molekülen, welche als reaktive Sauerstoffspezies bezeichnet werden. Diese können in höheren Konzentrationen Zellbestandteile durch ihre Reaktivität schädigen (Heldt und Piechulla 2015, S. 50–57; Demmig-Adams 1990; Jahns und Holzwarth 2012).

1.1.3 Photoprotektive Pigmente

Bei hohen Lichtintensitäten sowie zu hohen oder niedrigen Temperaturen besteht bei Pflanzen das generelle Problem, dass die Energie des eingestrahlt Lichts höher sein kann als der Energieäquivalentbedarf des Photosynthesestoffwechsels. Geschieht dies, wird die überschüssige Anregungsenergie in den photochemischen Reaktionszentren nicht in Form von chemischer Arbeit verbraucht und es entsteht vermehrt Singulett-Sauerstoff. Um die davon ausgehende Schädigung des Photosyntheseapparates und anderer Zellkompartimente zu minimieren, besitzen Pflanzen diverse Schutzmechanismen.

Einige der wichtigsten Schutzmechanismen basieren auf sogenannten photoprotektiven Pigmenten. Dazu zählen die nichtphotochemische Löschung (engl. *non-photochemical quenching*, NPQ), bei der überschüssige Anregungsenergie des $^1\text{Chl}^*$ in Form von Wärme abgegeben wird sowie die Deaktivierung von $^3\text{Chl}^*$ und $^1\text{O}_2^*$ durch Carotinoide. Diese haben die Eigenschaft, $^3\text{Chl}^*$ und $^1\text{O}_2^*$ wieder in ihren Grundzustand überführen zu können, wobei ein angeregtes Triplett-Carotinoid entsteht. Dessen Energie reicht nicht für die Bildung von neuem Singulett-Sauerstoff aus und es selbst geht durch Wärmeabgabe wieder in seinen Grundzustand über (Heldt und Piechulla 2015, S. 106–107; Horton und Ruban 2005; Demmig-Adams und Adams 1996b, S. 460; Jahns und Holzwarth 2012).

Zu den photoprotektiven Carotinoiden gehören die Carotine und Xanthophylle, wobei die einzelnen Moleküle jeweils spezifische Funktionen für die Photoprotektion erfüllen (Giossi et

al. 2020). β -Carotin ist vermehrt an die Kernkomplexe der Photosynthese gebunden (Demmig-Adams et al. 1999) und übernimmt im Reaktionszentrum des PSII als Antioxidans die Deaktivierung von $^1\text{O}_2^*$ (Asada 2006). Die Xanthophylle sind primär an die Lichtsammelkomplexe gebunden und sind unter anderem für deren korrekte Faltung erforderlich (Jahns und Holzwarth 2012; Demmig-Adams et al. 1999). Das mengenmäßig am meisten vorkommende Xanthophyll Lutein übernimmt dort die effiziente Deaktivierung von $^3\text{Chl}^*$. Neoxanthin unterstützt diesen Vorgang indirekt, indem es als Barriere zwischen Chlorophyll und Sauerstoff dient. Beide Xanthophylle verfügen zusätzlich noch über antioxidative Fähigkeiten und spielen eine zentrale Rolle bei der ROS-Deaktivierung (Giossi et al. 2020; Jahns und Holzwarth 2012).

Einen essenziellen, im gesamten Pflanzenreich verbreiteten Mechanismus für die NPQ stellt der Xanthophyllzyklus dar (Demmig-Adams und Adams 1996a; Demmig-Adams 1990). Als Xanthophyll-Zyklus bezeichnet man die reversible, bei überschüssigem Licht induzierte und bei geringer Lichtintensität umgekehrte, De-Epoxidation des Xanthophylls Violaxanthin (V) zu Zeaxanthin (Z), über das Zwischenprodukt Antheraxanthin (A) (Abbildung 1) (Yamamoto et al. 1999). Unter physiologischen Bedingungen ist der Schlüsselprozess der NPQ zwingend und stöchiometrisch vom Vorhandensein von Zeaxanthin und Antheraxanthin abhängig (Demmig-Adams und Adams 1996a, S. 22). Als Signal für die vorherrschenden Lichtverhältnisse fungiert der bei Lichteinfall wachsende pH-Gradient der Thylakoidmembran (Gilmore et al. 1998). Der pH-Gradient regelt dabei nicht nur den Umwandlungsgrad der am Zyklus beteiligten Xanthophylle, sondern ebenfalls die eigentliche Teilnahme von Anthera- und Zeaxanthin an der NPQ (Demmig-Adams et al. 1999). Dadurch kann eine schnelle Anpassung der NPQ an sich rasch verändernde Lichtverhältnisse gewährleistet werden. Die Untersuchung photoprotektiver Pigmente könnte zu neuen Ansätzen in der Zucht zur Verbesserung von klima- und stressresilientern Pflanzen führen (Horton und Ruban 2005; Demmig-Adams et al. 1999).

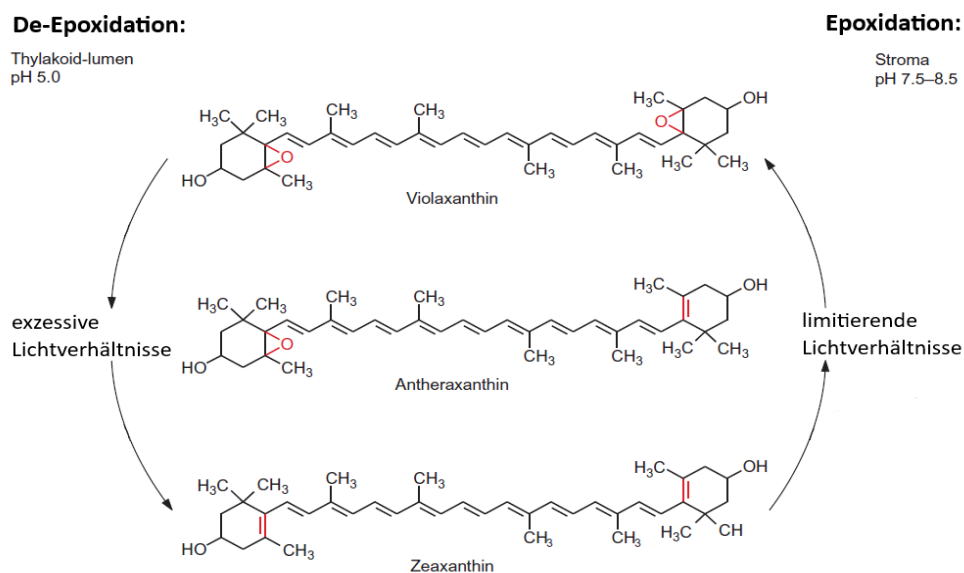


Abbildung 1: Der Xanthophyllzyklus.

Dargestellt ist die De-Epoxidation von Violaxanthin über Antheraxanthin zu Zeaxanthin und die Epoxidierung von Zeaxanthin über Antheraxanthin zu Violaxanthin (Adaptiert nach Heldt und Piechulla 2015).

1.1.4 Blattseneszenz

Seneszenz ist der altersabhängige Verfallsprozess auf der Zell-, Gewebs-, Organ- sowie Organismus-Ebene, welcher letztendlich zum Tod führt. Die Blattseneszenz ist eine Organseneszenz, welche aber oft eng mit dem Tod auf Zell-Ebene oder Organismus-Ebene verbunden ist. Einjährige Pflanzen wie Weizen durchlaufen die Blattseneszenz zusammen mit der Seneszenz auf Organismus-Ebene, wenn sie das Ende ihrer zeitlichen Nische erreichen. Die Blattseneszenz ist kein passiver und unregelmäßiger Degenerationsprozess. Während der Seneszenz durchlaufen die Blattzellen eher geordnete Veränderungen der Zellstruktur, des Stoffwechsels und der Genexpression (Woo et al. 2018; Lim et al. 2007; Lu et al. 2002; Lu et al. 2003).

Die früheste und bedeutendste Veränderung der Zellstruktur ist der Abbau der Chloroplasten, diese enthalten bis zu 70 % des Blattproteins. Metabolisch wird die Kohlenstoffassimilation durch den Katabolismus von Chlorophyll und Makromolekülen wie Proteinen, Membranlipiden und Ribonukleinsäuren ersetzt. Diese erhöhte katabole Aktivität ist verantwortlich für die Umwandlung der in der Wachstumsphase des Blattes angesammelten Zellstoffe in exportierbare Nährstoffe, welche dem sich entwickelnden Samen oder anderen wachsenden Organen zugeführt werden. Daher kann die Blattseneszenz, auch wenn sie auf Blatt-Ebene schädlich ist, zur Fitness der gesamten Pflanze beitragen. (Lim et al. 2007)

In der Landwirtschaft kann die Blattseneszenz den Ertrag durch Limitierung der Wachstums- und Assimilationsphase jedoch auch schmälern. Bei Blattgemüse kann Blattseneszenz durch Vergilbung der Blätter und Verlust von Nährstoffen sogar zu Nachernteverlusten führen. Daher könnte die Untersuchung von Blattseneszenz bei der Entwicklung von Methoden oder Zuchtsschemen zur Verbesserung landwirtschaftlicher Erträge beitragen (Lim et al. 2007; Woo et al. 2018; Lu et al. 2002; Lu et al. 2003).

2 Material und Methoden

2.1 Material

Das verwendete Saatgut der Weizengenotypen wurde von dem International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT, Mexiko) zur Verfügung gestellt und stammt aus dem CIMMYT Best PT Panel. Die für diese Arbeit verwendeten Genotypen wurden ebenfalls von CIMMYT herausgesucht. Zur Vereinfachung wurden in dieser Arbeit lediglich die Parzellennummern als Namen herangezogen, die vollständigen Kreuzungsbezeichnungen sind in Tabelle 1 aufgeführt.

Tabelle 1: Liste der untersuchten Weizenlinien des International Maize and Wheat Improvement Center

Parzellenummer	Kreuzungsbezeichnung
9402	KS940935.7.1.2/2*PASTOR/4/FRAME//MILAN/KAUZ/3/PASTOR/5/D67.2/PARANA 66.270//AE.SQUARROSA (320)/3/CUNNINGHAM/4/VORB
9410	CROC_1/AE.SQUARROSA (333)//2*KUTZ
9412	SOKOLL/WBLL1/5/D67.2/PARANA 66.270//AE.SQUARROSA (320)/3/CUNNINGHAM/4/VORB
9414	SOKOLL/WBLL1/5/D67.2/PARANA 66.270//AE.SQUARROSA (320)/3/CUNNINGHAM/4/VORB
9431	BORLAUG100 F2014
9432	BAJ #1

Die Genotypen unterscheiden sich in mehreren agronomischen Merkmalen, wurden jedoch alle in Bezug auf Hitzetoleranz, Trockentoleranz oder beide Eigenschaften selektiert. Der Genotyp 9402 zeichnet sich durch eine gute Hitzetoleranz, schnelles Erreichen der Erntereife und relativ große Wuchshöhe im Vergleich zu den anderen Genotypen aus, sein Ertrag fällt bei Trockenstress jedoch sehr niedrig aus. Genotyp 9410 erzielt im Vergleich mittlere Erträge bei Trockenstress, jedoch sehr niedrige bei Hitzestress. Ebenfalls weist er die längste Entwicklungszeit auf. 9412 weist auch eine niedrige Hitzetoleranz, dafür aber eine gute Trockentoleranz auf. Die Genotypen 9414 und 9432 können sowohl bei Hitze- als auch Trockenstress mittlere Erträge aufweisen, 9432 benötigt ähnlich wie 9402 relativ wenig Zeit zum Erreichen der Erntereife. Der Genotyp 9431 kann trotz Hitze- und Trockenstress gute Erträge erzielen, er weist die niedrigste Wuchshöhe der sechs Genotypen auf.

Zur Messung der Quantenausbeute sowie zur Bestimmung der Pigmentzusammensetzung wurden die in Tabelle 2 aufgelisteten Geräte genutzt.

Tabelle 2: Liste der verwendeten Geräte

Gerät	Typ	Hersteller	Sitz
Feinwaage	QUINTIX224-1S	Sartorius	Deutschland
Homogenisierer	FastPrep 24	MP Biomedicals	Deutschland
Gas-Austausch-System	GFS-3000	WALZ	Deutschland
Spektralphotometer	Infinite M200 Pro	Tecan	Österreich
Zentrifuge	Biofuge fresco	Heraeus Instruments	Deutschland
SPAD-Meter	502 plus	Konica minolta	Japan
Hochleistungsflüssigkeits- chromatograph		BISCHOFF Analysentechnik und -geräte	Deutschland
Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessgerät	Tinytag TV-4505	Gemini Data Loggers	England

2.2 Methoden

Die Messung der Quantenausbeute sowie die Bestimmung und Quantifizierung der Pigmente basieren auf verschiedenen physikalischen Eigenschaften. Im Folgenden werden die in dieser Arbeit genutzten Messverfahren genauer erläutert. Anschließend wird der Ablauf der Pflanzenanzucht, der Datenerhebung und Pigmentanalyse dargestellt.

2.2.1 Chlorophyll-Fluoreszenz-Messung

Die Chlorophyll-Fluoreszenz-Messung (CFM) ist eine nicht-invasive Messung der Aktivität des PSII. Das PSII reagiert empfindlich gegenüber abiotischen und biotischen Faktoren. Aufgrund dessen ist die CFM nicht nur zu einer Schlüsseltechnik für das Verständnis der Photosynthese-Mechanismen geworden, sondern auch zu einem Indikator, wie Pflanzen auf Umweltveränderungen reagieren. Wie schon in Abschnitt 1.1.2 erwähnt, kann Lichtenergie, welche von einem Chlorophyll-Molekül absorbiert wurde, entweder für die Photosynthese genutzt (Photochemie), als Wärme dissipiert oder in Form von Licht durch Fluoreszenz (Chlorophyll-Fluoreszenz) emittiert werden. Diese drei Prozesse stehen in ständiger Konkurrenz zueinander, weshalb die Auswertung der Chlorophyll-Fluoreszenz Informationen über die Quantenausbeute der Photochemie und die Wärmeabgabe liefern kann (Murchie und Lawson 2013; Sayed 2003; Seaton und Walker 1990).

Durch die CFM können verschiedene Parameter ermittelt und errechnet werden. Im Folgenden werden lediglich die für diese Arbeit relevanten Parameter, wie von Murchie und Lawson 2013 beschrieben, vorgestellt:

F' : der dauerhafte stationäre Chlorophyll-Fluoreszenz-Wert bei normaler Lichteinstrahlung

F_m' : der Wert der maximalen Chlorophyll-Fluoreszenz im lichtangepassten Zustand des PSII, er wird durch die Anwendung eines Sättigungsblitzes unter vorübergehender Schließung aller Reaktionszentren ermittelt

$\Phi_{PSII} = \frac{F_m' - F'}{F_m'}$ PSII-Quantenausbeute: Anteil des absorbierten Lichts, der tatsächlich in der PSII-Photochemie genutzt wird

Bei Raumtemperatur geht die Chlorophyll-Fluoreszenz lediglich von Chlorophyll *a* Molekülen des PSII aus, weswegen auch nur dieses mit der CFM untersucht werden kann (Murchie und Lawson 2013; Sayed 2003; Seaton und Walker 1990).

Trifft Licht auf eine zuvor an Dunkelheit adaptierte Pflanze, kommt es zu einem vorübergehenden Anstieg der Chlorophyll-Fluoreszenz. Die Ursache dafür ist das Elektron, welches nach der photolytischen Wasserspaltung am zentralen Chlorophyll-Molekül des PSII in die Elektronentransportkette eingeschleust wird. Der dafür zuständige Akzeptor kann erst wieder ein Elektron vom angeregten Chlorophyll aufnehmen, sobald er selbst sein Elektron an den nächsten Träger abgegeben hat. Ist dies noch nicht möglich, spricht man von einem geschlossenen Reaktionszentrum, da das PSII keine Photochemie betreiben kann. Das zentrale Chlorophyll-Molekül des geschlossenen Reaktionszentrums gibt seine Energie durch Fluoreszenz ab. Je nach den vorherrschenden Bedingungen wie Lichtintensität oder Temperatur (die sich auf den Stoffwechselzustand auswirken), kann ein größerer oder kleinerer Anteil der Reaktionszentren geschlossen sein. Die Schließung führt unweigerlich zu einem Rückgang der Quanteneffizienz des PSII. Auch bei Pflanzen, die bereits an Licht adaptiert sind, findet immer eine gewisse Rate an Chlorophyll Fluoreszenz statt. Diese wird als dauerhaft stationäre Chlorophyll-Fluoreszenz bezeichnet und kann als F' gemessen werden (Murchie und Lawson 2013; Sayed 2003; Seaton und Walker 1990).

Der anfängliche Anstieg an Fluoreszenz, nachdem eine dunkeladaptierte Pflanze Licht ausgesetzt wird, geht nach einigen Minuten wieder zurück. Dies wird als photochemische Löschung bezeichnet. Grundlage dafür sind Prozesse, die eine erhöhte Verfügbarkeit von Senken für die Elektronen darstellen. So werden die Schlüsselenzyme der Dunkel-Reaktion durch das Licht aktiviert und die Spaltöffnungen werden geöffnet, wodurch die Verfügbarkeit von Kohlenstoffdioxid erhöht wird. Die Photosynthese kommt langsam in Gang und verbraucht die Elektronen, welche zur Schließung der Reaktionszentren geführt haben (Murchie und Lawson 2013; Seaton und Walker 1990; Sayed 2003).

Bei der CFM wird dieses Grundprinzip genutzt, indem ein kurzer, sehr heller, energiereicher Lichtblitz eingesetzt wird, welcher alle PSII-Reaktionszentren für die Dauer seiner Anwendung vorübergehend schließt. Aufgrund dessen ist das Ausmaß der photochemischen Löschung praktisch null und es finden nur nicht-photochemische Prozesse statt. Das Grundprinzip des Sättigungsblitzes besteht darin, dass die Fluoreszenz auf ein Niveau ansteigt, welches demjenigen entspricht, das ohne photochemische Löschung bestehen würde. Dadurch kann F_m' ermittelt werden und die PSII-Quantenausbeute berechnet werden (Murchie und Lawson 2013; Sayed 2003; Seaton und Walker 1990).

2.2.2 Chlorophyllmeter

Eine der häufigsten Messungen, die von Pflanzenwissenschaftlern durchgeführt werden, ist die Bestimmung des Chlorophyll-Gehalts. Solche Messungen werden traditionell durch Extraktion von Blattmaterial und spektrophotometrischen Bestimmungen durchgeführt (siehe Absatz 2.2.3). Da die Bestimmung der Chlorophyll-Konzentration durch Spektrophotometrie jedoch zeitaufwendig und destruktiv ist, bedienen sich heutzutage viele Wissenschaftler dem Chlorophyllmeter SPAD-502 (SPAD) (Uddling et al. 2007; Markwell et al. 1995).

Das SPAD-502 Messgerät nutzt die optischen Eigenschaften von Blättern, um deren Chlorophyll-Gehalt zu bewerten, dabei macht es sich die Reflexion und Absorption von Strahlung durch Chlorophyll zunutze. Es misst die Durchlässigkeit von roter Strahlung mit einer Wellenlänge von 650 Nanometer (nm) und infraroter Strahlung (940 nm) durch ein Blatt. Chlorophyll absorbiert lediglich die Strahlung im roten Wellenlängenbereich, während die Infrarot-Strahlung nicht von Chlorophyll absorbiert wird. Diese Charakteristik wird genutzt, um durch die Messung und Verrechnung der jeweilig transmittierten Strahlung einen relativen SPAD-Messwert zu berechnen (Uddling et al. 2007; Markwell et al. 1995).

Der SPAD-Wert soll Aufschluss über den Chlorophyll-Gehalt des Blattes liefern, ist jedoch nicht mit diesem gleichzusetzen. Ein linearer Zusammenhang zwischen dem SPAD-Wert und der Chlorophyll-Konzentration des Blattes wird diskutiert und ist teilweise von der Pflanzenart abhängig. Während viele Autoren eine lineare Beziehung und starke positive Korrelation zwischen den Beiden festgestellt haben, wurden ebenfalls nichtlineare Beziehungen beschrieben. Dies lässt sich hauptsächlich auf die ungleiche Verteilung von Chlorophyll und die multiple Streuung im lebenden Blatt zurückführen (Uddling et al. 2007; Markwell et al. 1995; Monje und Bugbee 1992).

Die Funktionsweise des SPAD-502 basiert auf dem Lambert-Beer'schen Gesetz. Die Extinktion E_λ (Absorbanz des Materials für Licht der Wellenlänge λ) ist gegeben durch: $E_\lambda = \log_{10} \left(\frac{I_0}{I_1} \right)$. I_0 steht hierbei für die Intensität des einfallenden Lichts und I_1 für die Intensität des transmittierten Lichts. Die Annahme hinter dieser logarithmischen Beziehung ist, dass jede Schicht an Molekülen den gleichen Anteil des verbleibenden Lichtstrahls absorbiert. Das Gesetz geht also von einem idealen optischen System mit einer gleichmäßigen Konzentration von Absorbern, ohne Streuung oder Reflexion des Lichts aus. Da es sich bei einem Blatt jedoch nicht um ein solches ideales optisches System handelt, muss diese Formel angepasst werden (Uddling et al. 2007; Markwell et al. 1995).

Das SPAD nutzt für seine Messung die effiziente Absorption des roten Lichts (650 nm) durch Chlorophyll. Photonen von Licht dieser Wellenlänge werden jedoch auch von anderen Molekülen im Blatt absorbiert. Deshalb muss ein Referenzwert gemessen werden, um den tatsächlich von Chlorophyll absorbierten Strahlungsanteil berechnen zu können. Aufgrund dessen wird zusätzlich die Intensität des transmittierten Lichtes der Wellenlänge 940 nm gemessen. Hier ist die Absorption von Photonen durch Chlorophyll-Moleküle insignifikant und der Anteil an anderen absorbierenden Molekülen kann bestimmt werden (Uddling et al. 2007; Markwell et al. 1995).

Ein auf ein Blatt auftreffendes Photon wird reflektiert, absorbiert oder transmittiert. Das SPAD berechnet sowohl den Reflexionsgrad (I_R) als auch den Absorptionsgrad I_A mit ein, zusammen mit dem Proportionalitätskoeffizient k ergibt sich die Formel:

$$SPAD - Wert = k * \log_{10} \frac{I_{0(650)}[I_{0(940)} - (I_A + I_R)_{940}]}{I_{0(940)}[I_{0(650)} - (I_A + I_R)_{650}]} \quad (\text{Uddling et al. 2007; Markwell et al. 1995}).$$

2.2.3 Spektrophotometrie

Die Funktion eines Spektralphotometers basiert ebenfalls auf dem Lambert-Beer'schen Gesetz. Mithilfe einer oder mehreren zuvor festgelegten Wellenlängen kann man die Absorption einer Probe bei der jeweiligen Wellenlänge messen (Price und Dwek 1979). Je nach untersuchtem Molekül und genutzter Wellenlänge lassen sich mithilfe von spezifischen Absorptions-Koeffizienten Rückschlüsse auf die Molekül-Konzentration in der untersuchten Lösung ziehen. Es ist möglich die Chlorophyll *a*-, Chlorophyll *b*- sowie die Gesamt-Carotinoid-Konzentration eines Blattes in einem Extrakt mit 100 %-igem Aceton zu bestimmen. Die zur Berechnung der Konzentrationen nötigen Formeln und Absorptions-Koeffizienten wurden von Lichtenthaler und Wellburn 1983 beschrieben, die Absorption A_λ wird bei der Wellenlänge λ gemessen:

$$\begin{aligned} C_a &= 11,75A_{662} - 2,35A_{645} \\ C_b &= 18,61A_{645} - 5,03A_{662} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 2,27C_a - 81,4C_b}{227} \end{aligned}$$

C_a steht für die Chlorophyll *a*-Konzentration, C_b für die Chlorophyll *b*-Konzentration und C_{x+c} für die Gesamt-Carotinoid-Konzentration in $\frac{\mu\text{g}}{\text{ml Pflanzensextrakt}}$ (Lichtenthaler und Wellburn 1983; Gey 2021).

2.2.4 Hochleistungs-Flüssigkeitschromatographie

Mithilfe der Hochleistungs-Flüssigkeitschromatographie (engl. *high performance liquid chromatography*, HPLC) können Molekülgemische schnell in ihre einzelnen Moleküle aufgetrennt und quantifiziert werden. Die Funktionsweise der HPLC basiert auf zwei Phasen. Die mobile Phase besteht aus dem zu trennenden Gemisch und einem Lösungsmittel. Sie wird mit hohem Druck in ein Rohr, die sogenannte Säule gepumpt und dort aufgetrennt. Die Säule ist mit der stationären Phase, meist bestehend aus einem Silicagel oder Polymeren, befüllt und im Gegensatz zur mobilen Phase nicht beweglich (stationär). An die Oberfläche der stationären Phase sind verschiedene funktionelle Gruppen gebunden. Diese treten aufgrund ihrer chemischen und physikalischen Eigenschaften in Wechselwirkungen, wie zum Beispiel Adsorption durch Van der Waals-Kräfte oder Ionenaustausch, mit der mobilen Phase. Aufgrund dieser Wechselwirkungen wandern die individuellen Bestandteile der aufzutrennenden mobilen Phase mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten durch die stationäre Phase. Nach dieser Auftrennung können die einzelnen aufgetrennten Bestandteile der mobilen Phase in verschiedenen Detektoren registriert werden. Das Ergebnis ist ein Chromatogramm mit sogenannten Peaks. Mithilfe von Molekül-Standards, die eine bekannte Konzentration aufweisen, können anschließend die registrierten Molekülpeaks identifiziert und quantifiziert werden (Gey 2021).

2.2.5 Pflanzenanzucht

Für das Experiment wurden 80 Samen von jedem der sechs Genotypen, auf einem befeuchteten Papiertuch in einer Kunststoffbox ausgelegt und mit deionisiertem Wasser, in zwei Klimakammern im Gewächshaus, vorgezogen. Nach der Wurzelbildung wurden die Keimlinge am 31.03.2022 in 1,5 l Töpfe umgesetzt und in die Klimakammern gestellt. Die Töpfe waren mit einem volumetrischem 1:1 Verhältnis von Tonerde und verkaufüblichem gut durchmischem Kompost gefüllt. Insgesamt wurden 432 Keimlinge in 144 Töpfen verteilt, 24 für jeden Genotyp und drei Keimlinge pro Topf. Alle Töpfe wurden bis zur Datenerhebung vollbewässert und mehrmals randomisiert. Da sich die Keimlinge des Genotyps 9431 schlecht entwickelten und in mehreren Töpfen keinerlei Pflanzen wuchsen, wurden alle Pflanzen des Genotyps entfernt und nicht für die Experimente herangezogen.

Zwölf Tage nach der Umsetzung wurden Tinytag TV-4505 (Gemini Data Loggers, England) und die Beleuchtung (Natriumdampf lampen) für die Pflanzen installiert. Die Lichtintensität betrug $400 - 500 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Aufgrund eines technischen Fehlers waren die Keimlinge drei volle Tage dauerbeleuchtet. Nach dem Beheben der Störung betrug die Lichtperiode 14 Stunden pro Tag. Um das Austrocknen des Pflanzsubstrates zu verzögern, wurde jeder Topf zusätzlich mit Kies bedeckt. Aufgrund stark schwankender und hoher Temperaturen in den Klimakammern, wurden die Pflanzen am 30-igsten Tag nach der Umsetzung aus diesen herausgeholt und bis zur Datenerhebung der natürlichen Photoperiode ausgesetzt. Am Tag 36 nach der Umsetzung wurden die Pflanzen zusätzlich zur normalen Bewässerung mit einer 50 ml Yoshida-Lösung gedüngt.

In dem Zeitraum, in welchem die Pflanzen in den Klimakammern waren, betrug die durchschnittliche Temperatur $33,19 \text{ }^{\circ}\text{C}$ mit einem Höchstwert von $47,65 \text{ }^{\circ}\text{C}$ und einem Tiefstwert von $14,71 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Die durchschnittliche relative Luftfeuchte lag bei $48,96 \%$ und schwankte insgesamt zwischen Werten von $82,7 \%$ bis $13,3 \%$.

2.2.6 Datenerhebungen

Die Pflanzen wurden am 40-igsten und 41-igsten Tag nach der Umsetzung beprobt, um zu untersuchen, ob es einen Unterschied zwischen den Genotypen in der PSII-Quantenausbeute sowie der Pigmentzusammensetzung gibt. Die PSII-Quantenausbeute wurde mit dem Gas-Austausch-System WALZ GFS 3000 durch eine Chlorophyll-Fluoreszenz-Messung ermittelt. Die Messung wurde jeweils mit einer Lichtintensität von $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ an den Fahnenblättern sowie an den ältesten noch nicht seneszenten Blättern (engl. *oldest non-senescent leaves*, ONSLs) jeder Pflanze durchgeführt. ONSLs wurden optisch bestimmt. Es wurden die Blätter herangezogen, welche die niedrigste Blattposition aufwiesen, bei denen aber noch keine Aufhellung durch Chlorophyllabbau zu erkennen war. Zusätzlich wurden an jedem beprobten Blatt drei SPAD-Messungen vorgenommen. Nach den nicht destruktiven Methoden wurden die entsprechenden Blätter abgeschnitten und sofort in flüssigem Stickstoff eingefroren. Bis zur weiteren Analyse wurden die Proben bei einer Temperatur von $-80 \text{ }^{\circ}\text{C}$ gelagert.

2.2.7 Pigmentanalyse

Die Pigmentanalyse wurde mit Spektralphotometrie und Hochleistungsflüssigkeitschromatographie durchgeführt. Jedes Blatt wurde zunächst gewogen und dann in 2 ml Mikroröhrchen (Sarstedt, Deutschland) gegeben. Diese waren mit 500 µl gefiltertem Aceton sowie vier bis fünf Keramikkügelchen gefüllt. Die Blätter in den Mikroröhrchen wurden dann in der FastPrep 24 (MP Bio, Deutschland) homogenisiert und anschließend in der Biofuge fresco (Heraeus Instruments) bei 13000 Umdrehungen pro Minute und 3 °C für 5 Minuten zentrifugiert, um den Extrakt vom Rückstand zu trennen. Die Probe wurde anschließend mit 0,45 µm Rotilabo Mini-Tip Spritzenvorsatzfiltern (Carl Roth GmbH + Co. KG, Deutschland) filtriert. Dieser Vorgang wurde so lange wiederholt, bis im Rückstand keine Blattpigmente mehr sichtbar waren. Um die unterschiedlichen Mengen an Aceton auszugleichen, wurde die Probe über Nacht zur Verdunstung unter einen Abzug gestellt. Die zurückbleibenden Blattpigmente wurden dann in 200 µl Aceton resuspendiert und bis zur Analyse mit dem Spektralphotometer oder der HPLC bei -18 °C gelagert.

Die spektralphotometrische Analyse wurde mit dem Infinite M200 Pro (Tecan, Österreich) durchgeführt. 10 µl der Resuspension wurden mit 190 µl 100 %-igem Aceton verdünnt und die Absorption bestimmt. Die entsprechenden Wellenlängen für die Absorptionsanalyse von Chlorophyll *a* (662 nm), Chlorophyll *b* (645 nm) und den wichtigsten Carotinoiden (470 nm) in 100 %-igem Aceton sowie die Umrechnungsformeln, wurde Lichtenthaler und Wellburn 1983 entnommen. Aufgrund einer falsch eingegebenen Wellenlänge für Chlorophyll *b* wurde die Messung für alle Proben wiederholt, die Absorption für Chlorophyll *a* und die Carotinoide wurden über beide Messungen gemittelt.

Die HPLC-Analyse wurde mit der HPLC (BISCHOFF Analyse und Gerätetechnik GmbH, Deutschland) durchgeführt. 20 µl der vorbereiteten Probe wurden in die Säule eingespritzt und bei ca. 14 Megapascal für 20 Minuten analysiert. Zur Bestimmung der absoluten Menge der Pigmente in der jeweiligen Probe wurden Kalibrationskurven für jedes Pigment verwendet. Dazu wurden Standards des jeweiligen Pigments mit einer bekannten Konzentration ebenfalls in der HPLC analysiert und anschließend zur Berechnung der Regression für die Kalibrationskurven verwendet.

2.2.8 Statistik

Alle Daten wurden zunächst in Microsoft Excel (Version 2206) sortiert und aufbereitet. Für die statistische Auswertung aller Daten und Erstellung der Abbildungen wurde R-Studio (R Version 4.1.0, R Core Team (2021)) genutzt. Die Voraussetzungen der Normalverteilung der Residuen und Varianzhomogenität wurden wie von Kozak und Piepho 2018 beschrieben, durch visuelle Interpretation der diagnostischen Residuen- und Quantil-Quantil-Plots überprüft. Um mögliche signifikante Unterschiede zwischen den Genotypen oder den Blattpositionen festzustellen, wurde die one way ANOVA, mit einem Signifikanzniveau von $p \leq 0,05$, genutzt. Als Post-hoc-Test wurde der Tukey-HSD herangezogen. Interaktionen zwischen den gemessenen Parametern wurden, nach Prüfung der Voraussetzungen, mithilfe der Korrelation nach Pearson (Signifikanzniveau = $p \leq 0,05$) ermittelt. Die im Folgenden angegebenen Werte wurden auf höchstens drei Nachkommastellen gerundet.

3 Ergebnisse

Im Folgenden werden die in dieser Arbeit ermittelten Ergebnisse vorgestellt.

3.1 PSII-Quantenausbeute

Durch die CFM konnte die PSII-Quantenausbeute bestimmt werden. Die Messwerte der Fahnenblätter befanden sich in einem Bereich zwischen 0,667 und 0,24. Im Durchschnitt lag der Wert für die PSII-Quantenausbeute bei 0,403. Wie in Abbildung 2 A zu sehen ist, konnte nachgewiesen werden, dass die Fahnenblätter von 9402 eine signifikant höhere PSII-Quantenausbeute im Vergleich zu den Fahnenblättern von 9432 aufwiesen. Ansonsten unterschieden sich die Genotypen nicht signifikant voneinander. Bei den ONSLs wurde mit 0,556 der höchste Wert und mit 0,175 der niedrigste Wert beobachtet. Die durchschnittliche Quantenausbeute der ONSLs lag bei einem Wert von 0,304. Die Quantenausbeute für die ONSLs der Genotypen 9402 und 9414 war signifikant höher als die des Genotyps 9410. Es konnten keine signifikanten Unterschiede von 9412 und 9432 zu den anderen Genotypen nachgewiesen werden (Abbildung 2 B). Die PSII-Quantenausbeute der Fahnenblätter war für jeden Genotyp signifikant unterschiedlich zur PSII-Quantenausbeute der jeweiligen ONSLs.

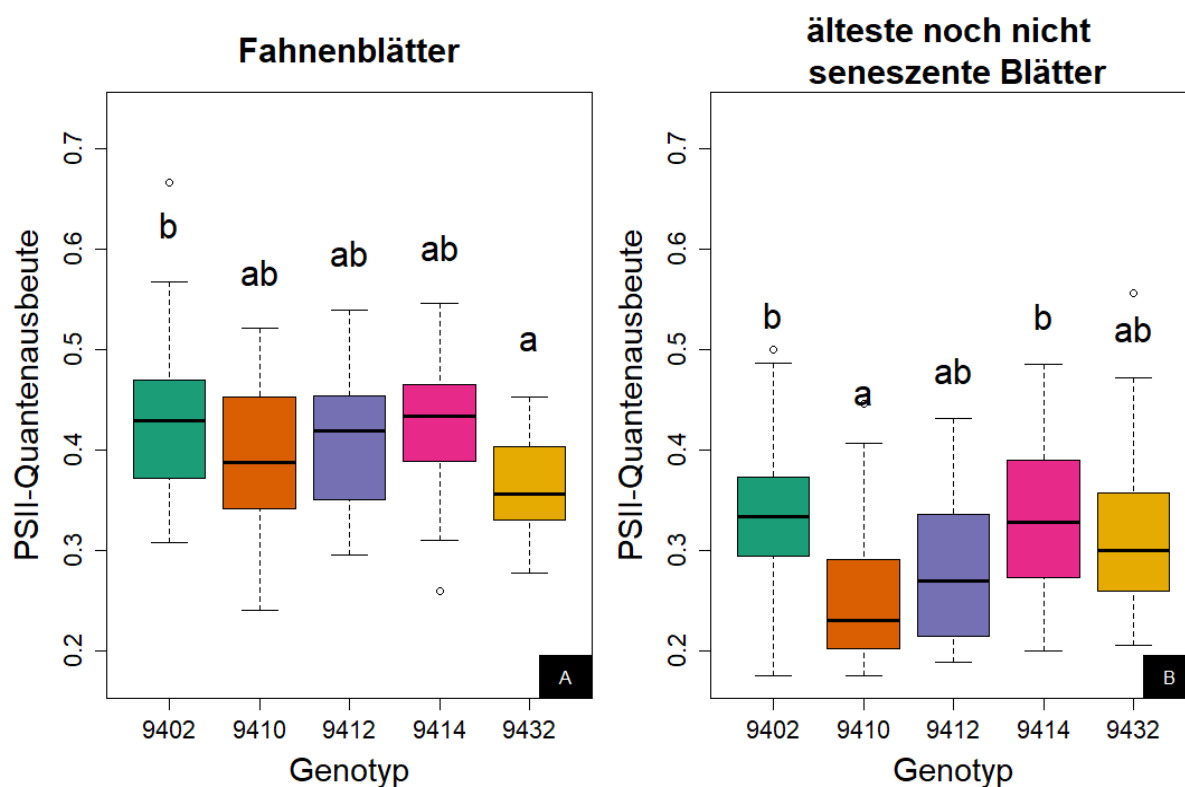


Abbildung 2: PSII-Quantenausbeute der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) unterschiedlicher Weizengentypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch \circ gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 120; one-way ANOVA)

3.2 SPAD-Werte

Die gemittelten SPAD-Werte der Fahnenblätter befanden sich in einem Bereich zwischen 27,93 für den Genotyp 9402 und 68,57 für den Genotyp 9414. Im Durchschnitt lag der gemittelte SPAD-Wert der Fahnenblätter bei 52,02. Für die Fahnenblätter des Genotyps 9402 wurden signifikant niedrigere gemittelte SPAD-Werte als für die Genotypen 9412, 9414 und 9432 beobachtet. 9412 und 9414 hoben sich, wie in Abbildung 3 A zu erkennen, im Gegensatz zu 9432 auch signifikant von dem Genotyp 9410 ab, wobei kein signifikanter Unterschied zum Genotyp 9402 festgestellt werden konnte.

Der niedrigste gemittelte SPAD-Wert für die ONSLs wies der Genotyp 9402 mit 19,8 auf, den mit 64,27 höchsten Wert der Genotyp 9414. Über die Genotypen hinweg wurde ein durchschnittlicher gemittelter SPAD-Wert von 38,6 für die ONSLs beobachtet. Der Genotyp 9414 hob sich signifikant von den Genotypen 9410 und 9432 ab, ansonsten konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den Genotypen festgestellt werden. Dies ist in Abbildung 3 B abgebildet. Die SPAD-Werte der Fahnenblätter unterscheiden sich für jeden Genotyp signifikant von den SPAD-Werten der entsprechenden ONSLs.

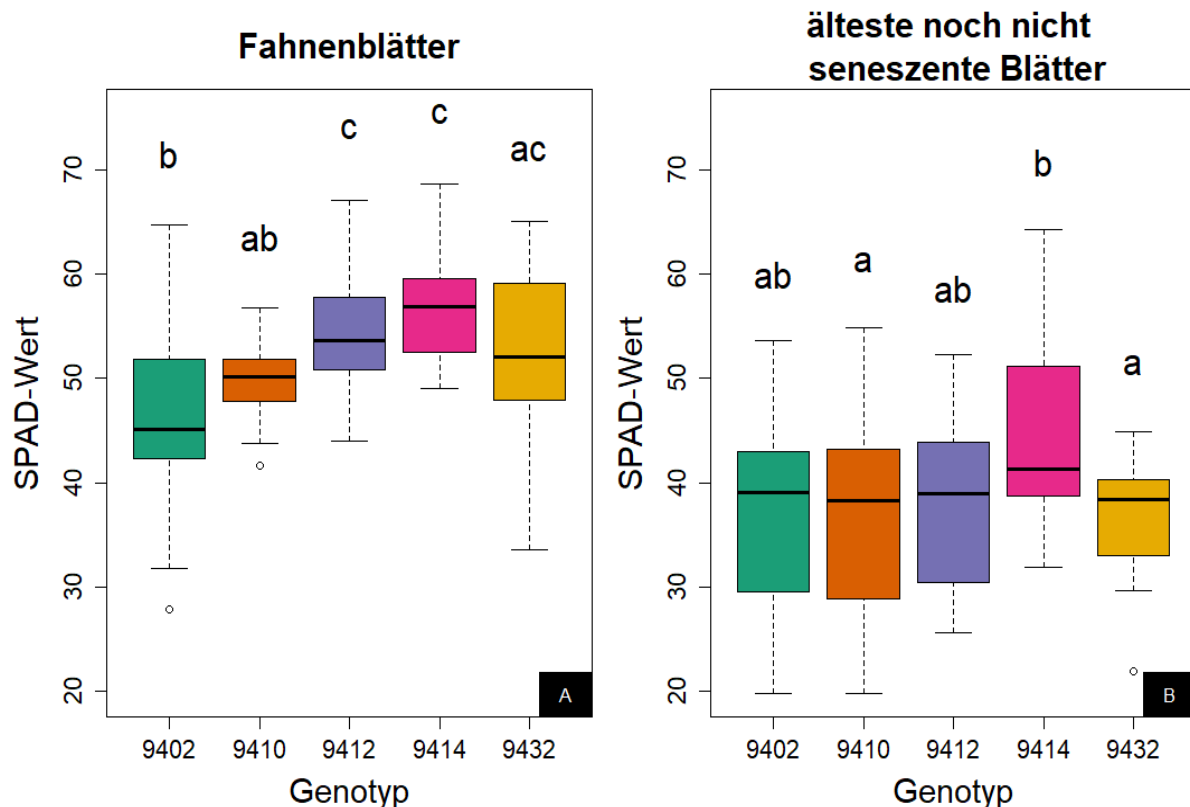


Abbildung 3: Gemittelte SPAD-Werte der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) unterschiedlicher Weizengenotypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch ° gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 120; one-way ANOVA)

3.3 Pigmentanalyse

Durch die Spektralphotometrie konnten Chlorophyll *a* und Chlorophyll *b* in den Blattproben nachgewiesen und quantifiziert werden. Die HPLC detektierte das Carotin β -Carotin sowie die Xanthophylle Lutein, Neo-, Viola- und Antheraxanthin in allen Proben. Zeaxanthin konnte lediglich in einer einzigen ONSLs-Probe des Genotyps 9410 mit einer Konzentration von 0,116 $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) nachgewiesen werden. Aufgrund dessen ist es in den folgenden Grafiken und Ergebnissen nicht mit aufgeführt. Ebenfalls wurde der Umwandlungszustand des Xanthophyllzyklus nicht durch $(Z+A) / (Z+A+V)$, sondern durch $A / (A+V)$ berechnet. In Abbildung 4 ist die durchschnittliche Pigment-Konzentration der durch die eingesetzten Methoden nachgewiesenen Pigmente für die Fahnenblätter und ONSLs jeden Genotyps abgebildet.

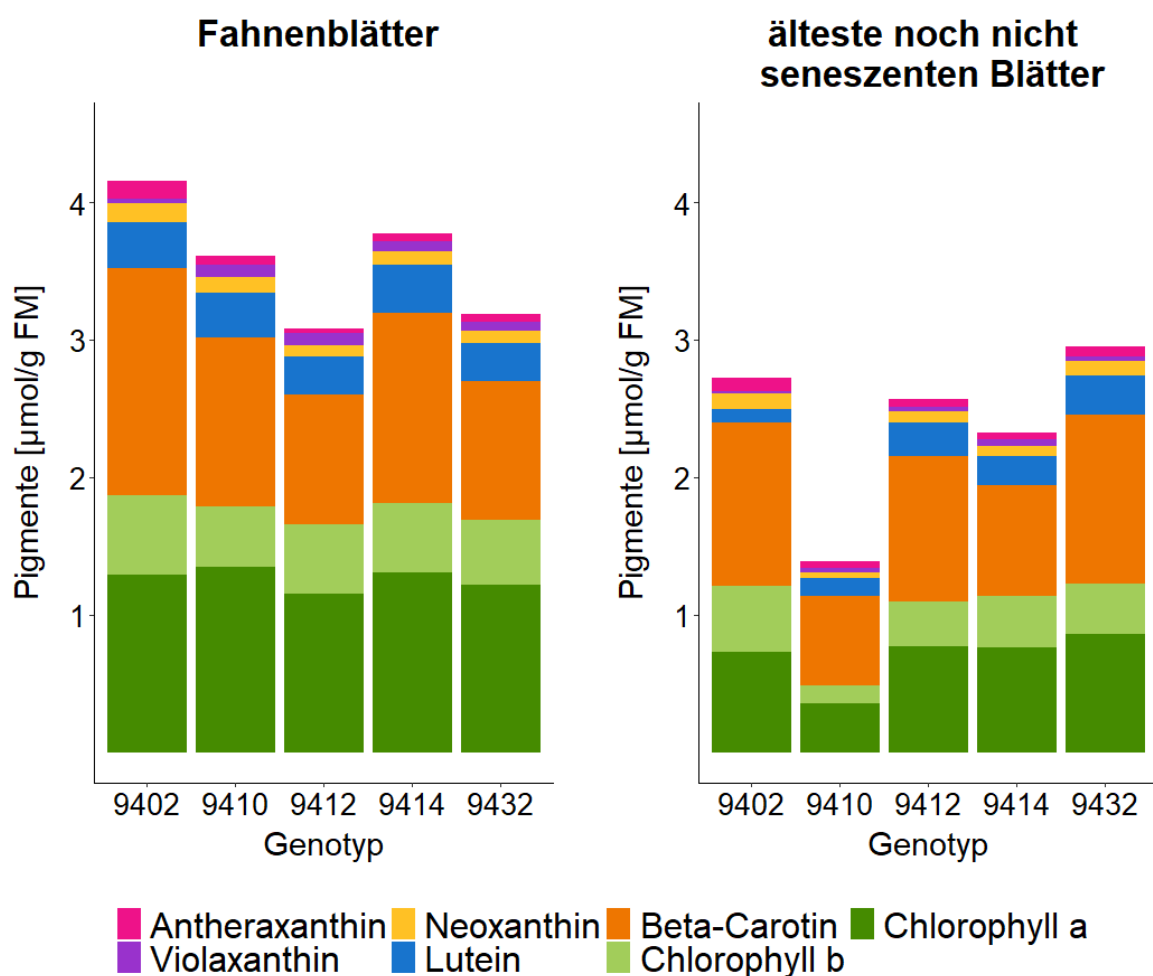


Abbildung 4: Durchschnittliche Pigment-Konzentration in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (links) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (rechts) von unterschiedlichen Weizengenotypen

Die Balken sind in die durchschnittlichen Konzentrationen der Pigmente aufgeteilt, welche durch Spektralphotometrie und HPLC nachgewiesen werden konnten (Stichprobengröße = 3 pro Genotyp und Blattposition).

3.3.1 Chlorophyll *a*

Chlorophyll *a* war mit 1,804 $\mu\text{mol/g}$ FM in einem Fahnenblatt des Genotyps 9410 am höchsten konzentriert, eine Probe von 9412 mit 0,455 $\mu\text{mol/g}$ FM hatte die geringste Chlorophyll *a* Konzentration der Fahnenblätter. Im Mittel über die unterschiedlichen Genotypen lag die Konzentration von Chlorophyll *a* in den Fahnenblättern bei 1,255 $\mu\text{mol/g}$ FM, es konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den Genotypen festgestellt werden.

In den ONSLs lag die Chlorophyll *a* Konzentration zwischen dem Höchstwert 1,134 $\mu\text{mol/g}$ FM und 0,277 $\mu\text{mol/g}$ FM, wobei kein signifikanter Unterschied zwischen den Genotypen beobachtet wurde. In Abbildung 5 sind die Konzentrationen für die Fahnenblätter (A) und die ONSLs (B) abgebildet.

Die Chlorophyll *a* Konzentration der Fahnenblätter unterschied sich lediglich für den Genotyp 9410 signifikant von der Konzentration in den ONSLs.

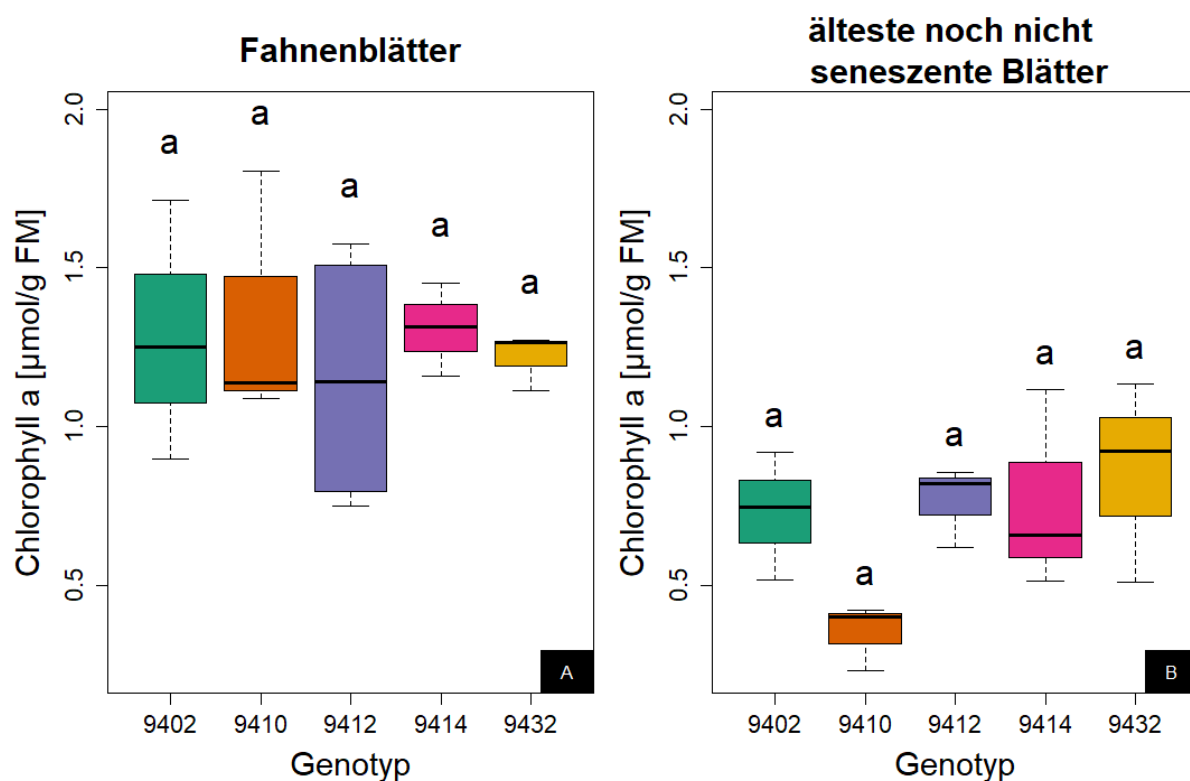


Abbildung 5: Chlorophyll *a*-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch $^{\circ}$ gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

3.3.2 Chlorophyll *b*

Die höchste Chlorophyll *b* Fahnblatt-Konzentration wies eine 9402-Probe mit 0,674 $\mu\text{mol/g}$ FM auf, die niedrigste eine 9410-Probe mit 0,285 $\mu\text{mol/g}$ FM, im Mittel lässt sich eine Konzentration von 0,502 $\mu\text{mol/g}$ FM beobachten.

Der Durchschnitt der Chlorophyll *b* Konzentration der ONSLs beträgt 0,337 $\mu\text{mol/g}$ FM, mit einem Höchstwert von 0,735 $\mu\text{mol/g}$ FM und einem Tiefstwert von 0,121 $\mu\text{mol/g}$ FM.

Weder die Fahnblätter noch die ONSLs wiesen einen signifikanten Unterschied zwischen den Genotypen auf. In Abbildung 6 sind die Konzentrationen für die Fahnblätter (A) und die ONSLs (B) abgebildet.

Die Chlorophyll *b*-Konzentration der Fahnblätter unterschied sich ebenfalls lediglich für den Genotypen 9410 signifikant von der Konzentration in den ONSLs.

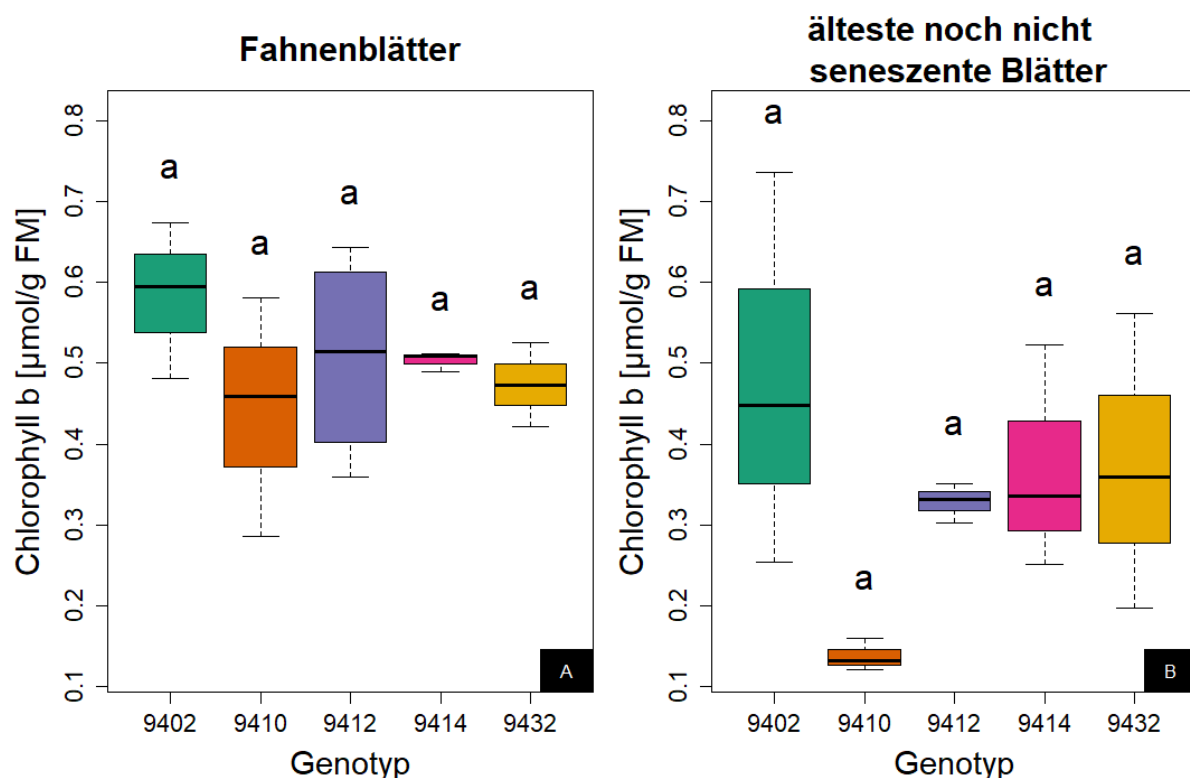


Abbildung 6: Chlorophyll *b*-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengentypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch \circ gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

3.3.3 β -Carotin

Die Konzentration von β -Carotin erreichte in den Proben der Fahnenblätter ein Maximum von 1,832 $\mu\text{mol/g FM}$ und ein Minimum von 0,34 $\mu\text{mol/g FM}$. Der Durchschnitt liegt bei 1,224 $\mu\text{mol/g FM}$. Es lagen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Genotypen vor.

Für die ONSLs wurde der höchste Gehalt an β -Carotin in einer Probe des Genotypen 9432 mit einer Konzentration von 1,727 $\mu\text{mol/g FM}$ beobachtet, den niedrigsten Gehalt wies eine Probe des Genotypen 9410 mit 0,268 $\mu\text{mol/g FM}$ auf. Für β -Carotin in den ONSLs wurde eine Durchschnittskonzentration von 0,987 $\mu\text{mol/g FM}$ ermittelt, es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Genotypen. In Abbildung 7 sind die Konzentrationen für die Fahnenblätter (A) und die ONSLs (B) abgebildet.

Der Genotyp 9402 wies als einziger einen signifikanten Unterschied zwischen der β -Carotin-Konzentration in seinen Fahnenblättern und der β -Carotin-Konzentration in seinen ONSLs auf.

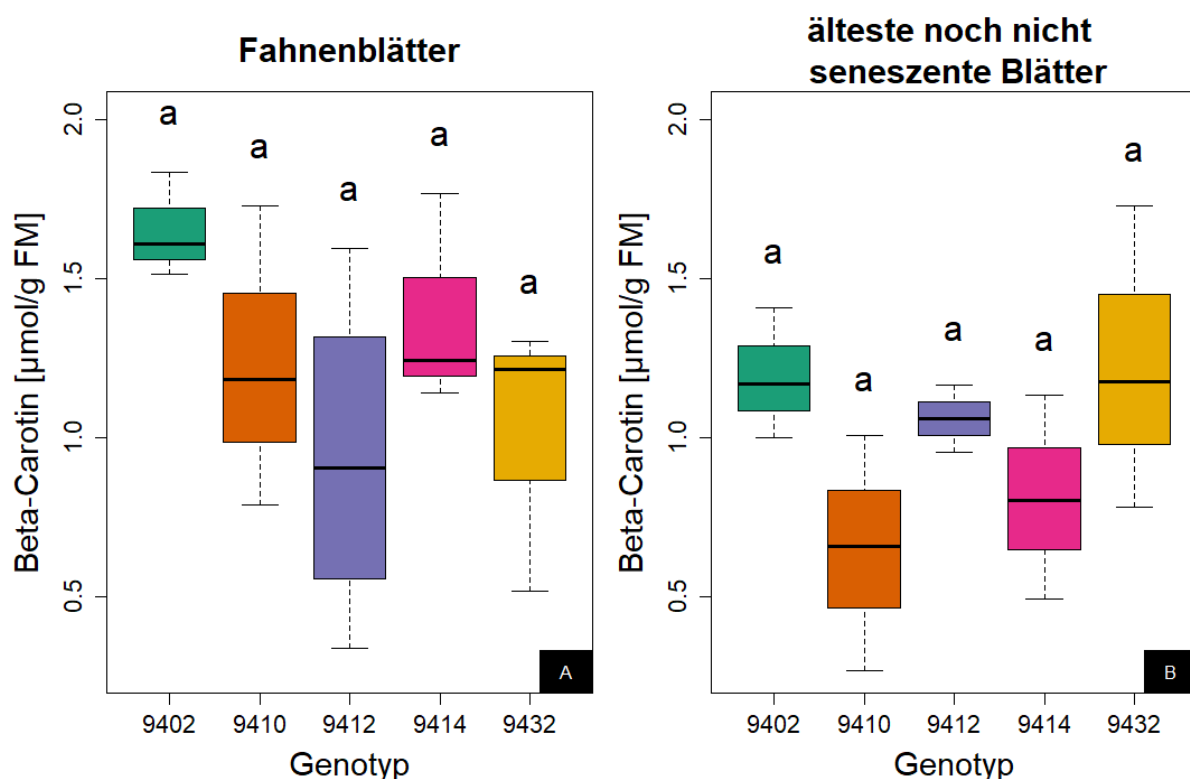


Abbildung 7: Beta-Carotin-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch 'a' gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

3.3.4 Lutein

Die Lutein-Konzentration der Fahnenblätter lagen im Bereich zwischen 0,436 $\mu\text{mol/g FM}$ und 0,147 $\mu\text{mol/g FM}$, beide wurden bei Proben vom Genotyp 9402 gemessen, der Durchschnitt lag bei 0,308 $\mu\text{mol/g FM}$. Bei den ONSLs reichte die Konzentration von 0,033 $\mu\text{mol/g FM}$ bis zu 0,365 $\mu\text{mol/g FM}$, hier ergab sich ein Durchschnitt von 0,193 $\mu\text{mol/g FM}$. Weder bei den Fahnenblättern noch bei den ONSLs konnte ein signifikanter Unterschied zwischen den Genotypen festgestellt werden. In Abbildung 8 sind die Konzentrationen für die Fahnenblätter (A) und die ONSLs (B) abgebildet. Lediglich der Genotyp 9410 wies einen signifikanten Unterschied in der Lutein-Konzentration zwischen den unterschiedlichen Blattpositionen auf.

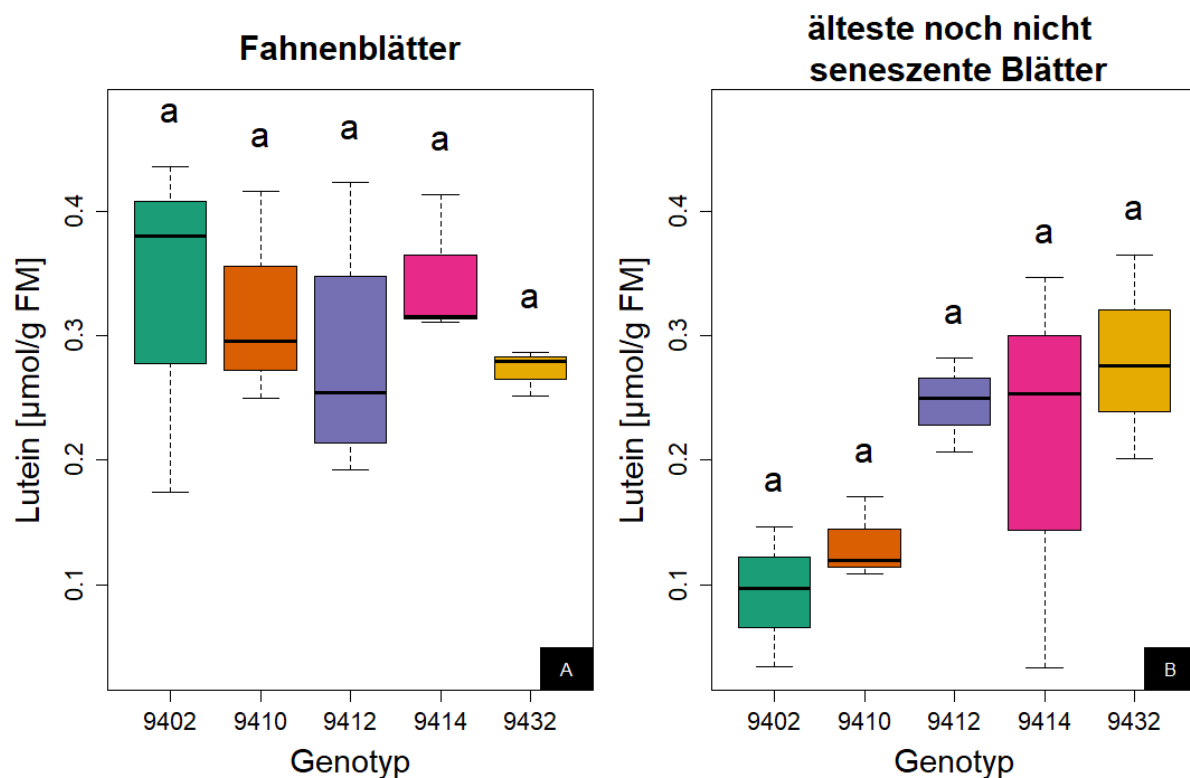


Abbildung 8: Lutein-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizen-Genotypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch \circ gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

3.3.5 Neoxanthin

Neoxanthin-Konzentrationen der Fahnenblätter lagen zwischen 0,146 $\mu\text{mol/g FM}$ und 0,06 $\mu\text{mol/g FM}$, mit einem Durchschnitt von 0,104 $\mu\text{mol/g FM}$. Wie in Abbildung 9 A dargestellt, wurde eine signifikant höhere Neoxanthin-Konzentration für den Genotypen 9402 im Vergleich zum Genotyp 9412 beobachtet. Der höchste Neoxanthin-Gehalt wurde in einer Probe des Genotyps 9432 mit 0,15 $\mu\text{mol/g FM}$ gemessen, der niedrigste mit 0,029 $\mu\text{mol/g FM}$ in einer Probe des Genotyps 9410. Es wurden keine signifikanten Unterschiede in der Neoxanthin-Konzentration der ONSLs beobachtet. In Abbildung 9 sind die Konzentrationen für die Fahnenblätter (A) und die ONSLs (B) abgebildet. Der Genotyp 9410 wies als einziger einen signifikanten Unterschied im Neoxanthin-Gehalt der Fahnenblätter zu den ONSLs auf.

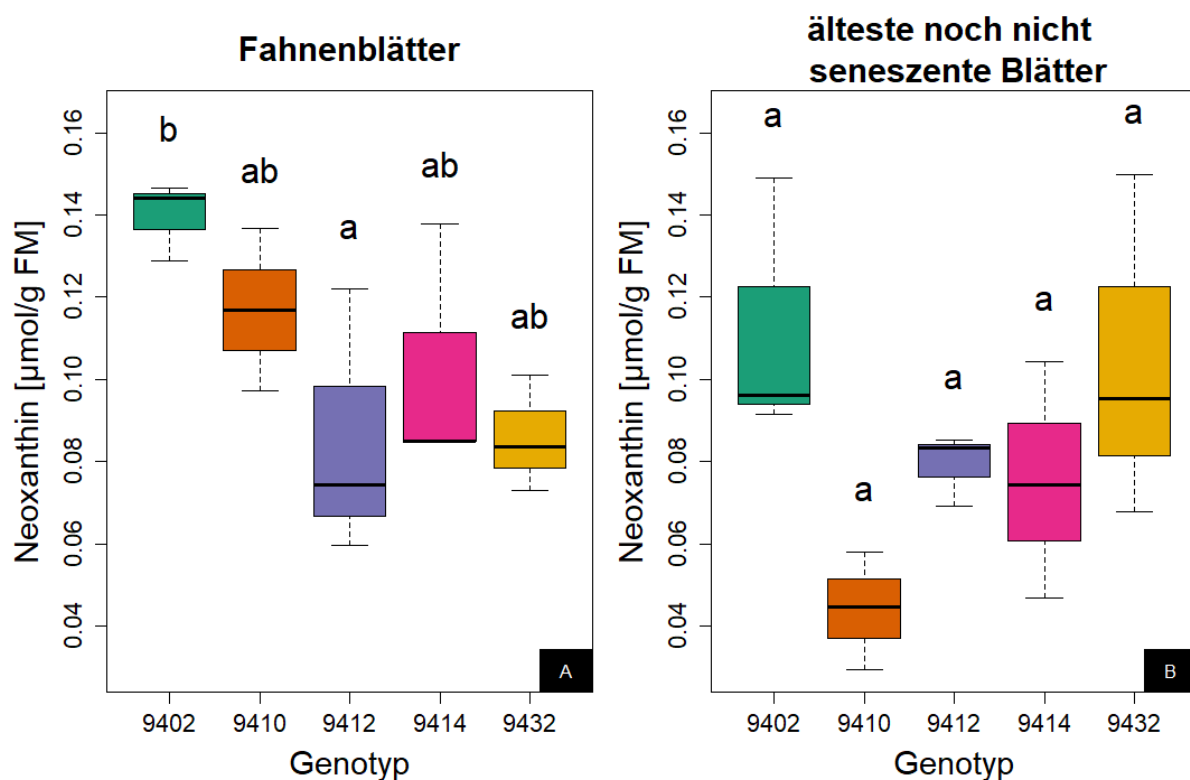


Abbildung 9: Neoxanthin-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizen-Genotypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch \circ gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

3.3.6 Violaxanthin

Violaxanthin war in den Fahnenblättern in einer Probe des Genotyps 9412 mit 0,129 $\mu\text{mol/g}$ FM am höchsten konzentriert, wohingegen eine Probe des Genotyps 9402 mit 0,029 $\mu\text{mol/g}$ FM am niedrigsten konzentriert war. Durchschnittlich lag die Konzentration in den Fahnenblättern bei 0,073 $\mu\text{mol/g}$ FM und bei den ONSLs bei 0,033 $\mu\text{mol/g}$ FM. Für die ONSLs wurden Violaxanthin-Konzentrationen von 0,019 $\mu\text{mol/g}$ FM bis 0,078 $\mu\text{mol/g}$ FM beobachtet. Es konnten sowohl für die Fahnenblätter als auch für die ONSLs keine signifikanten Unterschiede zwischen den Genotypen festgestellt werden. In Abbildung 10 sind die Konzentrationen für die Fahnenblätter (A) und die ONSLs (B) abgebildet. Der einzige Genotyp, welcher signifikante Unterschiede in der Violaxanthin-Konzentration in Bezug auf die Blattposition aufweisen konnte, war 9410.

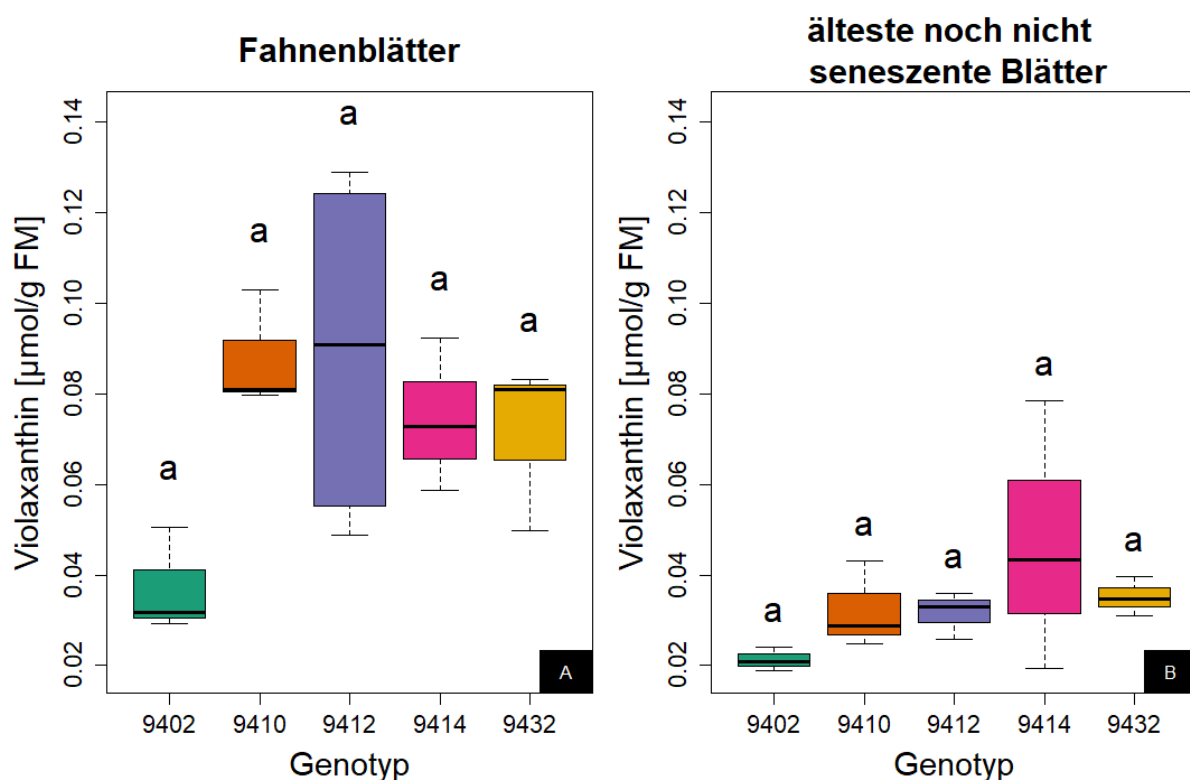


Abbildung 10: Violaxanthin-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch $^{\circ}$ gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

3.3.7 Antheraxanthin

Die höchste gemessene Antheraxanthin-Konzentration in den Fahnenblättern lag bei 0,147 $\mu\text{mol/g}$ FM, die niedrigste bei 0,025 $\mu\text{mol/g}$ FM, durchschnittlich betrug sie 0,065 $\mu\text{mol/g}$ FM. Wie in Abbildung 11 A abgebildet, wies der Genotyp 9402 eine signifikant höhere Antheraxanthin-Konzentration in den Fahnenblättern auf als die anderen Genotypen. Für die ONSLs lagen die Konzentrationen zwischen 0,135 $\mu\text{mol/g}$ FM und 0,022 $\mu\text{mol/g}$ FM, mit einem Durchschnitt von 0,064 $\mu\text{mol/g}$ FM. Für die ONSLs konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den Genotypen beobachtet werden (Abbildung 11 B). Die Antheraxanthin-Konzentrationen der Fahnenblätter und ONSLs unterschieden sich für keinen Genotyp signifikant voneinander.

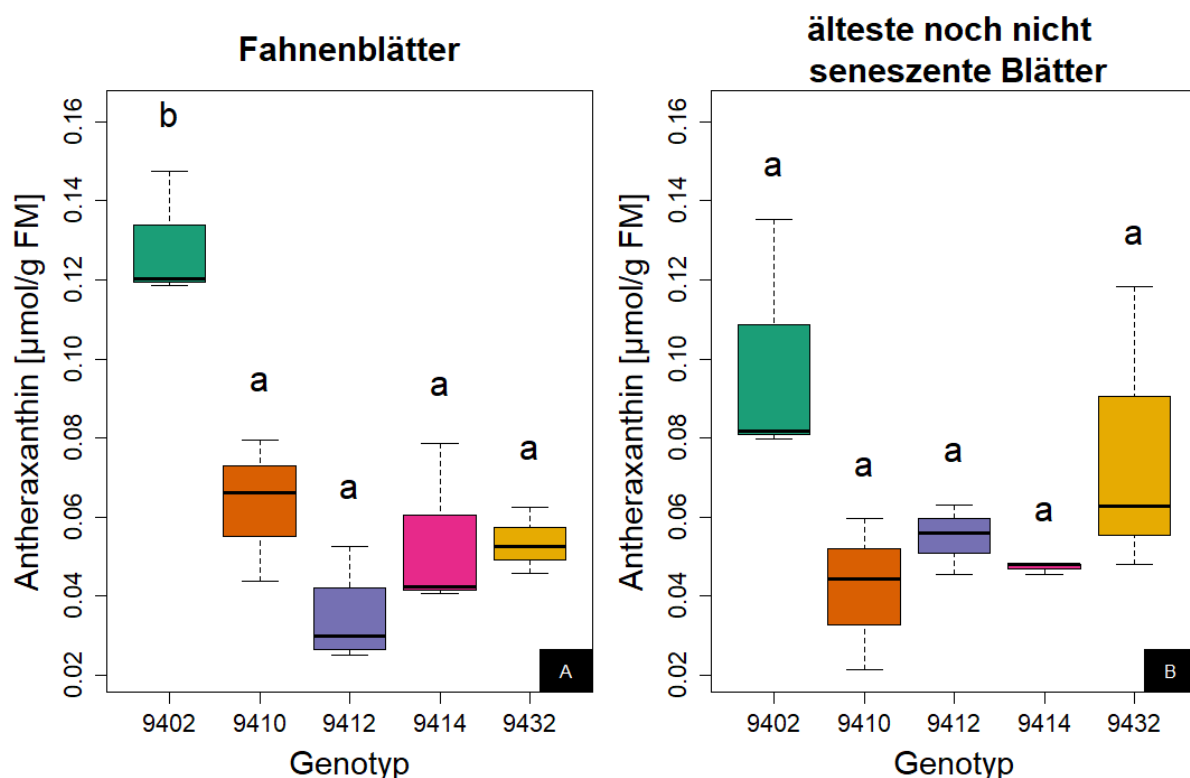


Abbildung 11: Antheraxanthin-Konzentrationen in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengentypen

Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch \circ gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

3.4 Einfluss der Blattposition auf den Pigmentgehalt

Der Gesamtpigmentgehalt der Fahnenblätter unterschied sich nicht signifikant von dem durchschnittlichen Pigmentgehalt der ONSLs. Aufgrund der zufälligen Auswahl der Proben unterschied sich allerdings das Blattalter der ONSLs, so war die durchschnittliche von oben gezählte Blattposition für die ONSLs für den Genotyp 9402 das 2,33te Blatt. Für die Genotypen 9412 und 9432 wurde im Durchschnitt das dritte Blatt von oben für die Pigmentanalyse der ONSLs herangezogen, beim Genotyp 9414 das 3,33te. Beim Genotyp 9410 wurde jeweils ein Blatt der Position 4, 5 und 6 herangezogen, damit liegt der Durchschnitt bei 5 und es ist der einzige Genotyp mit Blättern der Position 5 und 6. Die durchschnittliche Pigmentverteilung der Blattpositionen ist in Abbildung 12 aufgeführt, die ONSLs (Blattposition 2 – 6) unterschieden sich in der Pigmentkonzentration nicht signifikant voneinander. Das Fahnenblatt (Blattposition 1) unterschied sich signifikant von den Blattpositionen 4 und 5.

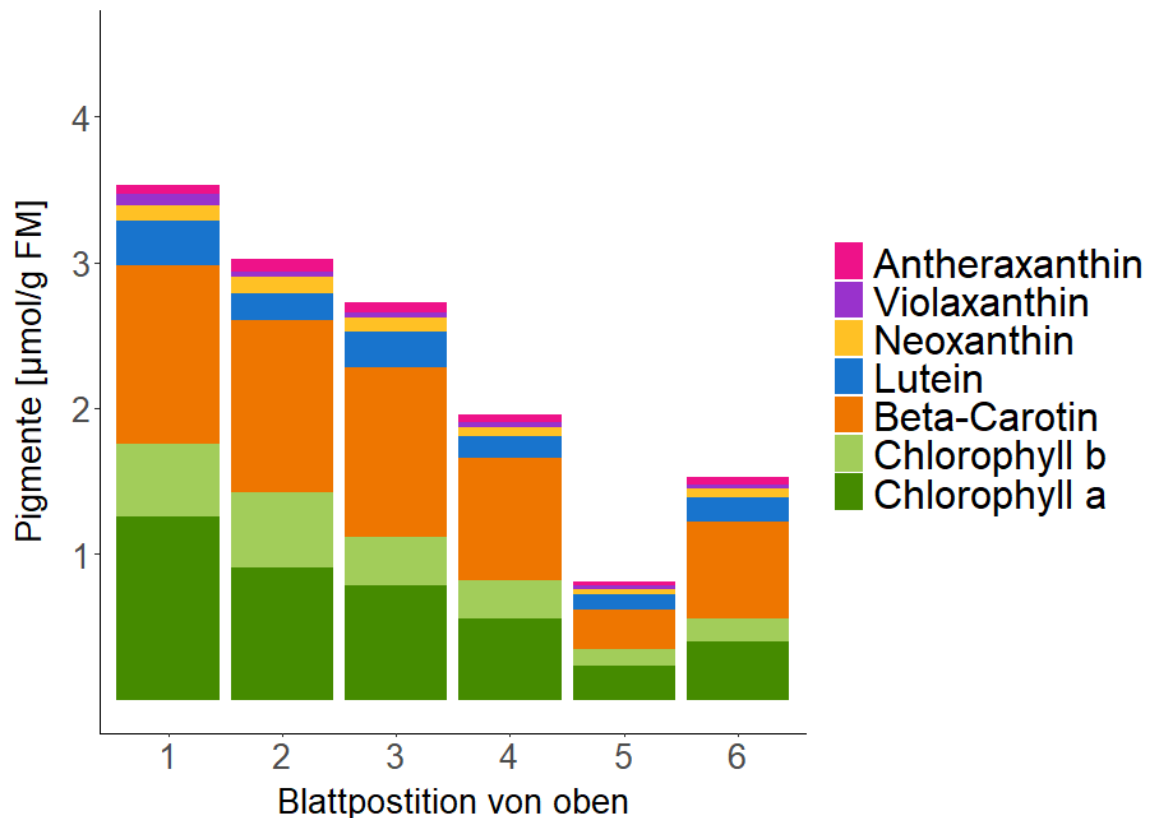


Abbildung 12: Durchschnittliche Pigment-Konzentration in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse (FM) unterschiedlicher Blattpositionen bei Weizenpflanzen

Die Balken sind in die durchschnittliche Konzentration der Pigmente aufgeteilt, welche durch Spektralphotometrie und HPLC nachgewiesen werden konnten (Stichprobengröße = 1 - 15 pro Blattposition). Die Blattposition 1 stellt das Fahnenblatt da, die anderen die jeweilige Blattposition ab dem Fahnenblatt gezählt.

3.5 Verhältnisse

Die Verhältnisse zwischen den Pigmentkonzentrationen wurde für jede Probe ermittelt. Mit Ausnahme für das Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Chlorophyll *b*, waren die Verhältnisse der Gesamt-Chlorophyll-Konzentration zu den einzelnen Carotinoid-Konzentrationen in Bezug auf die Blattposition signifikant unterschiedlich. Das Chlorophyll / Carotinoid-Verhältnis war für die ONSLs jeweils kleiner als für die Fahnenblätter. Die durchschnittlichen Verhältnisse sind in Tabelle 3 aufgelistet. Der Umwandlungszustand des Xanthophyllzyklus, berechnet durch $A / (A+V)$, war für die ONSLs signifikant höher als für die Fahnenblätter. Zusätzlich war der Umwandlungszustand der Fahnenblätter vom Genotypen 9402 im Vergleich zu den anderen Genotypen signifikant höher (Abbildung 13). Wie in Abbildung 14 zu erkennen, war das Chlorophyll / (A+V)-Verhältnis vom Genotyp 9410 signifikant niedriger als die Verhältnisse von 9412 und 9414. Für die restlichen Verhältnisse konnten weder für die Fahnenblätter noch für die ONSLs signifikanten Unterschiede zwischen den Genotypen festgestellt werden.

Tabelle 3: Durchschnittliches Pigmentverhältnisse in den Fahnenblättern und den ältesten noch nicht seneszenten Blättern (ONSLs). Ist der p-Wert $\leq 0,05$, unterscheiden sich die jeweiligen Verhältnisse der Fahnenblätter und der ONSLs signifikant voneinander (Stichprobengröße = 30; one way ANOVA).

Pigmente	Pigment-Verhältnis der Fahnenblätter	Pigment-Verhältnis der ONSLs	p-Wert
Chlorophyll <i>a</i> / Chlorophyll <i>b</i>	2,573	2,193	0,091
Chlorophylle / β -Carotin	1,701	1,07	0,014
Chlorophylle / Lutein	5,684	4,273	0,0005
Chlorophylle / Neoxanthin	17,674	12,559	0,0002
Chlorophylle / (Violaxanthin + Antheraxanthin)	13,535	10,396	0,0422
Antheraxanthin / (Antheraxanthin + Violaxanthin)	0,457	0,639	0,005

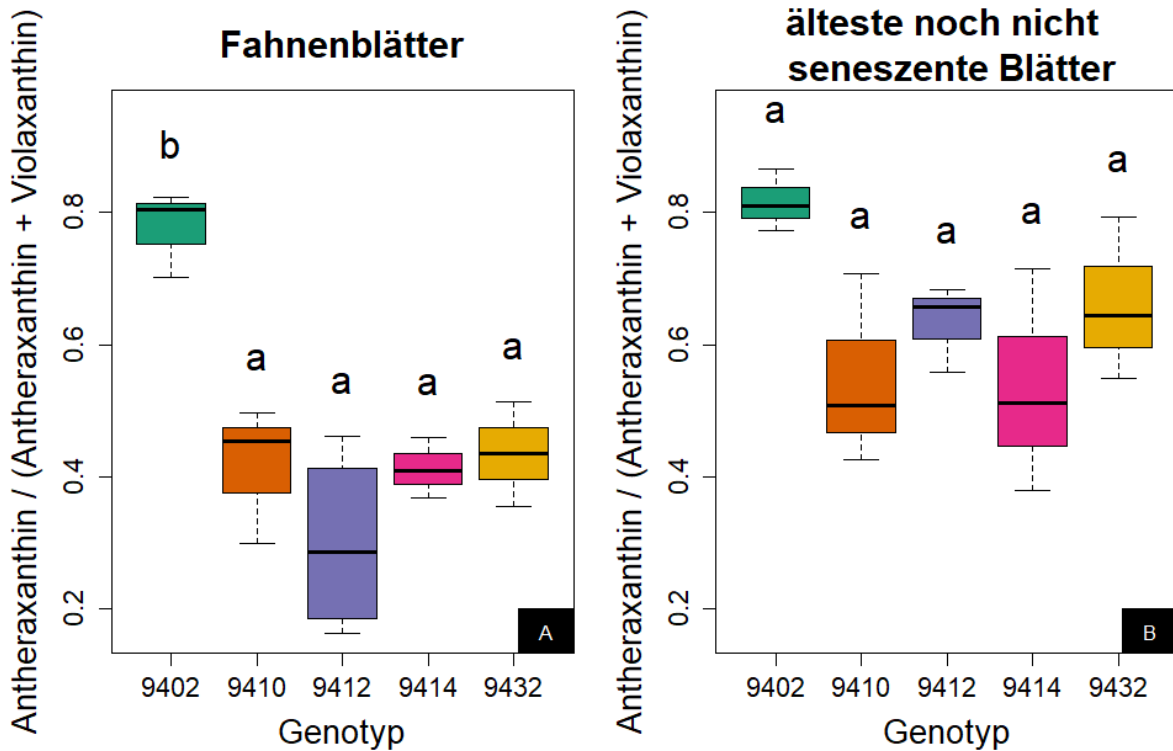


Abbildung 13: Umwandlungszustand des Xanthophyllzyklus der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengenotypen

Der Umwandlungszustand wurde durch die Formel $\text{Antheraxanthin} [\mu\text{mol/g Frischmasse}] / (\text{Antheraxanthin} [\mu\text{mol/g Frischmasse}] + \text{Violaxanthin} [\mu\text{mol/g Frischmasse}])$ berechnet. Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch ° gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

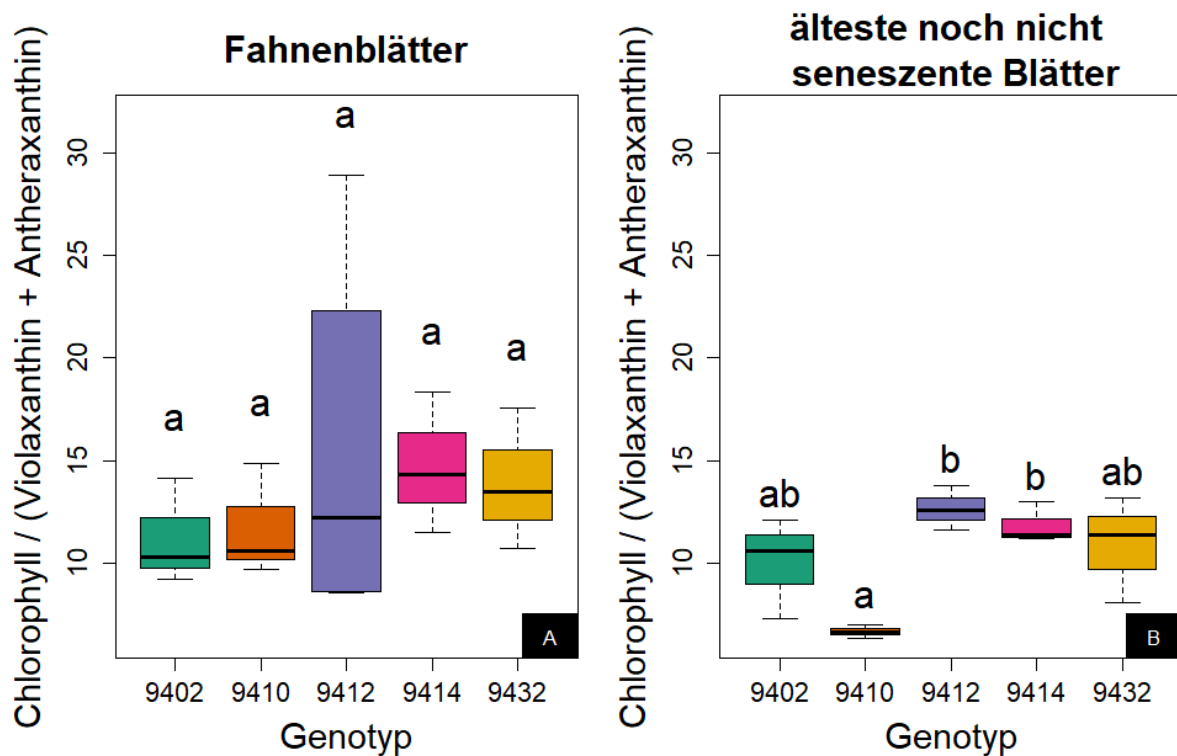


Abbildung 14: Chlorophyll / (Antheraxanthin + Violaxanthin) - Verhältnis der Fahnenblätter (A) und der ältesten noch nicht seneszenten Blätter (B) von unterschiedlichen Weizengentypen

Das Verhältnis wurde durch die Formel $(\text{Chlorophyll a } [\mu\text{mol/g Frischmasse}] + \text{Chlorophyll b } [\mu\text{mol/g Frischmasse}]) / (\text{Antheraxanthin } [\mu\text{mol/g Frischmasse}] + \text{Violaxanthin } [\mu\text{mol/g Frischmasse}])$ berechnet. Die Box für jeden Genotyp entspricht dem jeweiligen Interquartilabstand, dem Bereich, in welchem die mittleren 50 % der Daten liegen. Der durchgehende Strich in der Box stellt den Median da. Die Antennen bilden die Daten ab, die innerhalb des 1,5-fachen Interquartilabstands liegen. Daten außerhalb dieses Bereiches werden durch ° gekennzeichnet. Genotypen der jeweiligen Abbildung A oder B, die nicht den gleichen Buchstaben aufweisen, sind mit $p \leq 0,05$ signifikant unterschiedlich voneinander (Stichprobengröße = 15; one-way ANOVA)

3.6 Korrelationen

Die gemessenen Werte für die PSII-Quantenausbeute, SPAD sowie die einzelnen Pigmentkonzentrationen wurden mithilfe der Korrelation nach Pearson auf Interaktionen überprüft (Tabelle 4).

Die PSII-Quantenausbeute stand in einer positiven linearen Beziehung mit den gemessenen SPAD-Werten, der errechnete Korrelationskoeffizient (r) lag bei 0,423. Für die Gesamt-Chlorophyll-Konzentration sowie die Gesamt-Carotinoid-Konzentration konnte keine signifikante lineare Beziehung zur PSII-Quantenausbeute festgestellt werden. Ebenfalls konnte die Gesamt-Chlorophyll-Konzentration nicht mit den gemessenen SPAD-Werten sowie der Antheraxanthin-Konzentration korreliert werden. Dafür wurde eine positive lineare Beziehung zwischen der Gesamt-Chlorophyll-Konzentration und der Gesamt-Carotinoid-Konzentration ($r = 0,687$), der β -Carotin-Konzentration ($r = 0,591$), der Lutein-Konzentration ($r = 0,667$), der Neoxanthin-Konzentration ($r = 0,746$) sowie der Violaxanthin-Konzentration ($r = 0,378$) beobachtet. Der β -Carotin-Gehalt der Proben war positiv mit dem Lutein- ($r = 0,515$), Neoxanthin- ($r = 0,788$) und Antheraxanthin-Gehalt ($r = 0,683$) korreliert. Zwischen β -Carotin und Violaxanthin bestand keine lineare Beziehung. Lutein-Konzentrationen wiesen eine positive Korrelation mit Neoxanthin- ($r = 0,517$) und Violaxanthin-Konzentrationen ($r = 0,379$) auf, Lutein und Antheraxanthin waren nicht miteinander korreliert. Es bestand keine lineare Beziehung zwischen der Neoxanthin-Konzentration und der Violaxanthin-Konzentration, Neoxanthin war jedoch mit Antheraxanthin positiv korreliert. Die Violaxanthin-Konzentration stand in einer negativen linearen Beziehung mit der Antheraxanthin-Konzentration ($r = -0,386$).

Tabelle 4: Korrelationen zwischen verschiedenen untersuchten Parametern. Ist der p-Wert $\leq 0,05$ ist die Korrelation nach Pearson signifikant. Der Pearsonsche Korrelationskoeffizient r kann Werte zwischen - 1 und + 1 annehmen und drückt aus, ob zwei Variablen positiv oder negativ miteinander zusammenhängen.

Korrelations-Parameter 1	Korrelations-Parameter 2	p-Wert	Korrelationskoeffizient r
PSII-Quantenausbeute	SPAD	2,906e ⁻¹¹	0,423
PSII-Quantenausbeute	Gesamt-Chlorophyll-Konzentration	0,494	nicht aussagekräftig
PSII-Quantenausbeute	Gesamt-Carotinoid-Konzentration	0,285	nicht aussagekräftig
SPAD	Gesamt-Chlorophyll-Konzentration	0,098	nicht aussagekräftig
Gesamt-Chlorophyll-Konzentration	Gesamt-Carotinoid-Konzentration	1,942e ⁻⁰⁵	0,687
Gesamt-Chlorophyll-Konzentration	β -Carotin-Konzentration	0,0004	0,591
Gesamt-Chlorophyll-Konzentration	Lutein-Konzentration	4,214e ⁻⁰⁵	0,667
Gesamt-Chlorophyll-Konzentration	Neoxanthin-Konzentration	1,457e ⁻⁰⁶	0,746
Gesamt-Chlorophyll-Konzentration	Violaxanthin-Konzentration	0,036	0,378
Gesamt-Chlorophyll-Konzentration	Antheraxanthin-Konzentration	0,407	nicht aussagekräftig
β -Carotin-Konzentration	Lutein-Konzentration	0,003	0,515
β -Carotin-Konzentration	Neoxanthin-Konzentration	1,461e ⁻⁰⁷	0,788
β -Carotin-Konzentration	Violaxanthin-Konzentration	0,96	nicht aussagekräftig
β -Carotin-Konzentration	Antheraxanthin-Konzentration	2,257e ⁻⁰⁵	0,683
Lutein-Konzentration	Neoxanthin-Konzentration	0,003	0,517
Lutein-Konzentration	Violaxanthin-Konzentration	0,035	0,379
Lutein-Konzentration	Antheraxanthin-Konzentration	0,882	nicht aussagekräftig
Neoxanthin-Konzentration	Violaxanthin-Konzentration	0,859	nicht aussagekräftig
Neoxanthin-Konzentration	Antheraxanthin-Konzentration	2,064e ⁻⁰⁷	0,782
Violaxanthin-Konzentration	Antheraxanthin-Konzentration	0,032	-0,386

4 Diskussion

Im Folgenden werden die in dieser Arbeit ermittelten Ergebnisse, soweit möglich, in den wissenschaftlichen Kontext eingeordnet und diskutiert.

4.1 Einfluss der Stichprobengröße auf die Signifikanz

Die in dieser Arbeit für die Varianzanalyse der Pigmentkonzentrationen genutzte Stichprobengröße von 15 pro Blattposition könnte sich auf die Aussagekraft der Ergebnisse ausgewirkt haben. Unterschiede, die in der Grundgesamtheit der Daten eigentlich vorhanden wären, werden bei wenigen Stichprobenelementen teilweise nicht nachgewiesen. Ebenfalls sind Korrelationen ungenauer, je kleiner der Stichprobenumfang ist (Bosch 2007). Dies bedeutet, dass aufgrund des kleinen Stichprobenumfangs in dieser Arbeit möglicherweise nicht alle tatsächlich existierenden Unterschiede zwischen den Genotypen oder Korrelationen zwischen gemessenen Parametern festgestellt wurden. Für zukünftige Forschung könnte eine größerer Stichprobenumfang zu aussagekräftigeren Ergebnissen führen.

4.2 PSII-Quantenausbeute

Der Genotyp 9402 wies für die Fahnenblätter eine signifikant höhere PSII-Quantenausbeute auf als der Genotyp 9432. Auch bei den ONSLs erreichte er eine signifikant höhere PSII-Quantenausbeute als der Genotyp 9410 (Abbildung 2). Dies könnte auf eine Überlegenheit des Genotyps in Bezug auf die Lichtnutzung deuten.

Aufgrund der hohen Temperaturen in den Klimakammern und im Gewächshaus, könnte man davon ausgehen, dass die Pflanzen zumindest zeitweise Hitzestress ausgesetzt waren. Trifft dies zu, würde dieses Ergebnis mit den agronomischen Merkmalen des Genotyps zusammenpassen, wenn davon ausgegangen wird, dass eine hohe PSII-Quantenausbeute den Ertrag positiv beeinflusst. Der Genotyp 9402 hat im Vergleich zu den anderen Genotypen, in vorherigen Feldversuchen, unter Hitzestress den höchsten Ertrag erzielt (CIMMYT 2022).

Eine Erklärung, warum sich der Genotyp 9414 nicht signifikant von 9432 in der PSII-Quantenausbeute der Fahnenblätter unterschied, könnte der in Abbildung 2 A abgebildete Ausreißer mit einem Wert von 0,259 sein. Der p-Wert der Varianzanalyse zwischen den beiden Genotypen betrug lediglich 0,055.

Die niedrigere PSII-Quantenausbeute der ONSLs könnte durch eine niedrigere Anzahl an Chloroplasten in älteren Blättern zu erklären sein (Lim et al. 2007). Da sich der Chlorophyll *a* und Chlorophyll *b*-Gehalt der Fahnenblätter jedoch nur für den Genotypen 9410 signifikant von dem Gehalt in den ONSLs unterschied, kann diese Hypothese in dieser Arbeit nicht direkt bestätigt werden. Ein möglicher Grund dafür könnte der geringe Stichprobenumfang bei der Pigmentanalyse sein (Absatz 4.1). Bei mehr Stichproben hätte möglicherweise ein Unterschied zwischen den Fahnenblättern und den ONSLs festgestellt werden können. Dafür spricht ebenfalls, dass bei der CFM und SPAD-Messung, welche mit einem Stichprobenumfang von $n = 120$ durchgeführt wurden, jeweils Unterschiede für jeden Genotyp zwischen den Fahnenblättern und den ONSLs festgestellt werden konnten.

Die Abnahme der PSII-Quantenausbeute in älteren Blättern wurde von mehreren Autoren mit einer Zunahme der Energiedissipation in Verbindung gebracht (Lu et al. 2002; Demmig-Adams

und Adams 1992; Demmig-Adams et al. 1996; Horton et al. 1996; Gilmore 1997). Da die NPQ in dieser Arbeit jedoch nicht bestimmt wurde und die Korrelation zwischen der PSII-Quantenausbeute und dem Gesamt-Carotinoid-Gehalt nicht aussagekräftig war (Tabelle 4), konnte auch dies nicht direkt nachgewiesen werden. Grund dafür könnte wieder die in Absatz 4.1 erwähnte Stichprobengröße sein.

Das signifikant niedrigere Verhältnis von Chlorophyll zu den einzelnen Carotinoiden und der signifikant höhere Umwandlungsgrad des Xanthophyllzyklus in den ONSLs (Tabelle 3), kann als Indiz für eine gesteigerte Energiedissipation in den ONSLs im Vergleich zu den Fahnenblättern verstanden werden. Die Anpassung der Energiedissipation könnte als Schutzmechanismus zur Vermeidung von Photodestruktionen des Photosynthese-Apparates fungieren (Demmig-Adams 1990; Demmig-Adams und Adams 1992; Lu et al. 2001; Krause 1988). Die Energiedissipation in der Antenne konkurriert mit der Photochemie um die Anregungsenergie, bevor diese das PSII-Reaktionszentrum erreicht und könnte aufgrund dessen ebenfalls zu der niedrigeren PSII-Quantenausbeute der ONSLs beitragen (Demmig-Adams und Adams 1996b). Ebenfalls könnte die Herabregulierung des PSII in älteren Blättern mit dem geringeren Energieäquivalentbedarf der Dunkelreaktion zusammenhängen (Lu et al. 2002).

4.3 SPAD

Gegenteilig zu den Erwartungen durch die hohe PSII-Quantenausbeute der Fahnenblätter des Genotyps 9402, war der durch SPAD geschätzte Chlorophyll-Gehalt für diesen Genotyp signifikant niedriger als für 9412, 9414 und 9432 (Abbildung 3 A).

Eine mögliche Erklärung könnte die phänotypische Ausprägung von 9402 liefern. Dieser hatte im Vergleich zu den anderen Genotypen auffallend kleine Blätter, wodurch sich die dreifache Messung an einem Blatt als schwierig herausstellte. Möglicherweise wurde der Detektor des SPAD nicht immer vollständig von dem jeweiligen Blatt bedeckt, wodurch das Messergebnis niedriger ausfiel. Dafür würde ebenfalls sprechen, dass sich die durch Spektralphotometrie gemessenen Chlorophyll-Konzentrationen der Fahnenblätter nicht signifikant zwischen den Genotypen unterschieden (Abbildung 5 A, Abbildung 6 A).

Der SPAD-Wert ist nicht nur von der Konzentration des extrahierbaren Chlorophylls abhängig. Auch andere Aspekte der Blattoptik, die von einer Vielzahl an Umwelt- und biologischen Faktoren abhängt, können den SPAD-Wert beeinflussen (Palta 1990; Hoel und Solhaug 1998; Markwell et al. 1995; Martínez und Guiamet 2004). Folglich ist eine Diskrepanz zwischen dem durch SPAD-geschätzten Chlorophyll-Gehalt und der tatsächlichen Chlorophyll-Konzentration durchaus wahrscheinlich. Ebenfalls kann die in Absatz 2.2.2 beschriebene Varianz der Streuung und Reflexion der Strahlung im Blatt sowie die inhomogene Verteilung der Chlorophyllmoleküle das Verhältnis zwischen extrahierbarem Chlorophyll und SPAD-Wert verändern (Monje und Bugbee 1992; Markwell et al. 1995; Uddling et al. 2007).

Es konnte eine leicht positive Korrelation mit einem Korrelationskoeffizienten $r = 0,423$ zwischen der PSII-Quantenausbeute und dem SPAD-Wert festgestellt werden. Dies bedeutet, dass mit einer höheren PSII-Quantenausbeute die durch SPAD geschätzte relative Chlorophyll-

Konzentration stieg. Die schwache Positivität der Korrelation könnte partiell durch die oben beschriebenen Gegensätze, der Parameter der Fahnenblätter des Genotyps 9402, erklärbar sein.

Ansonsten könnten die höheren SPAD-Werte der Fahnenblätter von 9412, 9414 und 9432 sowie der ONSLs von 9414 auf ein höheres Ertragspotential hinweisen. Das Blattchlorophyll, gemessen durch Extraktion und Quantifizierung des Pigmentgehalts oder mit dem SPAD, wird als Indikator für die photosynthetische Kapazität und Stabilität während der Seneszenz und damit für den Ertrag bei Weizen hervorgehoben (Barutcular et al. 2015; Araus et al. 2008; Parry et al. 2011; Xiao et al. 2012).

4.4 Pigmentzusammensetzung

4.4.1 Chlorophylle

Zwischen den Genotypen konnte weder für die Fahnenblätter noch für die ONSLs ein signifikanter Unterschied in der Chlorophyll *a*- sowie der Chlorophyll *b*-Konzentration festgestellt werden (Abbildung 5, Abbildung 6). Dies lässt vermuten, dass trotz der Unterschiede in den SPAD-Werten keine Unterschiede in dem Chlorophyll-Gehalt der Genotypen vorliegen (Absatz 4.3). Zwischen den Fahnenblättern und den ONSLs wurde lediglich für den Genotypen 9410 ein signifikanter Unterschied beobachtet. Dabei sei zu beachten, dass die *p*-Werte für die restlichen Genotypen partiell sehr nahe an der Signifikanzgrenze lagen. Auch hier könnte ein größerer Stichprobenumfang zu einem genaueren, möglicherweise signifikanten Ergebnis führen.

Die Signifikanz des Genotyps 9410 könnte auf die durchschnittlich niedrigere Blattposition von 5 zurückzuführen sein (Absatz 3.4). In den wesentlich älteren Blättern war die Seneszenz und damit der Chlorophyllabbau vermutlich schon weiter fortgeschritten.

Auch das Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Chlorophyll *b* unterschied sich über die Genotypen nicht signifikant voneinander. Die signifikante Veränderung des Chlorophyll *a* / Chlorophyll *b*-Verhältnisses tritt nämlich erst sehr spät in der Seneszenz auf (Lu et al. 2001). In dieser Arbeit wurden die Blätter jedoch nach dem Aspekt der niedrigsten Blattposition ohne optisch erkennbare Seneszenz-Anzeichen ausgesucht. Folglich war die Seneszenz der ONSLs vermutlich noch nicht weit fortgeschritten.

Dass zwischen der PSII-Quantenausbeute und der Gesamt-Chlorophyll-Konzentration keine Korrelation nachgewiesen werden konnte, ist womöglich auf die niedrige Stichprobengröße zurückzuführen. Es lag eine starke positive Korrelation zwischen der Gesamt-Chlorophyll-Konzentration und der Gesamt-Carotinoid-Konzentration, mit einem Korrelationskoeffizienten von 0,687 vor. Dies ist vermutlich auf die vielen Wechselwirkungen zwischen Carotinoiden und Chlorophyllen zurückzuführen und wird im Folgenden noch weiter ausgeführt.

4.4.2 β -Carotin

Die β -Carotin-Konzentrationen der Fahnenblätter sowie der ONSLs unterschieden sich nicht signifikant zwischen den Genotypen (Abbildung 7). Zwischen den Blattpositionen hob sich lediglich der Genotyp 9402 durch einen signifikanten Unterschied in der β -Carotin-Konzentration ab. Während ein möglicher Erklärungsansatz für das Fehlen von signifikanten Unterschieden erneut der niedrige Stichprobenumfang ist, könnte es innerhalb der Blattpositionen auch einfach keine Unterschiede zwischen den Genotypen geben.

Der signifikante Unterschied von 9402 zwischen den Blattpositionen könnte auf die geringe Streuung der jeweiligen Daten dieses Genotyps zurückzuführen sein. Die anderen Genotypen wiesen eine sehr viel größere Varianz in ihren Messwerten auf. Ebenfalls ist es wahrscheinlich, dass es mehr signifikante Unterschiede zwischen den Blattpositionen gäbe, hätte man ältere Blätter für die ONSLs-Analyse herangezogen. Ein dahingehender Trend ist durch die durchschnittlich etwas niedrigere β -Carotin-Konzentration der ONSLs des Genotyps 9410 zu erkennen.

Das signifikant niedrigere Chlorophyll / β -Carotin-Verhältnis (Tabelle 3) könnte durch den schnelleren Abbau von Chlorophyll während der Seneszenz zustande gekommen sein. β -Carotin-Konzentrationen sind im Gegensatz zu Chlorophyll erst sehr spät von der Seneszenz betroffen (Lu et al. 2002; Lu et al. 2001).

Die positive Korrelation zwischen dem Gesamt-Chlorophyll-Gehalt und dem β -Carotin-Gehalt, könnte auf die Funktion von β -Carotin zurückzuführen sein. Dieses ist vermehrt an die Chlorophyll *a* haltigen Kernkomplexe der Photosynthese gebunden (Demmig-Adams et al. 1999) und fungiert im Reaktionszentrum des PSII als Antioxidans zur Deaktivierung von $^1\text{O}_2^*$ (Asada 2006). Aufgrund dessen könnte bei einem höheren Chlorophyll-Gehalt und einer damit einhergehenden höheren $^1\text{O}_2^*$ -Bildung, eine höhere β -Carotin-Konzentration von Vorteil sein.

4.4.3 Lutein

Die Genotypen unterschieden sich ebenfalls nicht signifikant zwischen ihren Lutein-Konzentrationen, weder in den Fahnenblättern noch in den ONSLs (Abbildung 8). Die Fahnenblätter des Genotyps 9410 wiesen jedoch eine signifikant höhere Lutein-Konzentration als dessen ONSLs auf. Wie schon für Chlorophyll in Absatz 4.4.1 erläutert, könnte dies mit der durchschnittlich niedrigeren Blattposition und damit fortgeschrittenen Seneszenz der ONSLs von 9410 zusammenhängen.

Das signifikant niedrigere Verhältnis von Chlorophyll zu Lutein (Tabelle 3) steht im Einklang mit vorherigen Erkenntnissen von Lu et al. 2001. Im Gegensatz zu Chlorophyll bleibt Lutein während der Seneszenz sehr lang bei seiner Ursprungskonzentration, dadurch sinkt das Verhältnis ab. Ein möglicher Grund für die stark positive Korrelation zwischen dem Gesamt-Chlorophyll-Gehalt und der Lutein-Konzentration (Tabelle 4) ist die photoprotektive Aufgabe von Lutein. Dieses ist extrem wichtig für die Löschung von $^3\text{Chl}^*$ im LHC (Jahns und Holzwarth 2012; Demmig-Adams et al. 1999). Ein höheres Lutein-Vorkommen könnte folglich der vermehrten Bildung von $^3\text{Chl}^*$ durch ein erhöhtes Vorkommen an Chlorophyll entgegenwirken.

Die Korrelation von β -Carotin zu Lutein könnte dadurch erklärbar sein, dass beide Pigmente als Antioxidantien wirken (Asada 2006; Demmig-Adams 1990). Bildet sich durch ungünstige Bedingungen in den Reaktionszentren des PSII viel $^1\text{O}_2^*$, ist ein großes Aufkommen von $^3\text{Chl}^*$ im LHC ebenfalls wahrscheinlich. Beide Pigmente übernehmen an unterschiedlichen Stellen die Löschung dieser potenziell schädlichen Moleküle.

4.4.4 Neoxanthin

Der Genotyp 9402 wies in seinen Fahnenblättern eine signifikant höhere Neoxanthin-Konzentration auf als 9412 (Abbildung 9 A). Dies könnte auf einen Vorteil von 9402 bei der Photoprotektion deuten. Neoxanthin ist zwar nicht direkt an der Löschung von $^3\text{Chl}^*$ durch Lutein beteiligt, dient allerdings im LHC als strukturelle Barriere zwischen Sauerstoff und $^3\text{Chl}^*$ (Giossi et al. 2020). Dadurch kann das $^3\text{Chl}^*$ seine Energie schwerer auf Sauerstoff übertragen und Lutein kann seine Energie in Form von Wärme abführen, bevor $^1\text{O}_2^*$ gebildet wird. Zusätzlich dient Neoxanthin selbst auch noch als Antioxidans (Giossi et al. 2020).

In den ONSLs konnte kein Unterschied in der Neoxanthin-Konzentration festgestellt werden, auffällig ist jedoch, dass hier für die Genotypen 9402 und 9432 teilweise höhere Messwerte als in den Fahnenblättern beobachtet wurden (Abbildung 9 B). Denkbar ist, dass in älteren Blättern ein Anstieg von Neoxanthin bei der Photoprotektion behilflich sein könnte. Etwas Derartiges wurde zum jetzigen Zeitpunkt allerdings nicht in der Literatur beschrieben. Wahrscheinlich handelt es sich eher um zufällig leicht höhere Messwerte. Es konnte nämlich auch kein signifikanter Unterschied zwischen den Fahnenblättern und den ONSLs für die Genotypen 9402, 9412, 9414 und 9432 festgestellt werden. Lediglich 9410 wies erneut wesentlich niedrigere Neoxanthin-Konzentrationen in seinen ONSLs auf, dies ist, wie bereits erläutert, wahrscheinlich auf die durchschnittlich niedrigere Blattposition zurückzuführen.

Das signifikant niedrigere Chlorophyll / Neoxanthin-Verhältnis deutet darauf hin, dass der Neoxanthin-Abbau während der Seneszenz langsamer abläuft als der Chlorophyll-Abbau. Lu et al. 2001 stellten jedoch fest, dass die beiden Pigmente in ungefähr gleichen Raten abgebaut werden. Ein möglicher Erklärungsansatz für den Unterschied könnte sein, dass Lu et al. 2001 die Seneszenz an den Fahnenblättern betrachten. Es ist denkbar, dass es Unterschiede zwischen der Seneszenz der Fahnenblätter und der Seneszenz der niedrigeren Blätter gibt, dies müsste allerdings weiter untersucht werden.

Die positiven Korrelationen zwischen Neoxanthin und β -Carotin sowie Lutein könnten die schon im vorherigen Absatz erwähnten komplementären Funktionen der photoprotektiven Pigmente sein (Absatz 4.4.3). Aufgrund dessen ist eine höhere Neoxanthin-Konzentration bei einer höheren Lutein- oder β -Carotin-Konzentration wahrscheinlich. Dies steht auch im Einklang mit der Theorie der kooperativen photoprotektiven Wirkung der Xanthophylle. Während einige Xanthophylle ohne drastische Veränderungen der photoprotektiven Mechanismen ausgetauscht werden können, hat jedes einzelne Molekül spezifische Funktionen, die es für die Photoprotektion wichtig macht. Zellen, die jedoch den gesamten Pool an Xanthophyllen aufweisen, sind resistenter gegen lichtinduzierten Stress (Giossi et al. 2020; Dall'Osto et al. 2007; Croce et al. 1999).

4.4.5 Violaxanthin und Antheraxanthin

Die Violaxanthin-Konzentrationen unterschieden sich weder für die Fahnenblätter noch für die ONSLs signifikant zwischen den Genotypen (Abbildung 10). Lediglich der Genotyp 9410 wies einen signifikanten Unterschied zwischen der Violaxanthin-Konzentration seiner Fahnenblätter und seiner ONSLs auf. Dies könnte erneut mit der durchschnittlichen niedrigeren Blattposition der ONSLs dieses Genotyps zu tun haben. Wahrscheinlicher ist der signifikante Unterschied jedoch auf die geringe Varianz der entsprechenden Messwerte zurückzuführen. Diese war

vermutlich durch Zufall, unterstützt durch den niedrigen Stichprobenumfang, bei den anderen Genotypen größer. Zusätzlich sind Violaxanthin-Konzentrationen erst sehr spät von der Seneszenz betroffen (Lu et al. 2001) und die Änderung der Violaxanthin-Konzentration ist eher auf die Anpassung an überschüssiges Licht als auf die Seneszenz zurückzuführen (Demmig-Adams und Adams 1996a).

Das signifikant niedrigere Verhältnis von Chlorophyll zu Violaxanthin und Antheraxanthin in den ONSLs (Tabelle 3) lässt sich durch den schnelleren Abbau von Chlorophyll im Vergleich zu Viola- oder Antheraxanthin im Laufe der Seneszenz erklären (Lu et al. 2001). Aufgrund dessen unterscheidet sich 9410 auch hier signifikant von den anderen Genotypen (Abbildung 14 B). Durch die durchschnittlich älteren Blätter ist die Seneszenz und damit der Chlorophyll-Abbau im Vergleich zu den anderen Genotypen schon weiter fortgeschritten.

Der Genotyp 9402 hob sich durch eine signifikant höhere Antheraxanthin-Konzentration der Fahnenblätter im Vergleich zu den anderen Genotypen ab (Abbildung 11 A). Dies könnte auf eine höhere NPQ-Rate und damit auf bessere photoprotektive Eigenschaften dieses Genotyps hindeuten. Unterstützt wird diese Hypothese durch die ebenfalls signifikant höhere Neoxanthin-Konzentration der Fahnenblätter im Vergleich zu 9412 (Abbildung 9 A).

Die höhere PSII-Quantenausbeute der Fahnenblätter des Genotyps 9402 im Vergleich zu 9432 (Abbildung 2 A), lässt trotz der wahrscheinlich höheren Energiedissipation eine effiziente Lichtnutzung des Genotyps vermuten. Mehrere Autoren berichten von einer Abnahme der PSII-Quantenausbeute mit einer Zunahme der Energiedissipation, da beide Prozesse in Konkurrenz zueinander stehen könnten (Demmig-Adams und Adams 1996b; Lu et al. 2001; Lu et al. 2002). Kann der Genotyp 9402 trotz einer hohen Energiedissipation das Sonnenlicht immer noch effektiv für die Photosynthese nutzen, würde dies einen deutlichen Vorteil darstellen. Der Genotyp könnte, trotz verschiedener abiotischer Stressfaktoren ROS-Bildung verhindern oder diese unschädlich machen und gute Erträge erzielen. Auch der signifikant höhere Umwandlungsgrad des Xanthophyllzyklus in den Fahnenblättern von 9402 deutet darauf hin (Abbildung 13 A).

In den ONSLs ist der Umwandlungsgrad des Xanthophyllzyklus ($A / (V+A)$) für alle Genotypen signifikant höher. Dies kann mit der Zunahme der Energiedissipation im Laufe der Seneszenz in Verbindung gebracht werden (Lu et al. 2001; Lu et al. 2002).

Die Korrelationen zwischen Viola- oder Antheraxanthin und den anderen nachgewiesenen Pigmenten sind immer für eines der beiden Pigmente aussagekräftig und für das jeweils andere nicht (Tabelle 4). Dies könnte damit zu tun haben, dass sich die Konzentrationen von Viola- und Antheraxanthin, im Gegensatz zu den anderen Pigmenten, sehr schnell verändern können (Demmig-Adams 1990; Demmig-Adams und Adams 1996a; Demmig-Adams und Adams 1992; Lu et al. 2001). Die leicht negative Korrelation zwischen Violaxanthin und Antheraxanthin lässt sich auf die reversible Umwandlung von Violaxanthin in Antheraxanthin zurückführen (Horton und Ruban 2005; Demmig-Adams und Adams 1996a; Demmig-Adams et al. 1999).

4.4.6 Zeaxanthin

Zeaxanthin wurde lediglich in einer Probe nachgewiesen. Es ist möglich, aber sehr unwahrscheinlich, dass in den restlichen Proben kein Zeaxanthin vorhanden war. Einen anderen Erklärungsansatz könnten die genutzten Resuspensionen bieten. Diese waren sehr stark konzentriert, um auch Moleküle in niedrigeren Mengen nachweisen zu können. In hoch konzentrierten Proben fallen die einzelnen Peaks höher und breiter aus. Im Chromatogramm der HPLC-Blattanalyse liegen Lutein und Zeaxanthin sehr nahe nebeneinander. Möglicherweise überlappten die beiden Molekülpeaks aufgrund der hohen Konzentration und konnten nicht voneinander unterschieden werden. Dafür spricht auch, dass Zeaxanthin und Lutein in niedriger konzentrierten Standards nachgewiesen werden konnten.

4.5 Verbesserungsvorschläge

Wie in Absatz 2.2.5 dargestellt, schwankten die Temperaturen in den Klimakammern sehr stark, sodass die Pflanzen 10 Tage vor der Datenerhebung aus diesen herausgeholt werden mussten. Durch eine bessere Temperaturkontrolle der Klimakammern könnte dies vermieden werden, wodurch die Pflanzenanzucht gleichmäßiger verlaufen würde. Ebenfalls würde möglicherweise eine bessere Jugendentwicklung der Keimlinge mit einer höheren Bestockungsrate erreicht werden, sodass zusätzliche Blätter beprobt werden könnten. Darüber hinaus wäre bei einer höheren Bestockungsrate der Aspekt der Selbstbeschattung untersuchbar gewesen, was in der vorliegenden Arbeit nicht möglich war. Zusätzlich sollten größere Töpfe zur Förderung der Wurzelentwicklung verwendet werden.

Die Pigmentanalyse wurde für die Chlorophylle mithilfe der Spektralphotometrie und für die Carotinoide mit der HPLC vorgenommen. Durch fehlende Kalibrationskurven konnte im Rahmen dieser Arbeit der Chlorophyll-Gehalt nicht zusätzlich mit der HPLC bestimmt werden. Quantifiziert man alle untersuchten Pigmente mit der HPLC, so wäre die Genauigkeit und Vergleichbarkeit der Messwerte vermutlich höher.

Eine größere Anzahl an Stichproben könnte sich, wie in Absatz 4.1 erläutert, positiv auf die statistische Auswertung auswirken. Für zukünftige Experimente sollten eine größere Zahl an Stichproben je Blattposition entnommen werden, oder es sollte immer die gleiche Blattposition für die Stichprobe gewählt werden. Dies könnte die Varianz in den Messwerten der ONSLs verringern und die Vergleichbarkeit zwischen den Genotypen erhöhen.

5 Fazit

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es, mögliche Unterschiede zwischen verschiedenen Weizengenotypen festzustellen und Empfehlungen für weitere Forschung und Züchtung zu geben. Dabei wurden unterschiedliche Blattpositionen, deren Quantenausbeute und Pigmentzusammensetzung, mit besonderem Fokus auf Photoprotektion, untersucht.

Die PSII-Quantenausbeute wurde durch eine CFM bestimmt und die Pigmentzusammensetzung wurde mithilfe von Spektralphotometrie und HPLC quantifiziert. Im Vorhinein wurde ebenfalls der geschätzte Chlorophyll-Gehalt durch das SPAD ermittelt. Verglichen wurden schlussendlich fünf Sorten.

Der Genotyp 9402 hob sich in mehreren Aspekten von den anderen Genotypen ab und könnte vielversprechend für weitere Forschung und Züchtung sein. In seinen Fahnenblättern wies er eine signifikant höhere PSII-Quantenausbeute als 9432 auf, die ONSLs von 9402 und 9414 hoben sich durch eine hohe PSII-Quantenausbeute von denen des Genotyps 9410 ab. Dies könnte ein Indiz für eine effiziente Lichtnutzung sein. Ebenfalls wies 9402 in seinen Fahnenblättern im Vergleich zu den anderen Genotypen eine signifikant höhere Antheraxanthin-Konzentration und einen größeren Umwandlungsgrad des Xanthophyllzyklus auf. Dies lässt neben der effizienten Lichtnutzung gute photoprotektive Eigenschaften vermuten. Aspekte, welche ein hohes Ertragspotential trotz herausfordernder abiotischer Bedingungen durch den Klimawandel garantieren würden.

Die SPAD-Werte ließen Unterschiede zwischen den Genotypen in ihrem Chlorophyll-Gehalt vermuten. Wobei dies in den spektrophotometrischen Bestimmungen nicht nachgewiesen werden konnte. Für die Konzentrationen der photoprotektiven Pigmente β -Carotin, Lutein, Neoxanthin und Violaxanthin konnte weder in den Fahnenblättern noch in den ONSLs ein signifikanter Unterschied zwischen den Genotypen festgestellt werden.

Der Genotyp 9410 wies in den ONSLs die durchschnittlich niedrigste Blattposition auf. Nur für diesen konnte ein signifikanter Unterschied zwischen seinen Fahnenblättern und den ONSLs in der Chlorophyll *a*-, Chlorophyll *b*-, Lutein-, Neoxanthin- und Violaxanthin-Konzentration festgestellt werden.

Generell konnte für die ONSLs ein niedrigeres Verhältnis von Chlorophyll zu den photoprotektiven Pigmenten festgestellt werden. Zwischen den gemessenen Parametern konnten verschiedene Korrelationen nachgewiesen werden.

Für zukünftige Forschung und Züchtung ist besonders die Untersuchung der Konsistenz dieser Ergebnisse interessant, um die in dieser Arbeit festgestellten Vorteile des Genotyps 9402 möglicherweise zu bestätigen. Bei einer Wiederholung dieses Versuches sollte durch kontrollierte Temperaturen und größere Töpfe auf eine bessere Jugendentwicklung der Pflanzen geachtet werden. Die Datenerhebungen der ONSLs sollte immer auf derselben Blattposition vollzogen werden, oder es sollten für jede Blattposition mehr Messungen gemacht werden. Ansonsten wäre es von Vorteil, die Messung der Chlorophyll-Konzentrationen ebenfalls in der HPLC durchzuführen. Generell sollte der Stichprobenumfang für die Pigmentanalyse vergrößert werden, um statistisch aussagekräftigere Ergebnisse zu erzielen.

6 Literaturverzeichnis

Araus, José Luis; Slafer, Gustavo A.; Royo, Conxita; Serret, M. Dolores (2008): Breeding for Yield Potential and Stress Adaptation in Cereals. In: *Critical Reviews in Plant Sciences* 27 (6), S. 377–412. DOI: 10.1080/07352680802467736.

Asada, Kozi (2006): Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. In: *Plant physiology* 141 (2), S. 391–396. DOI: 10.1104/pp.106.082040.

Barutcular, Celaleddin; Koc, Mujde; (Keine Angabe); Toptas, Irem; Turkten, Hatice; Yildirim, Mehmet (2015): SPAD greenness to estimate genotypic variation in flag leaf chlorophyll in spring wheat under mediterranean conditions. In: *Turkish Journal Of Field Crops* 20 (1). DOI: 10.17557/.51440.

Bosch, Karl (2007): Basiswissen Statistik. Einführung in die Grundlagen der Statistik mit zahlreichen Beispielen und Übungsaufgaben mit Lösungen. [3., vollst. überarb. Aufl.]. München [u.a.]: Oldenbourg. Online verfügbar unter <https://www.degruyter.com/isbn/9783486710762>.

Chand, Ramesh (2009): Challenges to ensuring food security through wheat. In: *CABI Reviews* 2009, S. 1–13. DOI: 10.1079/PAVSNR20094065.

CIMMYT (2022): Home. Online verfügbar unter <https://www.cimmyt.org/>, zuletzt aktualisiert am 16.09.2022, zuletzt geprüft am 16.09.2022.

Croce, R.; Weiss, S.; Bassi, R. (1999): Carotenoid-binding sites of the major light-harvesting complex II of higher plants. In: *The Journal of biological chemistry* 274 (42), S. 29613–29623. DOI: 10.1074/jbc.274.42.29613.

Dall'Osto, Luca; Cazzaniga, Stefano; North, Helen; Marion-Poll, Annie; Bassi, Roberto (2007): The Arabidopsis aba4-1 mutant reveals a specific function for neoxanthin in protection against photooxidative stress. In: *The Plant cell* 19 (3), S. 1048–1064. DOI: 10.1105/tpc.106.049114.

Demmig-Adams, B.; Adams, W. W. (1992): Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress. In: *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 43 (1), S. 599–626. DOI: 10.1146/annurev.pp.43.060192.003123.

Demmig-Adams, Barbara (1990): Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. In: *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1020 (1), S. 1–24. DOI: 10.1016/0005-2728(90)90088-L.

Demmig-Adams, Barbara; Adams, William W. (1996a): The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. In: *Trends in Plant Science* 1 (1), S. 21–26. DOI: 10.1016/S1360-1385(96)80019-7.

Demmig-Adams, Barbara; Adams, William W. (1996b): Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. In: *Planta* 198 (3), S. 460–470. DOI: 10.1007/BF00620064.

Demmig-Adams, Barbara; Adams, William W.; Ebbert, Volker; Logan, Barry A. (1999): Ecophysiology of the Xanthophyll Cycle. In: *The Photochemistry of Carotenoids*: Springer,

Dordrecht, S. 245–269. Online verfügbar unter https://link.springer.com/chapter/10.1007/0-306-48209-6_14.

Demmig-Adams, Barbara; Adams III, William W.; Barker, David H.; Logan, Barry A.; Bowling, David R.; Verhoeven, Amy S. (1996): Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. In: *Physiol Plant* 98 (2), S. 253–264. DOI: 10.1034/j.1399-3054.1996.980206.x.

Fahad, Shah; Hasanuzzaman, Mirza; Alam, Mukhtar; Ullah, Hidayat; Saeed, Muhammad; Khan, Imtiaz Ali; Adnan, Muhammad (Hg.) (2020): Environment, Climate, Plant and Vegetation Growth. [S.l.]: Springer Nature.

Fischer, Günther (2002): Global agro-ecological assessment for agriculture in the 21st century. Methodology and results. Laxenburg, Austria, Rome: International Institute for Applied Systems Analysis; Food and Agriculture Organization of the United Nations (RR, 02-02).

Gey, Manfred H. (2021): Instrumentelle Analytik und Bioanalytik. Biosubstanzen, Trennmethode, Strukturanalytik, Applikationen. 4th ed. 2021. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; Springer Spektrum. Online verfügbar unter <http://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:bsz:31-epflicht-1887713>.

Gilmore, A. M.; Shinkarev, V. P.; Hazlett, T. L.; Govindjee, G. (1998): Quantitative analysis of the effects of intrathylakoid pH and xanthophyll cycle pigments on chlorophyll a fluorescence lifetime distributions and intensity in thylakoids. In: *Biochemistry* 37 (39), S. 13582–13593. DOI: 10.1021/bi981384x.

Gilmore, Adam M. (1997): Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. In: *Physiol Plant* 99 (1), S. 197–209. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1997.tb03449.x.

Gioffi, Chiara; Cartaxana, Paulo; Cruz, Sónia (2020): Photoprotective Role of Neoxanthin in Plants and Algae. In: *Molecules (Basel, Switzerland)* 25 (20). DOI: 10.3390/molecules25204617.

Grote, Ulrike; Fasse, Anja; Nguyen, Trung Thanh; Erenstein, Olaf (2021): Food Security and the Dynamics of Wheat and Maize Value Chains in Africa and Asia. In: *Front. Sustain. Food Syst.* 4, Artikel 617009. DOI: 10.3389/fsufs.2020.617009.

Heldt, Hans-Walter; Piechulla, Birgit (2015): Pflanzenbiochemie. Unter Mitarbeit von Fiona Heldt. 5. überarbeitete Auflage: Springer Berlin Heidelberg.

Hoel, Bernt Olav; Solhaug, Knut Asbjorn (1998): Effect of Irradiance on Chlorophyll Estimation with the Minolta SPAD-502 Leaf Chlorophyll Meter. In: *Annals of Botany* 82 (3), S. 389–392. DOI: 10.1006/anbo.1998.0683.

Horton, P.; Ruban, A. V.; Walters, R. G. (1996): Regulation of light harvesting in green plants. In: *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 47, S. 655–684. DOI: 10.1146/annurev.arplant.47.1.655.

- Horton, Peter; Ruban, Alexander (2005): Molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection. In: *J Exp Bot* 56 (411), S. 365–373. DOI: 10.1093/jxb/eri023.
- Ishida, Atsushi; Uemura, Akira; Koike, Nobuya; Matsumoto, Yoosuke; Hoe, Ang Lai (1999): Interactive effects of leaf age and self-shading on leaf structure, photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in the rain forest tree, *Dryobalanops aromatica*. In: *Tree physiology* 19 (11), S. 741–747. DOI: 10.1093/treephys/19.11.741.
- Jahns, Peter; Holzwarth, Alfred R. (2012): The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II. In: *Biochimica et biophysica acta* 1817 (1), S. 182–193. DOI: 10.1016/j.bbabi.2011.04.012.
- Kozak, M.; Piepho, H.-P. (2018): What's normal anyway? Residual plots are more telling than significance tests when checking ANOVA assumptions. In: *J Agro Crop Sci* 204 (1), S. 86–98. DOI: 10.1111/jac.12220.
- Krause, G. Heinrich (1988): Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. In: *Physiol Plant* 74 (3), S. 566–574. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1988.tb02020.x.
- Lichtenthaler, Hartmut K.; Wellburn, Alan R. (1983): Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. In: *Biochemical Society Transactions* 11 (5), S. 591–592. DOI: 10.1042/bst0110591.
- Lim, Pyung Ok; Kim, Hyo Jung; Nam, Hong Gil (2007): Leaf senescence. In: *Annu. Rev. Plant Biol.* 58 (1), S. 115–136. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105316.
- Lu, C.; Lu, Q.; Zhang, J.; Kuang, T. (2001): Characterization of photosynthetic pigment composition, photosystem II photochemistry and thermal energy dissipation during leaf senescence of wheat plants grown in the field. In: *Journal of experimental botany* 52 (362), S. 1805–1810. DOI: 10.1093/jexbot/52.362.1805.
- Lu, Qingtao; Lu, Congming; Zhang, Jianhua; Kuang, Tingyun (2002): Photosynthesis and chlorophyllafluorescence during flag leaf senescence of field-grown wheat plants. In: *Journal of Plant Physiology* 159 (11), S. 1173–1178. DOI: 10.1078/0176-1617-00727.
- Lu, Qingtao; Wen, Xiaogang; Lu, Congming; Zhang, Qide; Kuang, Tingyun (2003): Photoinhibition and photoprotection in senescent leaves of field-grown wheat plants. In: *Plant Physiology and Biochemistry* 41 (8), S. 749–754. DOI: 10.1016/S0981-9428(03)00098-6.
- Markwell, J.; Osterman, J. C.; Mitchell, J. L. (1995): Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. In: *Photosynthesis research* 46 (3), S. 467–472. DOI: 10.1007/BF00032301.
- Martínez, Dana E.; Guiamet, Juan J. (2004): Distortion of the SPAD 502 chlorophyll meter readings by changes in irradiance and leaf water status. In: *Agronomie* 24 (1), S. 41–46. DOI: 10.1051/agro:2003060.
- Mendelsohn, Robert; Dinar, Ariel; Williams, Larry (2006): The distributional impact of climate change on rich and poor countries. In: *Environment and Development Economics* 11 (2), S. 159–178. DOI: 10.1017/S1355770X05002755.

- Monje, Oscar A.; Bugbee, Bruce (1992): Inherent Limitations of Nondestructive Chlorophyll Meters: A Comparison of Two Types of Meters. In: *HortSci* 27 (1), S. 69–71. DOI: 10.21273/HORTSCI.27.1.69.
- Murchie, E. H.; Lawson, T. (2013): Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. In: *J Exp Bot* 64 (13), S. 3983–3998. DOI: 10.1093/jxb/ert208.
- Palta, Jiwan P. (1990): Leaf chlorophyll content. In: *Remote Sensing Reviews* 5 (1), S. 207–213. DOI: 10.1080/02757259009532129.
- Parry, Martin A. J.; Reynolds, Matthew; Salvucci, Michael E.; Raines, Christine; Andralojc, P. John; Zhu, Xin-Guang et al. (2011): Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. In: *J Exp Bot* 62 (2), S. 453–467. DOI: 10.1093/jxb/erq304.
- Price, Nicholas C.; Dwek, Raymond A. (1979): Spektrophotometrie. In: N. C. Price (Hg.): *Physikalische Chemie für Biologen und Biochemiker*. [Place of publication not identified]: Steinkopff Darmstadt, S. 170–179.
- Ray, Deepak K.; Mueller, Nathaniel D.; West, Paul C.; Foley, Jonathan A. (2013): Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. In: *PLOS ONE* 8 (6), e66428. DOI: 10.1371/journal.pone.0066428.
- Reynolds, Matthew; Foulkes, M. John; Slafer, Gustavo A.; Berry, Peter; Parry, Martin A. J.; Snape, John W.; Angus, William J. (2009): Raising yield potential in wheat. In: *J Exp Bot* 60 (7), S. 1899–1918. DOI: 10.1093/jxb/erp016.
- Sayed, O. H. (2003): Chlorophyll Fluorescence as a Tool in Cereal Crop Research. In: *Photosynth.* 41 (3), S. 321–330. DOI: 10.1023/B:PHOT.0000015454.36367.e2.
- Schewe, Jacob; Heinke, Jens; Gerten, Dieter; Haddeland, Ingjerd; Arnell, Nigel W.; Clark, Douglas B. et al. (2014): Multimodel assessment of water scarcity under climate change. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (9), S. 3245–3250. DOI: 10.1073/pnas.1222460110.
- Seaton, George G. R.; Walker, David Alan (1990): Chlorophyll fluorescence as a measure of photosynthetic carbon assimilation. In: *Proc. R. Soc. Lond. B* 242 (1303), S. 29–35. DOI: 10.1098/rspb.1990.0099.
- Tilman, David; Balzer, Christian; Hill, Jason; Befort, Belinda L. (2011): Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108 (50), S. 20260–20264. DOI: 10.1073/pnas.1116437108.
- Uddling, J.; Gelang-Alfredsson, J.; Piikki, K.; Pleijel, H. (2007): Evaluating the relationship between leaf chlorophyll concentration and SPAD-502 chlorophyll meter readings. In: *Photosynthesis research* 91 (1), S. 37–46. DOI: 10.1007/s11120-006-9077-5.
- Woo, Hye Ryun; Masclaux-Daubresse, Céline; Lim, Pyung Ok (2018): Plant senescence: how plants know when and how to die. In: *J Exp Bot* 69 (4), S. 715–718. DOI: 10.1093/jxb/ery011.

Xiao, Y. G.; Qian, Z. G.; Wu, K.; Liu, J. J.; Xia, X. C.; Ji, W. Q.; He, Z. H. (2012): Genetic Gains in Grain Yield and Physiological Traits of Winter Wheat in Shandong Province, China, from 1969 to 2006. In: *Crop Science* 52 (1), S. 44–56. DOI: 10.2135/cropsci2011.05.0246.

Yamamoto, Harry Y.; Bugos, Robert C.; David Hieber, A. (1999): Biochemistry and Molecular Biology of the Xanthophyll Cycle. In: *The Photochemistry of Carotenoids*: Springer, Dordrecht, S. 293–303. Online verfügbar unter https://link.springer.com/chapter/10.1007/0-306-48209-6_16.

Yerlikaya, Bayram Ali; Ömezli, Seher; Aydoğan, Nazlıcan (2020): Climate Change Forecasting and Modeling for the Year of 2050. In: Shah Fahad, Mirza Hasanuzzaman, Mukhtar Alam, Hidayat Ullah, Muhammad Saeed, Imtiaz Ali Khan und Muhammad Adnan (Hg.): *Environment, Climate, Plant and Vegetation Growth*. [S.l.]: Springer Nature, S. 109–122.

7 Danksagung

Ich möchte mich herzlich bei allen Personen bedanken, die mich in unterschiedlichster Art und Weise bei der Erstellung dieser Arbeit unterstützt haben.

An erster Stelle möchte ich mich bei meinem Betreuer Dr. Alejandro Pieters für seine große Unterstützung bedanken. Ebenso bei meinen Kommilitonen Christian Büser und Tom Siegel, welche zusammen mit mir diesen Versuch durchgeführt haben.

Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. Folkard Asch für das Ermöglichen dieser Arbeit.

Vielen Dank auch an Julia Asch für ihre Unterstützung im Labor und die Beantwortung jeglicher Fragen im Gewächshaus.

Des Weiteren möchte ich mich bei meiner Familie, meinen Freunden und besonders meinen Mitbewohnerinnen für ihre Unterstützung während meines Studiums bedanken.

Erklärung*

Hiermit erkläre ich,

Name, Vorname

Matrikelnummer

dass ich bei der vorliegenden

- | | | | |
|--------------------------|-----------------|--------------------------|-----------------------------|
| <input type="checkbox"/> | Bachelor-Arbeit | <input type="checkbox"/> | Master-Thesis/Master-Arbeit |
| <input type="checkbox"/> | Seminararbeit | <input type="checkbox"/> | Diplomarbeit |

die Regeln guter wissenschaftlicher Praxis eingehalten habe. Ich habe diese Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und die wörtlich oder inhaltlich übernommenen Stellen als solche kenntlich gemacht.

Betreuende/r
Dozent/in

Thema der Arbeit

Semester

Ich erkläre weiterhin, dass das unverschlüsselte digitale Textdokument der Arbeit übermittelt wurde, das in Inhalt und Wortlaut ausnahmslos der gedruckten Ausfertigung entspricht. Ich bin damit einverstanden, dass diese elektronische Form anhand einer Analyse-Software auf Plagiate überprüft wird.

Ort, Datum, Unterschrift

* Diese Erklärung ist der eigenständig erstellten Arbeit als Anhang beizufügen. Arbeiten ohne diese Erklärung werden nicht angenommen.