

Genetische Basis der Stickstoffeffizienz bei Mais

T. PRESTERL, C. TIETZE und H. H. GEIGER

Einleitung

Zwischen 1960 und 1990 nahm der Einsatz von synthetischen Stickstoff (N)-Düngemitteln in der Landwirtschaft deutlich zu, vor allem in Teilen Asiens, Nordamerikas sowie in Westeuropa. Dies führte einerseits zu einem stetigen Anstieg der Durchschnittserträge, andererseits aber auch zu einer Belastung der Oberflächengewässer und des Grundwassers mit Nitrat sowie der Atmosphäre mit stickstoffhaltigen Verbindungen (SOCOLOW 1999). Um dieser Gefährdung von Mensch und Umwelt entgegenzuwirken, hat die Europäische Union spezielle Direktiven erlassen. Diese gesetzlichen Maßnahmen sollen die Nitratbelastung reduzieren, beispielsweise durch Einschränkungen bei der Düngung aber auch durch Ausweitung der Wasserschutzgebiete und des ökologischen Landbaus. In vielen tropischen und subtropischen Regionen der Welt sowie in einigen Ländern der ehemaligen Sowjetunion hingegen können die Landwirte aus ökonomischen Gründen kaum ertragssteigernde N-Düngemittel einsetzen (FAO 2000). Der Anbau von Sorten mit einer verbesserten N-Effizienz könnte deshalb entscheidend zu einer ökologisch und ökonomisch nachhaltigen Pflanzenproduktion beitragen.

Komponenten der N-Effizienz auf physiologischer Ebene sind die Effizienz der Aufnahme, der Verwertung und der Remobilisierung von Stickstoff. Aus agronomischer Sicht sind das Ertragspotential bei optimaler N-Versorgung und die Toleranz gegenüber N-Mangelsituationen von Bedeutung. Wir definieren N-Effizienz als die Fähigkeit eines Genotyps, überdurchschnittliche Erträge, im Vergleich zu anderen Genotypen, bei geringer N-Versorgung der Böden zu erzielen (SATTELMACHER et al. 1994, GRAHAM 1984).

Experimente mit US-amerikanischem (BALKO and RUSSELL 1980), tropischem (BÄNZIGER et al. 1997, LAF-

FITE and EDMEADES 1994, MURULI and PAULSEN 1981) und europäischem Mais (BERTIN and GALLAIS 2000) zeigten, dass sich Genotypen deutlich in ihrer N-Effizienz unterscheiden können. Dies bedeutet, dass eine züchterische Anpassung an geringe N-Versorgung möglich sein sollte.

Im ersten Teil dieses Vortrages werden die Voraussetzungen und Erfolgsaussichten für eine züchterische Verbesserung der N-Effizienz bei Mais beschrieben. Anschließend werden erste Ergebnisse zu Kartierung von QTL (quantitative trait loci) und Kandidatengenen für N-Effizienz vorgestellt.

Genotypische Variabilität als Voraussetzung für die Züchtung von Sorten mit verbesserter N-Effizienz

Die Grundvoraussetzung jedes Zuchtprogramms ist eine ausreichende genetische Variabilität für die zu verbessernde Eigenschaft. Alle von uns in verschiedenen Umwelten und mit unterschiedlichem Material durchgeführten Maisversuche zeigten signifikante genetische Variabilität für Kornertrag und Kornrockensubstanzgehalt sowohl bei hoher als auch bei niedriger N-Versorgung. Im Hinblick auf die N-Effizienz stellt sich die Frage, inwieweit die Rangierung der Genotypen bei hoher N-Versorgung derjenigen bei geringer N-Versorgung entspricht. Als Maß für Rangverschiebungen zwischen Genotypen bei unterschiedlicher N-Versorgung wird die Interaktion zwischen Genotyp und N-Stufe herangezogen. Die Größe der Interaktionsvarianz ist wichtig für die Entscheidung, ob eine Züchtung von Spezialsorten für Anbauggebiete mit reduzierter N-Versorgung sinnvoll und aussichtsreich ist. Bei nicht signifikanten Interaktionen zwischen Genotyp und N-Versorgung werden konventionelle Genotypen, die bei hoher N-Versorgung

gezüchtet wurden, auch unter extensiven Bedingungen überlegen sein.

In den vorliegenden Untersuchungen konnten für den Kornertrag meist signifikante und bedeutende Interaktionen zwischen Genotypen und N-Versorgung beobachtet werden (LANDBECK 1995, THIEMT 2002, PRESTERL et al. 2003). Beispielhaft sind in *Abbildung 1* die Testkreuzungsleistungen für Kornertrag von 49 Maislinien bei hoher und niedriger N-Versorgung dargestellt. Die niedrige N-Stufe wurde dabei nicht gedüngt, wie in allen hier beschriebenen Experimenten. Es ist deutlich zu erkennen, dass bei züchterischer Selektion auf hohen Kornertrag bei konventioneller N-Versorgung ein anderes Spektrum von Genotypen selektiert worden wäre als bei geringer N-Versorgung. Für das sehr wichtige Reifemerkmal Kornrockensubstanzgehalt waren die GxN-Interaktionen im Verhältnis zur genetischen Varianz nur gering. Untersuchungen mit US-amerikanischem Zuchtmaterial zeigten für Kornertrag ebenfalls signifikante Interaktionen zwischen Genotyp und N-Stufe (BALKO und RUSSELL 1980).

Im Vergleich zu Versuchen mit Weizen (SCHINKEL 1991), Triticale (OETTLER 1996) und Roggen (HARTMANN 1997) war die Bedeutung der GxN-Interaktionen bei Mais am größten. Die Versuche mit Weizen, Roggen und Triticale wurden allerdings mit Zuchtmaterial, das nicht auf N-Effizienz vorselektiert war, durchgeführt. In den Körnermaisversuchen wurden dagegen teilweise vorselektierte Maisgenotypen geprüft (LANDBECK 1995, PRESTERL et al. 2003). In diesen, durch diversifizierende Selektion auf N-Effizienz entstandenen Materialsätzen ließen sich deutlich höhere Interaktionen zwischen Genotyp und N-Stufe feststellen als im Ausgangsmaterial. Dies bedeutet, dass Genotypen, die auf spezielle Anpassung an Low- bzw. High-N-Bedingungen gezüchtet wurden, stärkere Rangverschie-

Autoren: T. PRESTERL, Claudia TIETZE und Prof. Dr. Hartwig H. GEIGER, Universität Hohenheim (350), Institut für Pflanzenzüchtung, Postfach 70 05 62, D-70593 STUTTGART



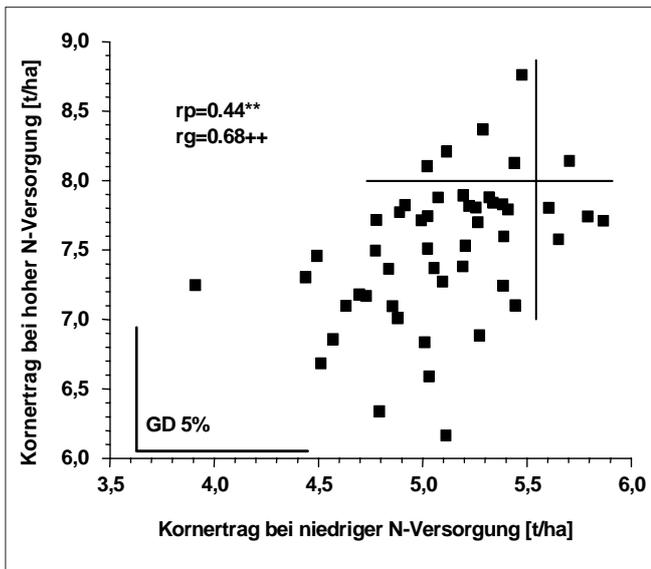


Abbildung 1: Beziehung zwischen den Kornerträgen bei hoher und niedriger N-Versorgung für die Testkreuzungsleistung von 49 S₄-Linien im Mittel über vier Standorte im Jahr 1991 (LANDBECK 1995).

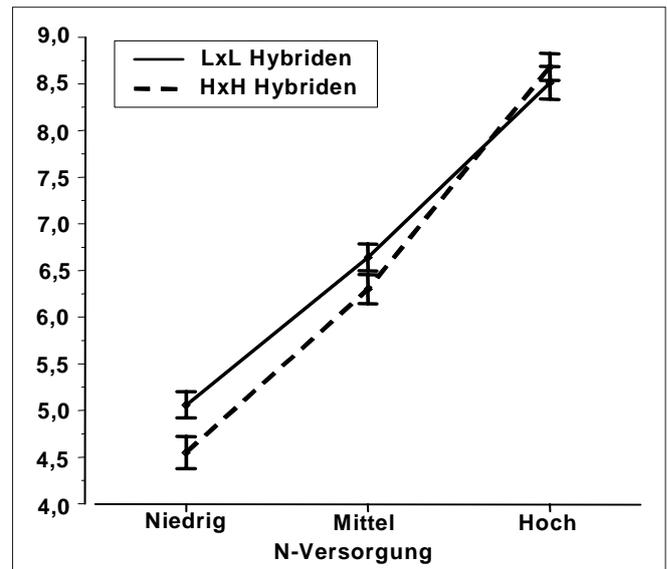


Abbildung 2: Mittlere Kornerträge von 24 LxL und 25 HxH-Hybriden bei niedriger (ohne N-Düngung), mittlerer (100 kg N/ha) und hoher (200 kg N/ha) N-Versorgung im Mittel über vier Standorte im Jahr 1992 (LANDBECK 1995, PRESTERL et al. 2002b).

bungen bei unterschiedlicher N-Versorgung erwarten lassen als unselektiertes Zuchtmaterial.

Entwicklung von Genotypen mit Anpassung an unterschiedliche N-Versorgung

Diese unterschiedliche Reaktion von Genotypen auf eine reduzierte N-Versorgung kann in der Züchtung genutzt werden, um durch Selektion Sorten zu entwickeln, die an verschiedene N-Niveaus angepasst sind. Dass dies möglich ist, konnte im vorliegenden Projekt durch entsprechende Selektionsstudien (LANDBECK 1995, THIEMT 2002, PRESTERL et al. 2002b) gezeigt werden. Dazu wurden die je N-Stufe ertragreichsten Flint- und Dentlinien selektiert. Diese wurden faktoriell durchkreuzt, um so genannte LxL-Hybriden aus Elternlinien, die an geringe N-Versorgung angepasst sind und HxH-Hybriden, deren Elternlinien bei hoher N-Stufe (NH) selektiert worden waren, zu erstellen. Die 1992 geprüften 24 LxL-Hybriden besaßen auf der niedrigen N-Stufe (NL) gegenüber den 25 HxH-Hybriden eine mittlere Überlegenheit von 11% im Kornertrag (Abbildung 2). Bei hoher N-Versorgung hingegen zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Hybridgruppen. Auch im Selektionsexperiment der Jahre 1996 und 1997

waren die 9 LxL-Hybriden den 9 HxH-Hybriden auf der NL-Stufe im Mittel um 4% überlegen. Der entgegengesetzte Effekt wurde auf der NH-Stufe beobachtet. Hier ergaben sich für die HxH- im Vergleich zu den LxL-Hybriden im Mittel 4% höhere Ertragsleistungen.

Eine erfolgreiche Selektion von Maisgenotypen mit spezifischer Anpassung an unterschiedliche N-Versorgung wurde auch von MURULI und PAULSEN (1981) durchgeführt. Die Autoren selektierten aus einer tropischen Maispopulation unter hoher und niedriger N-Versorgung Linien, aus denen sie wiederum zwei verschiedene Populationen synthetisierten. Letztere wurden auf vier N-Stufen zusammen mit der Ausgangspopulation geprüft. Beide Populationen waren auf der N-Stufe, auf der sie selektiert wurden, den jeweils mitgeprüften Kandidaten überlegen.

Bei extensiver Wirtschaftsweise liegt in der Regel nicht nur für Stickstoff, sondern auch für andere Nährstoffe eine reduzierte Versorgung vor. Zudem werden Pflanzenschutz-, Bodenbearbeitungs- und Pflegemaßnahmen werden stark eingeschränkt. Unter solchen Low-Input-Bedingungen sind folglich Genotypen gefragt, die hinsichtlich Ertrag, Qualität und Resistenz hohe Widerstandsfähigkeit gegen ein breites Spektrum an Stressfaktoren besitzen. Hierbei stellt

sich die interessante Frage, ob N-effiziente Genotypen auch eine höhere Ertragsstabilität gegenüber weiteren abiotischen Stressfaktoren (z.B. Trockenheit) besitzen. In den Körnermaiesexperimenten von 1992 wurde mit den Ertragsdaten der HxH- und LxL-Hybriden eine Stabilitätsanalyse nach EBERHART und RUSSELL (1966) durchgeführt. Die Varianz der Abweichungen von der Regressionsgeraden, dem Stabilitätsmaß, war bei den Low-N-Hybriden auf allen N-Stufen geringer (Abbildung 3, LANDBECK 1995). Vergleichbare Befunde erbrachten auch die wesentlich umfangreicheren Experimente der Jahre 1996 und 1997 (THIEMT 2002). Damit deutet sich ein Zusammenhang zwischen erhöhter N-Effizienz und größerer Ertragsstabilität gegenüber Umweltschwankungen an.

QTL für N-Effizienz

Für die QTL-Kartierung konnte eine Population von 720 doppelthaploiden Linien (DHL) genutzt werden. Die Eltern dieser Kartierungspopulation unterscheiden sich, wie aus Vorversuchen bekannt war, signifikant in ihrer N-Effizienz (PRESTERL 2000a). Bei hoher N-Versorgung hingegen haben beide Linien eine sehr gute Kornertragsleistung. Alle DHL wurden mit Mikrosatelliten (SSR)-Markern genotypisiert. Insgesamt 188 SSR konnten für die Er-

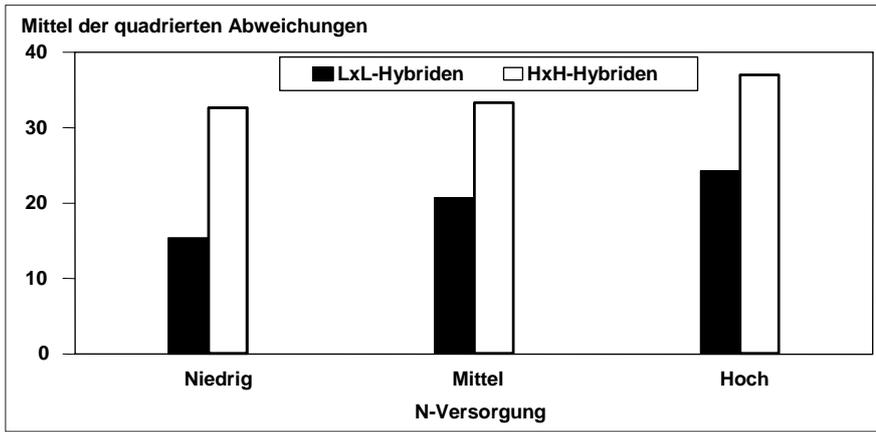


Abbildung 3: Korntragstabilität von 24 LxL- und 25 HxH-Hybriden gemessen durch das Mittel der quadrierten Abweichungen von der Regressionsgerade aus der Regression der Mittelwerte der Genotypen auf die Mittelwerte von vier Standorten in Jahr 1992 (LANDBECK 1995). Hohe Abweichungsquadrate bedeuten geringe phänotypische Stabilität.

stellung einer genetischen Karte genutzt werden. Die DHL wurden mit einer Testlinie gekreuzt, die in Vorversuchen die beiden Elternlinien sehr gut für ihre N-Effizienz differenziert hat. Die 720 Testkreuzungsnachkommen wurden in den Jahren 2001 und 2002 in sieben Umwelten Süd- und Ostdeutschlands mit jeweils zwei N-Versorgungsstufen geprüft.

Dabei wurden auf der hohen N-Stufe eine praxisübliche mineralische N-Düngung ausgebracht, während die niedrige N-Stufe bereits seit mehreren Jahren nicht mehr mit N gedüngt wurde, um ein deutlich verringertes N-Versorgungsniveau zu erreichen. In den Feldversuchen wurden verschiedene agronomische Merkmale erfasst und einer QTL-Analyse unterzogen. Davon werden hier die Ergebnisse für die Merkmale Korntrag und Pflanzenhöhe dargestellt (Tabelle 1). Im Vergleich zur NH-Stufe war der Korntrag auf der NL-Stufe um durchschnittlich 44% reduziert, und die

Wuchshöhe der Pflanzen war um 25% niedriger. Die Heritabilitäten waren im mittleren Bereich für den Korntrag und hoch für das Merkmal Pflanzenhöhe. Unter den N-Mangelstressbedingungen der NL-Stufe waren die Heritabilitäten nur leicht verringert, was mit Ergebnissen aus vorhergehenden Untersuchungen zur N-Effizienz übereinstimmt (PRESTERL et al. 2003). Die genetische Varianz war für beide Merkmale hochsignifikant. Die Korrelationen zwischen den Kornträgen auf den beiden N-Stufen waren nur mittelstraff ($r=0.39$), was eine deutliche Interaktion zwischen den Genotypen und dem Niveau der N-Versorgung widerspiegelt. Für das Merkmal Pflanzenhöhe war die Korrelation hingegen wesentlich enger ($r=0.83$). Die QTL-Analyse wurde mit dem Programmpaket PLABQTL (UTZ and MELCHINGER 1996) basierend auf der Methode des „Composite Interval Mapping“ durchgeführt.

Tabelle 1: Mittelwerte (MW), genetische Variationskoeffizienten (CVg), Heritabilitäten ($h^2\%$), Anzahl der detektierten QTL mit einem LOD-Wert > 3 sowie Anteil der durch diese QTL erklärten genotypischen ($\% \sigma_g^2$) und phänotypischen Varianz ($\% \sigma_p^2$) für die Merkmale Korntrag und Pflanzenhöhe aus den Feldversuchen in sieben Umwelten in den Jahren 2001 und 2002.

Merkmal	MW	CV _g %	h ² %	# QTL	% σ_g^2	% σ_p^2
Pflanzenhöhe (cm)						
Hohe N-Stufe	220	34.7	0.91	14	76.9	69.7
Niedrige N-Stufe	164	37.1	0.89	15	82.0	72.9
Korntrag (dt/ha)						
Hohe N-Stufe	97.1	11.3	0.58	10	72.2	42.3
Niedrige N-Stufe	53.6	7.3	0.55	8	69.7	38.9
Differenz (%) [§]	59.2	18.9	0.45	8	67.4	30.5

[§] Differenz = (Korntrag hohe N-Stufe - Korntrag niedrige N-Stufe) / (Korntrag hohe + Korntrag niedrige N-Stufe)/2.

Für die Pflanzenhöhe waren 14 QTL auf der NH- und 15 QTL auf der NL-Stufe signifikant (LOD-Wert > 3). Diese QTL erklärten mit 76,9% bzw. 82% einen sehr hohen Anteil der genetischen Varianz. Für den Korntrag wurden zehn QTL auf der NH-Stufe und acht QTL auf der NL-Stufe detektiert. Diese QTL erklärten bei hoher N-Versorgung 72,2% und bei niedriger N-Versorgung 69,7% der genetischen Varianz. Die über sieben Umwelten detektierten QTL bei hoher N-Versorgung wurden in einer Analyse über 19 Umwelten ebenfalls, bis auf eine Ausnahme, gefunden. An sechs (Abbildung 4) von acht Kartierungspositionen der QTL für Korntrag auf der NL-Stufe wurden auch auf der NH-Stufe QTL detektiert.

Als weiteres Maß für die N-Effizienz wurde die relative Differenz der Kornträge auf der hohen und niedrigen N-Stufe berechnet. Dieses Maß zeigte eine Heritabilität von 45% und es wurden acht QTL detektiert. Bei sieben dieser acht QTL stammt das positive Allel (geringere Differenz) von der N-effizienten Elternlinie SL.

Die einzelnen QTL für Korntrag erklärten im Allgemeinen zwischen 2 und 13% der phänotypischen Varianz (Abbildung 4). Eine Ausnahme war auf der hohen N-Stufe ein QTL auf Chromosom 3, der 24% der Varianz für Korntrag erklärte. Auf der niedrigen N-Stufe erwiesen sich die QTL-Regionen auf Chromosom 8 und 10 als besonders interessant. In beiden Fällen gab es eine Übereinstimmung in der Kartierungsposition zwischen einem QTL für Korntrag und einem für die Differenz im Korntrag, jedoch kein QTL für Ertragsleistung bei hoher N-Versorgung. Das positive Allel stammt jeweils von der N-effizienten Linie. Damit konnten in dieser Studie, analog zu den Ergebnissen von AGRAMA et al. (1999), spezifische QTL für die Anpassung von Mais an niedrige N-Versorgung gefunden werden. Im Gegensatz dazu beobachteten BERTIN und GALLAIS (2001), dass alle bei geringer N-Versorgung gefundenen QTL auch bei hoher N-Versorgung signifikant waren. Die Autoren verwendeten allerdings Ausgangslinien, die nicht auf unterschiedliche N-Effizienz vorselektiert worden waren. Auch gegenüber den Ergebnissen von HIREL et al. (2001) an

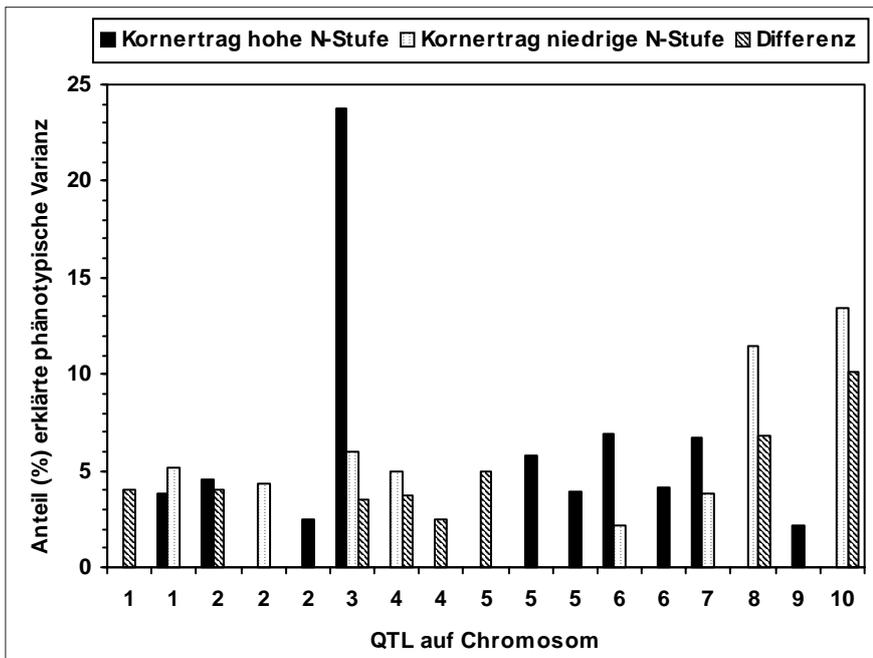


Abbildung 4: Anteil der durch die einzelnen QTL (LOD>3) erklärten phänotypischen Varianz, für das Merkmal Kornertrag im Mittel über jeweils sieben Umwelten auf der niedrigen und auf der hohen N-Stufe sowie für die relative Differenz der Kornerträge beider N-Stufen. Angegeben ist das Chromosom auf dem der QTL kartiert. Kartierungspositionen von verschiedenen QTL wurden als gleich angesehen, wenn ihre 1-LOD-Intervalle sich überschneiden.

demselben Material traten im vorliegenden Experiment deutliche Unterschiede auf, da in der französischen Studie die wichtigsten QTL-Regionen auf den Chromosomen 3 und 5, hier indessen auf den Chromosomen 8 und 10 liegen.

Kandidatengenansatz

Parallel zu den Experimenten für die QTL-Studie wurden im selben Material Kandidatengene für N-Effizienz kartiert. Die Auswahl der Gene basierte auf in der Literatur und in Datenbanken verfügbaren Informationen. Als Kandidatengene wurden solche Gene bezeichnet, deren Genprodukt eine Rolle im N-Stoffwechsel spielt, oder denen Regulation durch Stickstoff, vor allem Nitrat, beschrieben wurde. Desweiteren wurden Sequenzen kartiert, die in einer Expressionsstudie mit verschiedenen Nitrat-Stufen in Hydrokultur identifiziert wurden.

Aus dem Bereich der N-Aufnahme wurden Gene für den Transport von Nitrat und Ammonium sowie je ein Gen für den Allantoin- und Harnstofftransport bearbeitet. Aufgenommenes Nitrat wird in den Pflanzen mittels Nitrat- und Nitrit-Reduktasen zu Ammonium reduziert. Aus dem Bereich der Nitrat-Reduktion

wurden neben den Genen für die genannten Reduktasen auch solche bearbeitet, deren Genprodukte als Co-Faktoren von Enzymen fungieren oder die Produktion prosthetischer Gruppen katalysieren.

Im Bereich der N-Assimilation wurden u.a. die cytosolischen und die plastidische Form der Glutamin Synthetase bearbeitet sowie die NADH- und die Ferredoxin-abhängige Form der Glutamat Synthase und zwei Glutamat Dehydrogenasen kartiert. Durch die von diesen Genen kodierte Enzyme werden die Grundgerüste für den weiteren Aminosäure-Stoffwechsel bereitgestellt. Beispiele für Enzyme aus diesem Bereich sind Aspartat- und Alanin-Aminotransferasen, Asparagin Synthetasen und S-Adenosylmethionin Decarboxylasen.

Zwischen dem N- und dem Kohlenstoff-Stoffwechsel gibt es viele Verknüpfungen. Einerseits werden Gene des Kohlenstoff-Metabolismus teilweise durch N-Metaboliten reguliert, andererseits ist deren Genprodukt essentiell für die Bildung von Vorstufen, in die Stickstoff bei der Assimilation eingebaut wird. Aus diesem Bereich wurden u.a. Gene für Malat-Dehydrogenasen, Citrat- und Isocitrat-Synthetasen sowie verschiedene PEP Carboxylasen bearbeitet.

Bei Mais ist bisher nur für wenige Transkriptionsfaktoren bewiesen, dass sie eine Rolle im N-Stoffwechsel spielen. Beispiele dafür sind opaque2 oder das MADS-Box Protein ZNR1. Trotzdem wurden weitere MADS-Box Gene in die Arbeiten aufgenommen. Eine weitere Gruppe von Genen mit regulatorischen Funktion sind die Kinasen. Auch hier ist nur in wenigen Fällen bewiesen, welche Kinase wo im N-Stoffwechsel regulierend eingreift. Aus dieser Gruppe wurden u.a. je ein Gen für eine „Receptor-like“ Protein-Kinase und eine „SNF1-related“ Protein-Kinase bearbeitet.

Sonstige regulatorische Kandidatengene, die in die Arbeiten aufgenommen wurden, kodieren für die Phospholipase C, ein Enzym, das durch die Bildung von Botenstoffen regulierend in den N-Stoffwechsel eingreift sowie Zucker-Transporter und Aquaporine. Letztere beeinflussen den Wasserhaushalt der Pflanzen und spielen damit eine Rolle in der Aufnahme und dem Transport von Stickstoff und anderen Nährstoffen.

Von den bisher Gruppen bearbeiteten Genen konnten 42 in der DHL-Population kartiert werden. 18 erwiesen sich als monomorph, jedoch zeigten 8 davon Unterschiede zwischen den Linien B73 und Mo17 und wurden daher in der IBM-Population, basierend auf der Kreuzung von B73 und Mo17, kartiert. Von den in der DHL-Population kartierten Genen liegen 19 in den oben beschriebenen QTL-Regionen für Kornertrag. Vier weitere konnten in einem Abstand von weniger als 5 cM von QTL-Regionen lokalisiert werden. Parallel zu den Arbeiten für die Kartierung von Kandidatengen aus der Literatur wurden an der Universität Düsseldorf die Elternlinien unserer DHL-Population in Hydrokultur mit verschiedenen Nitrat-Konzentrationen zur Identifizierung differenziell exprimierter Gen angezogen. Hierfür wurde die SSH (Subtraction Suppression Hybridisation) Klonierung eingesetzt. Die mit N-Mangel assoziierten Gene wurden ebenfalls in die Kartierungsarbeiten einbezogen. Bisher konnten vier davon kartiert werden, fünf erwiesen sich als monomorph.

Schlussfolgerungen für die praktische Maiszüchtung

Die in den beschriebenen Experimenten für das Merkmal Kornertrag beobachte-

ten Interaktionen zwischen Genotyp und N-Stufe bestätigen Ergebnisse aus der Literatur und zeigen, dass eine Züchtung von Maissorten mit Anpassung an verringerte N-Versorgung möglich ist. Für die Erfassung der N-Effizienz eines Genotyps sind Feldversuche mit reduzierter N-Versorgung notwendig. Aufgrund der zur Zeit noch geringen ökonomischen Gewichtung der N-Effizienz sollte der Züchter jedoch den Schwerpunkt der Selektion vorläufig auf Umwelten mit hoher N-Versorgung legen. Die tendenziell höhere allgemeine Ertragsstabilität von Hybriden mit verbesserter N-Effizienz ist allerdings auch für den Anbau unter konventionell hoher N-Versorgung von Vorteil.

Obwohl in den hier vorgestellten Arbeiten QTL für N-Effizienz identifiziert werden konnten und mit Kandidatengen kolokalisiert werden konnten, muss noch genauer untersucht werden, ob auch ein ursächlicher Zusammenhang zwischen einzelnen Genen und dem entsprechenden QTL besteht. Bevor eine markergestützte Selektion auf ein bestimmtes Allel eines Kandidatengens durchgeführt wird, sollte mittels nah-isogener Linien und Assoziationsstudien überprüft werden, welchen Einfluss die einzelnen Gene auf die Merkmalsausprägung haben.

Welches N-Versorgungsniveau im Maisanbau in Zukunft relevant sein wird und wie intensiv die private Pflanzenzüchtung sich der Entwicklung von Sorten mit verbesserter N-Effizienz widmen wird, hängt vor allem von den zukünftigen agrar- und umweltpolitischen Rahmenbedingungen (beispielsweise Ausweitung der Wasserschutzgebiete) ab. Wichtig wäre zudem die Berücksichtigung des Merkmals N-Effizienz bei der Zulassung durch das Bundessortenamt. Wie die N-Effizienz bei der Sortenzulassung geprüft und bewertet werden soll, wurde bislang erst wenig diskutiert. GEIGER und PRESTERL (1997) schlugen vor, die Reaktion von Sorten auf die unterschiedliche Produktivität der Prüfumwelt in die Sortenbeschreibung aufzunehmen. Ein Produktivitätsfaktor könnte dabei die N-Versorgung sein. Solche Regressionen würden, bei einer zuverlässigen Datengrundlage, eine Klassifizierung des Sortiments in Low- und High-Input-Genotypen erlauben (BECKER und LEON,

1988). Der Landwirt könnte diese Zusatzinformation nutzen, um die für seine Anbaubedingungen richtige Sorte zu wählen.

In den hier vorgestellten Experimenten konnte tendenziell ein Zusammenhang zwischen N-Effizienz und einer erhöhten allgemeinen Ertragsstabilität beobachtet werden. Angesichts der großen Bedeutung von ertragsstabilen Sorten für die praktische Landwirtschaft wären weitere Untersuchungen zur Bestätigung dieser Hypothese wünschenswert. Insbesondere sollte untersucht werden, ob N-effiziente Genotypen auch eine höhere Toleranz gegenüber Trockenheit besitzen.

Danksagung

Die beschriebenen Experimente wurden finanziell und durch die Bereitstellung von Versuchskapazitäten unterstützt durch das Ministerium für Ländlichen Raum Baden Württemberg (Projekte: 89.23-20, 23-92.9, 23-95.8), das Bundesministerium für Bildung und Forschung (Projekt: EUREKA E!2386 -CEREQUAL) und die KWS SAAT AG.

Literatur

- AGRAMA, H.A.S., A.G. ZAKARIA, F.B. SAID and M. TUINSTRAN, 1999: Identification of quantitative trait loci for nitrogen use efficiency in maize. *Molecular Breeding* 5:187-195.
- BALKO, L.G. and W.A. RUSSELL, 1980: Effects of rate of nitrogen fertilizer on maize inbred lines and hybrid progeny. I. Prediction of yield response. *Maydica* 25:65-79.
- BÄNZIGER, M., F.J. BETRAN and H.R. LAFITTE, 1997: Efficiency of high-nitrogen selection environments for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Science* 37:1103-1109.
- BECKER, H.C. and J. LEON, 1988: Stability analysis in plant breeding. *Plant Breeding Z. Pflanzenzücht.* 101 (1):1-23.
- BERTIN, P. and A. GALLAIS, 2000: Genetic variation for nitrogen use efficiency in a set of recombinant maize inbred lines. I. Agrophysiological results. *Maydica* 45:53-66.
- BERTIN, P. and A. GALLAIS, 2001: Genetic variation for nitrogen use efficiency in a set of recombinant inbred lines II. QTL detection and coincidences. *Maydica* 46:53-68.
- EBERHART, S.A. and W.A. RUSSELL, 1966: Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 6:36-40.
- FAO, 2000: FAO Statistical Databases [Online]. Available at <http://apps.fao.org/>.
- GEIGER, H.H. und T. PRESTERL, 1997: Stickstoffeffizienz als Komponente des Sortenwertes. Vortrag. Pflanzenzüchtung. 39: 87-97.

GRAHAM, R.D., 1984: Breeding for nutritional characteristics in cereals. p. 57-102. In P.B. Tinker and A. Läuchli (eds.) *Adv. in Plant Nutrition* 1. Praeger, New York.

HARTMANN, A., 1997: Untersuchungen zur genetischen Variation von Winterroggen unter örtlicher und verringerter Stickstoffversorgung. Dissertation, Universität Hohenheim, Stuttgart.

Hirel, B., P. Bertin, I. QUILLERÉ, W. BOURDONCLE, C. ATTAGNANT, C. DELLAY, A. GOUY, S. CADIOU, C. RETAILLIAU, M. FALQUE and A. GALLAIS, 2001: Towards a Better Understanding of the Genetic and Physiological Basis for Nitrogen Use Efficiency in Maize. *Plant Physiology* 125:1258-1270.

LAFITTE, H.R. and G.O. EDMEADES, 1994: Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize. II. Grain yield, biomass production, and N accumulation. *Field Crop Res.* 39:15-25.

LANDBECK, M., 1995: Untersuchungen zur genetischen Verbesserung der Anbaueignung von Körnermais unter Produktionsbedingungen mit verringerter Stickstoffversorgung. Dissertation, Universität Hohenheim, Stuttgart.

MURULI, B.I. and G.M. PAULSEN, 1981: Improvement of nitrogen use efficiency and its relationship to other traits in maize. *Maydica* 26:63-73.

OETTLER, G., 1996: Variation and covariation of agronomic traits and quality in tricale at low nitrogen input. *Plant Breeding* 115:445-450.

PRESTERL, T., 2000a: Neue Zuchtziele bei Getreide. *DLG Mitteilungen* 6/00:22-23.

PRESTERL, T., S. GROH, M. LANDBECK, G. SEITZ, W. SCHMIDT and H.H. GEIGER, 2002b: Nitrogen uptake and utilization efficiency of European maize hybrids developed under conditions with low and high Nitrogen input. *Plant Breeding* 121:480-486.

PRESTERL, T., G. SEITZ, M. LANDBECK, E. M. THIEMT, W. SCHMIDT and H.H. GEIGER, 2003: Improving nitrogen-use efficiency in European maize - Estimation of quantitative genetic parameters. *Crop Science* 43:1259-1265.

SATTELMACHER, B., W.J. HORST, and H.C. BECKER, 1994: Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 157:215-224.

SCHINKEL, B., 1991: Untersuchungen zur nutzbaren genetischen Variation für Stickstoffeffizienz bei Winterweizen. Dissertation, Universität Hohenheim, Stuttgart.

SOCOLOW, R.H., 1999: Nitrogen management and the future of food: Lessons from the management of energy and carbon. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:6001-6008.

THIEMT, E.M., 2002: Untersuchungen zur Bedeutung der Stickstoffeffizienz für die Ertragssicherheit bei Mais. Dissertation, Universität Hohenheim, Stuttgart.

UTZ, H.F. and A.E. MELCHINGER, 1996: PLABQTL: A program for composite interval mapping of QTL. *J. Quant. Trait Loci* 2(1).