

Physiologische und pflanzenbauliche Aspekte der inversen Beziehung zwischen Ertrag und Proteinkonzentration bei Getreidesorten: Eine Übersicht

Physiological and Agronomic Aspects of the Inverse Yield – Protein Relationship Among Cereal Cultivars: A Review

B. Feil,
Institut für Pflanzenwissenschaften, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich

Zusammenfassung

In Getreidesortimenten werden zumeist negative Korrelationen zwischen Kornertrag und Proteinkonzentration in den Körnern gefunden; der genetische Ertragsfortschritt war häufig mit einer Senkung der Kornproteinkonzentration assoziiert. Beide Phänomene können als das Resultat eines Verdünnungseffektes interpretiert werden; offensichtlich hält der Zuwachs im Proteinertrag nicht Schritt mit dem Zuwachs im Kornertrag. Wegen des bereits hohen N-Ernteindex scheinen größere genetische Steigerungen des Proteinertrages nur über eine Erhöhung der N-Aufnahme realisierbar zu sein. N-Metabolismus und Kohlenhydratsynthese konkurrieren um Energie. Dennoch dürfte der Proteinertrag nicht von der Verfügbarkeit von Energie limitiert werden. Vielmehr begrenzt bei ökologisch und ökonomisch vertretbarer N-Düngung die Verfügbarkeit von N den Proteinertrag. Eine schnellere N-Aufnahme unmittelbar nach N-Applikationen und in Zeiten intensiver N-Mineralisierung würde Verluste an pflanzenverfügbarem N durch mikrobielle Immobilisierung, Nitratauswaschung und Denitrifikation reduzieren. Potentielle Engpässe für die Erschließung von Boden-N und die N-Aufnahme werden angesprochen. Weitere mögliche N-Quellen für die Bildung von Kornprotein (Vermeidung von Verlusten von bereits aufgenommenen N, Stimulation der N-Mineralisation in der Rhizosphäre, verbesserte N₂-Fixierung durch assoziierte diazotrophe Bakterien) werden diskutiert. Selbst wenn alle N-Pools effizienter ausgebeutet werden, dürfte auf lange Sicht der genetische Zuwachs im Proteinertrag hinter dem Ertragsfortschritt zurückbleiben. Ohne zusätzliche N-Düngung werden die Körner zukünftiger Hohertragsorten also relativ geringe Proteinkonzentrationen aufweisen.

Schlüsselworte: Getreide, Kornertrag, Protein, Zuchtfortschritt

Summary

As a rule, negative correlations between grain yield and grain protein concentration are found among cereal cultivars. In the past, genetic progress in grain yield was often associated with a decline in grain protein concentration. Both phenomena can be interpreted as a dilution effect; evidently, the increases in grain protein yield do not keep pace with the increases in grain yield. Due to the fact that the N harvest index is already high, large genetic increases in protein yield can only be achieved by improving the

absorption of N from the soil. It seems unlikely that competition between carbohydrate synthesis and N metabolism for energy limits the production of grain protein; rather, under ecologically and economically acceptable rates of N fertilizer application, the protein yield is constrained by the lack of plant-available N. A more rapid N uptake immediately after N fertilization and in periods of high N mineralization would reduce losses of plant-available N by microbial immobilization, nitrate leaching, and denitrification. Potential bottlenecks in the discovery and absorption of soil N are addressed. Further potential sources of N for the production of grain protein (avoidance of N losses from the plants, stimulation of N mineralization in the rhizosphere, improved N₂ fixation capacity of associated diazotroph bacteria) are discussed. Even if all N pools are exploited more efficiently, it is likely that, in the long term, genetic increases will lag behind those in grain yield. Consequently, without additional N fertilization, the grains of future high-yielding cultivars will exhibit relatively low concentrations of protein.

Keywords: cereals, grain yield, protein concentration, breeding progress

Die Beziehung zwischen Ertrag und Proteinkonzentration

In Getreidesortimenten werden in der Regel negative Korrelationen zwischen Kornertrag und Proteinkonzentration in den Körnern gefunden. Aus der Vielzahl der publizierten Versuchsergebnisse seien die folgenden Arbeiten zitiert: Brotweizen: TERMAN et al. 1969, PEPE & HEINER 1975, KRAMER 1979, DUBOIS & FOSSATI 1981, LÖFFLER & BUSCH 1982, CORPUZ et al. 1983, PETERSON et al. 1983, KIBITE & EVANS 1984, PACCAUD et al. 1985, HEITHOLT et al. 1990, NOAMAN et al. 1990, SPANAKAKIS 1990, STODDARD & MARSHALL 1990, JOY & PELTONEN 1993; Durumweizen: DESAI & BHATIA 1978; Triticale: MATHER & POYSA 1983, FOSSATI et al. 1993, FEIL & FOSSATI 1995; Gerste: GABILLARD & ECOCHARD 1986; Hafer: FREY 1977; Reis: KHUSH & JULIANO 1984, COFFMAN & JULIANO 1987; Sorghum: WORKER & RUCKMAN 1968, FINKNER et al. 1981, ROSS et al. 1985; Mais: GUPTA et al. 1975, DUDLEY et al. 1977, MOTTO et al. 1980. Verschiedenen Untersuchungen an Weizen zufolge (PUSHMAN & BINGHAM 1976, MESDAG et al. 1978, COX et al. 1985, BÄNZIGER et al. 1991, BERTOLDSSON & STOY 1995) wird die negative Korrelation offenbar nicht oder wenig von der Höhe und Verteilung der N-Düngung beeinflusst. Einseitig-

ge Selektion auf hohe Kornproteinkonzentration kann den Kornertrag von Weizen senken (LÖFFLER et al. 1983, DELZER et al. 1995). Diese Befunde lassen vermuten, daß neue (= ertragreiche) Sorten zumindest tendenziell niedrigere Proteinkonzentrationen als alte (= ertragschwache) Sorten aufweisen. Tatsächlich verfügen neue Sorten häufig über geringere Proteinkonzentrationen als Landsorten (AUFHAMMER & FISCHBECK 1964, KELLER 1990, WELTZIEN & FISCHBECK 1990) und alte Zuchtsorten (FISHER & WALL 1976, AUSTIN et al. 1980 und 1993, DECKARD et al. 1987, FEIL & GEISLER 1989, SLAFER et al. 1990, BULMAN et al. 1993, SCHACHT & LÉON 1993, CANEVARA et al. 1994, JEDEL & HELM 1994, PELTONEN-SAINIO & PELTONEN 1994, CALDERINI et al. 1995, VAN LILL & PURCHASE 1995, HOSHINO & SEKO 1996). Mit steigender N-Zufuhr erhöht sich zwar nicht immer (FEIL 1996, SCHULTHESS et al. 1997), aber häufig die Proteinkonzentration im Korn (SANDER et al. 1987). Eine höhere N-Düngung vermag daher den mit dem genetischen Ertragsfortschritt assoziierten Abfall der Proteinkonzentration zu maskieren. Wenn die N-Verfügbarkeit jedoch unverändert bleibt, kann der Anbau von immer ertragreicheren Sorten zu einer Abnahme der Kornproteinkonzentration beitragen, wie sie in Kanada, Großbritannien und Australien bei Weizen beobachtet wurde (STEWART & DWYER 1990, VERRELL & O'BRIEN 1996, GOODING et al. 1997).

Da Kornertrag und Proteinertrag meist positiv korreliert sind (Weizen: DUBOIS & FOSSATI 1981, PACCAUD et al. 1985, HEITHOLD et al. 1990, BÄNZIGER 1992, MCKENDRY et al. 1995; Triticale: FOSSATI et al. 1993; Gerste: GABILLARD & ECOCHARD 1986, BULMAN et al. 1993; Mais: GUPTA et al. 1975, MOTTO et al. 1980, KATSANTONIS et al. 1988), wird der maximale Proteinertrag in der Regel von den Sorten mit den höchsten Kornerträgen erzeugt (SIMMONDS 1995). Jedoch unterscheiden sich Sorten mit sehr unterschiedlicher Ertragsleistung häufig nur relativ wenig im Kornproteinertrag. Da die Proteinkonzentration sich aus dem Verhältnis von Proteinertrag und Kornertrag ergibt, resultiert aus dieser Konstellation zwangsläufig eine mehr oder minder stark ausgeprägte inverse Beziehung zwischen Ertrag und Proteinkonzentration. Der Proteinertrag stieg im Laufe der Züchtungsgeschichte des Weizens teilweise sehr deutlich (VAN LILL & PURCHASE 1995), dennoch hielt der genetische Zuwachs im Proteinertrag längst nicht immer Schritt mit dem Zuwachs im Kornertrag. Das Ergebnis sind sinkende Proteinkonzentrationen. Die inverse Beziehung zwischen Kornertrag und Proteinkonzentration bzw. die geringere Proteinkonzentration bei modernen Sorten kann also als Verdünnungseffekt interpretiert werden. Dennoch bleibt die Frage zu klären, weshalb es offensichtlich schwierig ist, hohe Kornerträge mit hohen Proteinkonzentrationen zu kombinieren. Die Kenntnis der Hintergründe der negativen Beziehung zwischen Ertrag und Proteinkonzentration kann dazu beitragen, die Erfolgsaussichten der Züchtung auf Protein realistisch einzuschätzen; gegebenenfalls kann der Züchter davor bewahrt werden, andersweitig dringend benötigte Ressourcen in illusionäre Zuchtziele zu investieren. Wenn hoher Ertrag und hohe Proteinkonzentration grundsätzlich unvereinbar sind, müssen pflanzenbauliche Maßnahmen zur Erhaltung der Produktqualität und Vermeidung einer „Proteinlücke“ (MICKE 1983) getroffen werden.

Was limitiert den Proteinertrag?

Prinzipiell könnten genetische, physiologische und umweltbedingte Faktoren die Proteinbildung bei Hohertragsorten limitieren.

Genetische Faktoren

Wenn genetische Ursachen die Entwicklung von ertragreichen Hochproteinsorten erschweren, wie von BHATIA & RABSON (1976) für möglich gehalten, müßten die Gene für Ertrag und Protein gekoppelt sein oder es müßte Pleiotropie vorliegen (KIBITE & EVANS 1984). Gegen Einkopplung und Pleiotropie spricht nach Ansicht von KIBITE & EVANS (1984) jedoch, daß eine sehr große Zahl von Chromosomen und Genen an der Expression beider Merkmale beteiligt ist. Ferner lassen sich Korn- und Proteinertrag durchaus gleichzeitig verbessern. Letzteres wird besonders eindrucksvoll durch die Arbeit von VAN LILL & PURCHASE (1995) unterstrichen, wonach im Zeitraum von 1930 bis 1989 das Ertragspotential südafrikanischer Weizensorten um 87% gesteigert wurde, während sich der Proteinertrag um immerhin 82% erhöhte. Somit dürfte die inverse Beziehung zwischen Ertrag und Proteinkonzentration wohl kaum auf einer genetischen Unvereinbarkeit von hohem Korn- und Proteinertrag beruhen.

Translokationseffizienz

In der Literatur wird eine Reihe von physiologischen Faktoren angeführt, die möglicherweise die Bildung von Kornprotein beeinträchtigen. Wenn auch die Produktion von Kornprotein im wesentlichen eine Funktion des N-Angebotes ist (SANDER et al. 1987, FEIL 1996), scheint dieser Prozeß auch durch korninterne Mechanismen reguliert zu werden (WYSS et al. 1991, UGALDE 1993). Offensichtlich wird dies, wenn Kornanlagen aus Weizen- oder Maisähren entfernt werden. Diese Manipulation erhöht die Proteinkonzentration in den verbliebenen Körnern. Dennoch sinkt der Proteinertrag wegen des geringeren Kornertrages, während die N-Konzentration im Stroh steigt (ZINK & MICHAEL 1985, BORCHI et al. 1986, MACKOWN et al. 1992, DRECCER et al. 1997). Diese Beobachtungen deuten an, daß die Züchtung auf höhere Erträge die Ausnutzung des pflanzeninternen N-Reservoirs für die Kornproteinbildung tendenziell verbessert. In der Tat wurde bei Weizen bzw. Gerste gefunden, daß der genetische Ertragsfortschritt mit einer Verbesserung des N-Ernteindex assoziiert ist (FISHER & WALL 1976, AUSTIN et al. 1980, FEIL & GEISLER 1989, SLAFER et al. 1990).

Allerdings sind die Möglichkeiten zur züchterischen Verbesserung der N-Translokation begrenzt, weil in Mitteleuropa bei modernen mitteleuropäischen Weizen-, Gerste- und Triticalesorten bereits ca. 80 bis 90% des Sproß-N in den Körnern lokalisiert ist (FEIL & GEISLER 1989, BÄNZIGER et al. 1992 und 1994a, ELLEN 1993, FISCHBECK et al. 1993, FINCK 1994), während bei Roggen die Werte etwas niedriger zu sein scheinen (ELLEN 1993). Mais kann ebenfalls N-Ernteindices von über 0,8 erreichen (KATSANTONIS et al. 1988, RIZZI et al. 1993), zumeist werden allerdings deutlich niedrigere Werte beobachtet (WYSS et al. 1991; FEIL et al. 1993a).

Bei der Beurteilung der Möglichkeiten der Züchtung auf eine verbesserte Ausnutzung von Stroh-N für die Kornproteinbildung ist zu berücksichtigen, daß der N-Ernteindex häufig mit steigendem N-Angebot sinkt (ANDERSON et al. 1984, UGALDE 1993, BÄNZIGER et al. 1994a) und die N-Konzentration im Stroh steigt (TERMAN et al. 1969, WUEST & CASSMAN 1992a, BERTHOLDSSON & STOY 1995). Beide Phänomene deuten darauf hin, daß zumindest bei hoher N-Düngung im Stroh noch potentiell translozierbarer N vorhanden ist, welcher von verbesserten Sorten für die Bildung von Kornprotein genutzt werden könnte.

Ein potentieller Nachteil einer sehr hohen Translokationseffizienz ist jedoch, daß eine frühzeitige und umfang-

reiche Umlagerung von N aus den Blättern in die generativen Organe mit einem beschleunigten Abbau des Photosyntheseapparates und dadurch verminderter Verfügbarkeit von Assimilaten verbunden sein kann (SINCLAIR & DE WIT 1975). Tatsächlich fanden MITRA & BHATIA (1984) in einem Weizensortiment einerseits positive Korrelationen zwischen Seneszenz bzw. N-Translokation und Proteinkonzentration in den Körnern und andererseits eine negative Korrelation zwischen Seneszenz und Kornertrag. Die wegen ihrer hohen Proteinkonzentrationen als „Hochproteinsorten“ deklarierten Genotypen erzeugten jedoch nur selten hohe Proteinerträge. Obwohl bei Assimilatmangel während der Kornfüllungsphase eine Reduktion des TKG zu erwarten wäre, wiesen Hoch- und Niedrigproteinsorten vergleichbare TKGs auf. Daher liefern die von MITRA & BHATIA (1984) präsentierten Daten keinen schlüssigen Beweis dafür, daß die einseitige Züchtung auf effizientere N-Translokation den Kornertrag senkt. Diese Überlegungen sind nur eingeschränkt auf Mais übertragbar, denn als C4-Art erreicht Mais die maximale Photosyntheserate bereits bei relativ geringen N-Konzentrationen in den Blättern (SINCLAIR & HORIE 1989).

Konkurrenz von Kohlenhydratsynthese und N-Metabolismus um Energie

Wegen der bereits hohen N-Ernteindizes sind bedeutende Zuwächse im Proteinertrag wohl nur über eine höhere N-Aufnahme zu erreichen. Nach PENNING DE VRIES et al. (1974) lassen sich mit 1 g Glukose 0,83 g Stärke, aber nur 0,4 g Protein produzieren. Hochproteinsorten müssen daher zusätzliche Energie in die Aufnahme und Reduktion von Nitrat und die weiteren Schritte der Proteinbildung investieren. Die Konkurrenz von Kohlenhydratsynthese und N-Metabolismus um Energie könnte folglich den Proteinertrag limitieren und die bekannte negative Korrelation von Ertrag und Proteinkonzentration hervorrufen (BHATIA & RABSON 1976). Die quantitativen Vorhersagen von PENNING DE VRIES et al. (1974) wurden inzwischen experimentell bestätigt (CHAMPIGNY et al. 1991, LE VAN QUY et al. 1991). Dennoch weist die Hypothese von BHATIA & RABSON (1976) einige Schwächen auf. PENNING DE VRIES et al. (1974) gehen in ihrer Analyse ausdrücklich davon aus, daß Nitrat heterotroph assimiliert wird, d. h. die für den Assimilationsprozeß benötigten Reduktionsäquivalente stammen ausschließlich aus der Oxidation von organischen Säuren und Kohlenhydraten. BHATIA & RABSON (1974) räumen selbst ein, daß Nitrat auch autotroph assimiliert werden kann, d. h. die Nitratasimilation findet in chlorophyllhaltigen Geweben während der Lichtphase statt, wobei reduziertes Ferredoxin aus dem Photosystem I als Elektronendonator fungiert. Der Energiebedarf für die autotrophe Nitratasimilation ist nur etwa halb so hoch wie für die heterotrophe Variante, u. a. weil keine Verluste durch Photorespiration auftreten (SCHRADER & THOMAS 1981). Wenn infolge hoher Einstrahlung und geringer CO₂-Fixierung photochemische Energie im Überschuß vorhanden ist, sollten zumindest die in den Chloroplasten lokalisierten Komponenten der Nitratasimilation, also die Schritte vom Nitrit bis zum Glutamat, überhaupt keine energetischen Kosten für die Pflanze verursachen (SCHRADER & THOMAS 1981, PATE & LAYZELL 1990). MIFLIN (1980) hält es sogar für möglich, daß unter diesen Bedingungen auch die im Cytoplasma stattfindende Reduktion von Nitrat zu Nitrit den Energiehaushalt der Pflanzen nicht belastet. Bei intensiver Einstrahlung kann durch die Assimilation von Nitrat überschüssige photochemische Energie vernichtet werden. Dies kann sich günstig für das Pflanzenwachstum auswirken, wenn da-

durch Schäden am Photosyntheseapparat vermieden werden (SMIRNOFF & STEWART 1985). Insbesondere bei hohem N-Angebot reduzieren die im gemäßigten Klima angebauten Getreidearten einen großen Anteil (bis zu 90%) des aufgenommenen Nitrates im Sproß (ANDREWS 1986); die Nitratreduktaseaktivität ist am höchsten in den oberen Blättetagen (SIMMONS & MOSS 1978) und während der Mittagszeit (ROBIN 1979), also an Orten und zu Zeiten intensiver Einstrahlung. All diese und eine Reihe weiterer (FOYER et al. 1994) Pflanzeigenschaften können als Strategien zur Minimierung der Konkurrenz zwischen Kohlenhydratsynthese und N-Metabolismus um Energie aufgefaßt werden.

Zusätzlich aufgenommenener N verursacht nicht nur energetische Kosten, sondern kann auch energetische Gewinne bringen (MIFLIN 1980). Ein großer Teil dieses N wird in Form von RubP-Carboxylase (C3- und C4-Pflanzen) und PEP-Carboxylase (nur C4-Pflanzen) im Blattapparat zeitweise zwischengelagert, die Konzentration von RubP-Carboxylase-N steigt mit zunehmender N-Düngung (WUEST & CASSMAN 1992b). Zusätzlich aufgenommenener N kann also durch eine höhere Photosyntheserate (EVANS 1983, SINCLAIR & HORIE 1989) und eine längere Blattflächen-dauer die Photosyntheseleistung des Bestandes erhöhen und so die energetischen Kosten der N-Assimilation wieder ausgleichen oder sogar überkompensieren. Im Einklang mit diesen Überlegungen fanden wir in Weizenbeständen, daß nach Nitratdüngung während der Blüte die Konzentration an löslichen Kohlenhydraten im Sproß zunächst sank (BÄNZIGER et al. 1994b). Dies war zu erwarten, weil C-Skelette und Energie für die Nitratasimilation benötigt werden. Der Abfall war jedoch weitaus geringer als von PENNING DE VRIES et al. (1974) vorhergesagt, was darauf hinweist, daß zumindest ein Teil des Nitrates autotroph assimiliert wurde. Mit der Zeit stieg die Konzentration an löslichen Kohlenhydraten wieder auf das Niveau der Kontrolle an, offensichtlich infolge der erhöhten Photosyntheserate und der verzögerten Seneszenz des Blattapparates.

Es lassen sich noch weitere Argumente gegen die Hypothese von BHATIA & RABSON (1976) vorbringen. N-Düngung zum Ährenschieben vermag den Proteinertrag signifikant zu erhöhen. Wenn die Konkurrenz zwischen Kohlenhydratsynthese und N-Metabolismus um Lichtenergie wirklich so bedeutsam wäre wie von BHATIA & RABSON (1976) postuliert, müßten die Kornerträge aufgrund der hohen energetischen Kosten der Proteinbildung sinken. Dies ist jedoch in aller Regel selbst bei hohen N-Gaben nicht der Fall (KÄMPF & GÜNDEL 1973, GLIEMEROTH & KÜBLER 1977, ZERULLA & KNITTEL 1988, BÄNZIGER et al. 1994a und 1994b). In diesem Zusammenhang sollte nicht unerwähnt bleiben, daß mit zunehmender Ertragsleistung der Sorten nicht nur die Proteinkonzentration, sondern in vergleichbarem Ausmaße auch die Konzentrationen der Mineralstoffe sinken (PETERSON et al. 1983, CALDERINI et al. 1995, FEIL & FOSSATI 1995). Dies ist als weiterer Hinweis zu werten, daß die inverse Beziehung zwischen Ertrag und Proteinkonzentration kein bioenergetisches Problem ist. Die Situation ist anders zu beurteilen, wenn als Resultat des Zuchtfortschritts der Ertrag zukünftiger Sorten photonenlimitiert sein sollte oder genetisch veränderte Getreidesorten zur symbiontischen N₂-Fixierung befähigt sind.

Verfügbarkeit von N

Wie bereits erwähnt, erzeugen Getreidesorten mit recht unterschiedlicher Ertragsleistung häufig ähnliche Pro-

teinertträge. Wenn das N-Angebot durch Düngung erhöht wird, reagieren alle Sorten mit steigenden Proteinerträgen (BÄNZIGER et al. 1992). Eine mögliche Erklärung für die geringe genotypische Variabilität im Proteinertrag ist somit, daß die Verfügbarkeit von N den Proteinertrag limitiert (MIFLIN 1980). Wenn dies zutrifft, könnte die Züchtung auf Protein zumindest bei ökonomisch und ökologisch akzeptabler N-Düngung durch die mangelnde Verfügbarkeit von N erschwert oder sogar verunmöglicht werden (SCHOLZ 1984a und 1984b, FEIL 1992 und 1996). Ein Indiz für eine ausreichende Verfügbarkeit von N ist das Auftreten größerer Mengen an mineralischem N (N_{\min}) im Boden gegen Ende der Kornfüllung. Nennenswerte Quantitäten an Rest- N_{\min} werden meist nur bei sehr hoher N-Düngung ($>225 \text{ kg N ha}^{-1}$) nachgewiesen (FAHNERT 1988, CZAUDERNA 1992, ENGELS 1993, RICHARDS et al. 1996). Bei niedriger bis moderater N-Düngung sind die Rest- N_{\min} -Gehalte des Bodens dagegen meist nur gering (WENTZIEN et al. 1985, KUHLMANN et al. 1988, FISCHBECK et al. 1990, BÄNZIGER et al. 1994a, NIEDER et al. 1993, BERTHOLDSSON & STOY 1995, NEETESON 1995, GÖHLICH 1996). Dieser N stammt wahrscheinlich teilweise aus Mineralisationsprozessen, die während der Abreife der Bestände abließen, also nachdem die Pflanzen kein N mehr zu absorbieren vermochten. Ferner könnte gelegentlich Wassermangel die Aufnahme von N aus den oberen Bodenschichten verhindert haben. Somit dürften die zur Zeit der Erntereife gefundenen N_{\min} -Mengen in vielen Fällen nie wirklich pflanzenverfügbar gewesen sein.

Dünger-N wird nur selten vollständig ausgenutzt (TINKER 1979, RIGA et al. 1988, BÄNZIGER et al. 1994a, PANSE et al. 1994, BERTHOLDSSON & STOY 1995, GRILLS et al. 1997, SIELING & HANUS 1997). Wenn kein oder nur wenig Rest- N_{\min} vorgefunden wird, ist offenbar pflanzenverfügbarer N aus dem Wurzelraum verschwunden. Unter durchschnittlichen Bedingungen dürfte die biologische Immobilisierung von mineralischem N der bedeutsamste N-Verlustprozeß sein; in den Böden des gemäßigten Klimas wird ca. 25 bis 30% des applizierten Dünger-N in die organische Substanz des Bodens eingebaut (KELLEY & STEVENSON 1995). Weitere Verlustprozesse sind Nitratauswaschung, Denitrifikation, Ammoniakverflüchtigung und die Fixierung von Ammonium in Tonmineralen. Die Pflanzenbestände konkurrieren mit den Verlustprozessen um pflanzenverfügbaren N. Zukünftige Hochproteinsorten sollten daher befähigt sein, den im Boden vorhandenen mineralischen N möglichst schnell aufzunehmen, um N-Verluste durch die oben genannten Prozesse zu vermeiden. Längere Vegetationszeiten, wie von POLLMER et al. (1979) zur Erhöhung der Kornproteinkonzentration bei Mais vorgeschlagen, bringen zumindest in N-limitierten Systemen nur geringe Vorteile, weil nur N aus der laufenden Mineralisation aufgenommen werden kann und zudem davon auszugehen ist, daß infolge dieser Selektionsstrategie neben dem Proteinertrag auch der Kornertrag erhöht wird, d. h. das Kornprotein wird verdünnt. Tatsächlich wiesen in unseren Untersuchungen Maissorten mit sehr stark divergierender Vegetationsdauer keine Unterschiede in der Kornproteinkonzentration auf (FEIL et al. 1992). COX et al. (1985) fanden in einem Weizensortiment sogar signifikante negative Korrelationen zwischen Vegetationsdauer und Kornproteinkonzentration.

Bedeutung des Wurzelwachstums für die N-Aufnahmeleistung

Sicherlich wird ein schneller Aufbau eines tiefgreifenden und hinreichend dichten Wurzelsystems die Gefahr der

Nitratauswaschung insbesondere zu Beginn der Vegetation reduzieren. Ansonsten ist die Bedeutung des Wurzelwachstums für die N-Aufnahmeleistung aber umstritten. Während des Schossens ist der Boden bereits relativ gut durchwurzelt. Wenn Nitrat überwiegend via Massenfluß an die Wurzeln angeliefert wird, dürften Sortenunterschiede im Wurzelwachstum eher unbedeutend für die Nitrataufnahme sein. Verschiedene Untersuchungen zeigen jedoch, daß ein beträchtlicher Teil des aufgenommenen Nitrates durch Diffusion zu den Wurzeln gelangt (STREBEL & DUYNISVELD 1989, KAGE 1997). Zu beachten ist ferner, daß einfache Modelle die Bedeutung des Wurzelwachstums für die Aufnahme von Nitrat unterschätzen, weil sowohl Wurzeln als auch Nitrat ungleichmäßig im Profil verteilt sind, der Kontakt zwischen Wurzeln und Boden nicht immer gegeben ist und nicht alle Wurzelsegmente gleichermaßen zur N-Aufnahme befähigt sind (WIESLER & HORST 1994). Somit ist ein Zusammenhang zwischen N-Aufnahmeleistung und Wurzellängendichte, wie von WIESLER & HORST (1994) in einem Maissortiment gefunden, durchaus plausibel. Eine hohe Wurzellängendichte dürfte insbesondere dann günstig sein, wenn das in kolloidreichen Böden wenig mobile Ammonium in Kombination mit Nitrifikationsinhibitoren appliziert wird. Nach MENGEL et al. (1990) wird nichtaustauschbares Ammonium in den Zwischenschichten von Tonmineralen nur in der unmittelbaren Umgebung von Wurzeln freigesetzt, so daß für die Nutzung dieser N-Quelle eine hohe Wurzellängendichte vorteilhaft zu sein scheint. Es gibt also durchaus einige Hinweise, wonach ein intensiveres Wurzelwachstum die Ausbeutung der N-Vorräte des Bodens verbessern könnte. Nicht unbeachtet bleiben sollen jedoch Befunde, wonach Wurzelmasse und Denitrifikationsaktivitäten in der Rhizosphäre positiv korreliert sind (KLEMETSSON et al. 1987).

Bei kleinkörnigen Getreidearten wurde während der Züchtungsgeschichte in vielen Fällen nur der Ernteindex erhöht, während die Biomasse unverändert blieb (FEIL 1992). Vor diesem Hintergrund stellte KRAMER (1979) die Hypothese auf, daß die unbewußte Selektion auf weniger Stroh Fortschritte im Proteinertrag erschwert, weil die Speicherkapazität der Pflanzen für N reduziert wird. KRAMER (1979) fordert daher, höhere Kornerträge über höhere Biomassen zu realisieren. Dieser Argumentation könnte man folgen, wenn es eine allgemeine Obergrenze für die N-Konzentration im Stroh gäbe. Wie aber zahlreiche Versuche zeigen, kann die N-Konzentration im Stroh durch N-Düngung stark gesteigert werden (Zitate siehe oben). Somit spricht nichts dagegen, daß auch biomassearme Sorten große N-Mengen im Sproß zu speichern vermögen. Andererseits wurde bei Hafer gefunden, daß Selektion auf Proteinertrag sowohl den Ernteindex als auch die vegetative Biomasse erhöht (MCFERSON & FREY 1992). Die scheinbaren Widersprüche lösen sich auf, wenn davon ausgegangen wird, daß biomassereiche Sorten nicht nur mehr oberirdische sondern auch mehr unterirdische Biomasse bilden und dadurch befähigt sind, die N-Vorräte des Bodens besser zu erschließen (oder/und mehr Exsudate in den Wurzelraum abzugeben; siehe unten). Folglich könnte sich die von KRAMER (1979) vorgeschlagene Selektionsstrategie, obwohl falsch begründet, als erfolgreich erweisen. Im Gegensatz zu den kleinkörnigen Getreidearten erzeugen ertragreiche Maissorten meist höhere Biomassen als weniger ertragreiche Sorten. Moderne Maissorten verfügen zudem über einen höheren Ernteindex als ihre Vorgänger, die Steigerung der Biomasse scheint aber die für den Ertragsfortschritt wichtigere Komponente gewesen zu sein (TOLLENAAR 1989). Diese Besonderheit erklärt

vielleicht, weshalb in Maissortimenten häufig kein klarer Zusammenhang zwischen Ertrag und Proteinkonzentration zu erkennen ist und gelegentlich auch Hohertragsorten vergleichsweise hohe Proteinkonzentrationen aufweisen (BEAUCHAMP et al. 1976, POLLMER et al. 1979, FEIL et al. 1990 und 1993b, TSAI et al. 1992, PIXLEY & BJARNASON 1993, RIZZI et al. 1995). In Übereinstimmung damit verursachte zumindest bei kanadischen Maissorten der Ertragsfortschritt keinen Abwärtstrend in der Kornproteinkonzentration (TOLLENAAR et al. 1994).

Pflanzeninterne Engpässe für die N-Aufnahme

Die N-Aufnahmerate wird nicht nur von der N-Konzentration im Boden und der Wurzelmorphologie bestimmt, sondern auch von pflanzeninternen Faktoren. Bei geringen N-Konzentrationen ist die Ausnutzung der N-Vorräte des Bodens nur möglich, wenn der C_{\min} -Wert (C_{\min} = externe N-Konzentration, bei der N-Efflux und N-Influx gleich groß sind) niedrig ist. Insbesondere unmittelbar nach Dünger-Applikationen und in Perioden hoher N-Mineralisierung würde eine hohe maximale Netto-Influxrate (I_{\max}) von Nitrat dazu beitragen, den Umfang der Verluste an pflanzenverfügbarem N aus dem Boden zu reduzieren. Für die Aufnahme von Nitrat wird Energie benötigt, die in Form von Kohlenhydraten angeliefert werden muß. Bisher wurde jedoch noch nicht gezeigt, daß unter Feldbedingungen die N-Aufnahme durch eine unzureichende Translokation von Kohlenhydraten vom Sproß in die Wurzeln limitiert werden kann (ENGELS & MARSCHNER 1995). Offenbar gibt es Rückkopplungsmechanismen, welche die Aufnahme von Nitrat regulieren. Die positive Korrelation zwischen Nitratrefflux und Nitratkonzentration in den Wurzeln (DEANE-DRUMMOND & GLASS 1983, TEYKER et al. 1988) könnte dahingehend interpretiert werden, daß ein schneller Abtransport des absorbierten Nitrates bzw. anderer Signalstoffe in den Sproß den Efflux von Nitrat zu senken vermag. Nach BEN ZIONI et al. (1971) wird die Nitrat-Aufnahme der Pflanzen durch den Umfang der Nitratassimilation im Sproß reguliert, wobei bei der Nitratreduktion synthetisiertes Malat zu den Wurzeln transportiert und dort decarboxyliert wird; die Carboxylgruppen werden gegen Nitrat ausgetauscht. In einem von COOPER & CLARKSON (1989) vorgeschlagenen Modell wird die N-Aufnahme der Wurzeln durch die Menge des Amino-N im Transport-Pool der Gesamtpflanze gesteuert. Möglicherweise sind beide Mechanismen an der Regulation der Nitrataufnahme beteiligt, wobei der erste Mechanismus hauptsächlich vor der Kornfüllung agiert, während der zweite Mechanismus vornehmlich während der Kornfüllung wirksam wird, wenn aufgrund der intensiven Proteolyse in den Blättern das Phloem mit Aminosäuren angereichert ist (IMSANDE & TOURAINÉ 1994). Die Existenz von Rückkopplungsmechanismen läßt vermuten, daß eine schnelle Umsetzung von Nitrat in Protein bzw. eine forcierte Einlagerung von Protein in die Körner generell beschleunigend auf die N-Aufnahme wirkt. Obwohl zahlreiche Prozesse an der Nitratassimilation beteiligt sind, wird zumeist die Aktivität der Nitratreduktase als begrenzender Faktor für die Nitratassimilation angesehen (HAGEMAN 1979, BEEVERS & HAGEMAN 1980, CAMPBELL & SMARELLI 1986). In der Tat wurden bei verschiedenen Getreidearten positive Beziehungen zwischen sortenspezifischer N-Akkumulation im Sproß und Nitratreduktaseaktivität gefunden (CROY & HAGEMAN 1970, DECKARD et al. 1973 und 1977, DALLING & LOYN 1977, DECKARD & BUSCH 1978, FEIL et al. 1993a). Die Effizienz der Nitratassimilation kann allerdings auch durch

die mangelnde Verfügbarkeit von NAD(P)H bzw. Kohlenhydraten am Ort der Nitratreduktion und die räumliche Trennung von Nitratspeicherung und Nitratreduktion beeinträchtigt werden (ENGELS & MARSCHNER 1995, MARSCHNER 1995).

Die Abwesenheit von N_{\min} im Boden gegen Ende des Vegetationszyklus beweist also nicht, daß eine züchterische Verbesserung der N-Akkumulation im Sproß unmöglich ist. Vielmehr könnte die Ausnutzung von Dünger-N und bodenbürtigem N erhöht werden, indem die N-Vorräte des Bodens durch optimiertes Wurzelwachstum schneller erschlossen und die physiologischen Engpässe für die N-Aufnahme beseitigt werden. Ersteres dürfte bei geringer bis mittlerer N-Verfügbarkeit besonders wichtig sein, während letzteres insbesondere bei hohem N-Angebot vorteilhaft wäre.

N-Verluste der Pflanzen

Die in zahlreichen Untersuchungen gefundenen Sortenunterschiede in der Menge an Sproß-N können aber auch noch andere als die oben erwähnten Ursachen haben. Sowohl unter- wie auch oberirdische Organe von Getreidepflanzen verlieren bereits aufgenommenen N (DAIGGER et al. 1976, MORGAN & PARTON 1989, WEILAND & TA 1992, FRANCIS et al. 1993, JANZEN & BRUINSMA 1993, VOS et al. 1993, MATTSON & SCHJOERRING 1996), wobei die Verluste mit zunehmender N-Düngung steigen (DAIGGER et al. 1976, FRANCIS et al. 1993). Die Entfernung von Körnern aus Maiskolben, also die Reduktion der Sink-Kapazität für N, führte zu einer erhöhten Ausscheidung von N in die Rhizosphäre (ZINK & MICHAEL 1985). Demnach könnte die Züchtung auf Kornertrag N-Verluste durch Exsudation verringern. N-Verluste vom Sproß können auf Emission von diversen Gasen (Ammoniak, Amine, N_2 , NO, NO_2 , HCN), Blattfall und Auswaschung von N-haltigen Verbindungen durch Regen zurückgeführt werden (WETSELAAR & FARQUHAR 1980). Der Umfang der Ammoniakverluste wird sehr unterschiedlich beurteilt; in der Literatur wurden Werte von fast 0 bis $81 \text{ kg} \cdot \text{N} \cdot \text{ha}^{-1}$ genannt (MANNHEIM et al. 1997). Schweizer Untersuchungen ergaben Hinweise auf Ammoniakemissionen aus Weizenbeständen von bis zu $20 \text{ kg} \cdot \text{N} \cdot \text{ha}^{-1}$ (NEFTEL et al. 1997), während MANNHEIM et al. (1997) sehr geringe Ammoniakverluste beobachteten. Pflanzen geben nicht nur Ammoniak an die Atmosphäre ab, sondern stellen auch einen potentiellen Sink für atmosphärisches Ammoniak dar. Folglich kann ein Teil des verlorenen Ammoniaks wieder vom Bestand aufgenommen werden (SHARPE & HARPER 1997). Ammoniak entsteht bei verschiedenen Prozessen (MANNHEIM et al. 1997), u. a. bei der Photorepiration. Verstärkte Ammoniakemissionen können provoziert werden, indem Enzyme, die an der Reassimilation des durch Photorespiration freigesetzten Ammoniaks beteiligt sind, gehemmt werden (FOSTER & STUTTE 1986). Man kann also vermuten, daß eine effizientere Reassimilation von Ammoniak der Schlüssel zu geringeren N-Verlusten durch Ammoniakverflüchtigung ist. Sorten können sich offenbar in der Höhe der Ammoniakemission (STUTTE & DA SILVA 1981, HUSTED et al. 1996) bzw. der N-Verluste allgemein (CHEVALIER & SCHRADER 1977) unterscheiden. Somit scheint die züchterische Verbesserung des Proteintrages durch reduzierte Verluste von bereits assimiliertem N nicht ausgeschlossen. Die Existenz von N-Verlusten zeigt, daß der N-Ernteindex kein zuverlässiger Indikator für die N-Translokationseffizienz von Sorten ist, denn Sortenunterschiede im N-Ernteindex können auch durch unterschiedliche N-Verluste zustande kommen.

Ferner ist diesen Ausführungen zu entnehmen, daß die Ausnutzung von Dünger-N unter Umständen massiv unterschätzt wird.

Weitere potentielle N-Quellen

Pflanzenwurzeln vermögen die Zersetzung von organischer Substanz und damit die Mineralisation von N zu stimulieren (CLARHOLM 1989, ROBINSON et al. 1989, BOTTNER et al. 1991, CORTEZ & CHERQUI 1991, GRIFFITHS & ROBINSON 1992) oder auch zu verringern (DORMAAR 1990). Mit Getreidewurzeln assoziierte N_2 -bindende Bakterien können einen, wenn auch unter den Bedingungen des kühl-gemäßigten Klimas kleinen positiven Beitrag zur N-Bilanz eines Standortes liefern, wobei die Effizienz der N_2 -Fixierung mit zunehmender Verfügbarkeit von mineralischem N sinkt (IDRIS et al. 1981). Da sowohl die Stimulation der N-Mineralisation wie auch die Aktivität von N_2 -Fixierern in der Rhizosphäre von der Quantität und Qualität der von den Wurzeln freigesetzten C-Substrate abhängig sind, ist es durchaus möglich, daß die bei aktuellen Sorten beobachtete Variation in der N-Akkumulation im Sproß zumindest teilweise auf sortenspezifische Rhizosphäreigenschaften zurückgeht. Somit spricht nichts dagegen, daß die Nutzung der oben genannten N-Quellen durch Züchtung verbessert werden kann (JAGNOW 1990). Allerdings wird die theoretisch mögliche zusätzliche N-Aufnahme infolge intensiverer Exsudation von niedermolekularen C-Verbindungen als eher gering angesehen (GRIFFITHS & ROBINSON 1992); ferner kann die Freisetzung von C in die Rhizosphäre Denitrifikationsaktivitäten fördern (KLEMEDTSSON et al. 1987). Zudem scheinen hohe N_2 -Fixierungsleistungen von assoziierten diazotrophen Bakterien an C4-Pflanzen und tropische/subtropische Umweltbedingungen gebunden zu sein (MARSCHNER 1995).

Konsequenzen und Bewertung der bisherigen Forschungsergebnisse

Aus physiologischer Sicht ist die Selektion auf höhere Proteinträge selbst dann nicht aussichtslos, wenn gegen Ende der Kornfüllung kein mineralischer N mehr im Boden nachweisbar ist. Der für die zusätzliche Proteinbildung erforderliche N kann aus mehreren N-Pools stammen, deren Ausbeutung zum Teil unterschiedliche Strategien erfordern. Der Umfang der jeweiligen N-Pools und die den Proteintrag limitierenden Faktoren sind standort- und bewirtschaftungsspezifisch. Es ist daher nicht auszuschließen, daß in einer bestimmten Region entwickelte Hochproteinsorten (JOHNSON & MATTERN 1987) anderswo keine Besonderheiten aufweisen (CORPUZ et al. 1983, BLACKMAN & PAYNE 1987, BERTHOLDSSON & STOY 1995) oder daß Sortenunterschiede in der N-Aufnahme nur bei hoher N-Verfügbarkeit und geringer Bodenfeuchtigkeit auftreten (BRAUN & FISCHBECK 1975).

Um die Proteinkonzentration auf einem akzeptablen Niveau zu stabilisieren, müssen die genetischen Zuwächse im Korntrag und Proteintrag in etwa gleich groß sein. Wenn wir von einem heutigen Ertragsniveau von Weizen von $8 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ und einer Ziel-Proteinkonzentration von 12% ausgehen, würde ein durch Züchtung realisierter Mehrertrag von 25% einen Zuwachs im Protein-N-Ertrag von etwa $40 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ erfordern. Unter durchschnittlichen Bedingungen kann der Mehrbedarf an N zumindest rechnerisch schon über eine bessere Verwertung von Dünger-N gedeckt werden, denn bei Düngung von 160 bis $200 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$ und einer scheinbaren Dünger-N-Ausnutzung von 50 bis 75% werden je nach Szenario etwa 40 bis 100 kg

Dünger-N $\cdot \text{ha}^{-1}$ nicht von den Pflanzen aufgenommen. Im Falle eines genetischen Ertragsfortschritts von 50% müßte der Protein-N-Ertrag sogar um ca. $80 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ steigen, wenn die Proteinkonzentration konstant bleiben soll. Selbst bei optimaler Ausnutzung aller oben erwähnten N-Pools dürfte es schwierig oder sogar unmöglich sein, so große N-Mengen für die zusätzliche Proteinbildung bereitzustellen, ohne die N-Düngung zu erhöhen, zumal eine vollständige Verwertung von Dünger-N wegen der intensiven Konkurrenz zwischen Kulturpflanze und Bodenmikroorganismen um N wohl kaum zu erreichen ist. Ferner ist zu bedenken, daß die Ausnutzung von Dünger-N unabhängig von der Berechnungsmethode (15 N- bzw. Differenzmethode) unterschätzt wird, wenn die N-Verluste der Pflanzen während der Vegetation und die in den Wurzeln gespeicherten N-Mengen nicht berücksichtigt werden.

In der Diskussion um die Möglichkeiten der Züchtung auf Protein sollte nicht übersehen werden, daß aus der angestrebten vollständigen Ausnutzung von Dünger-N bei gleichzeitiger maximaler Verwertung von bodenbürtigem mineralischen N mit einiger Wahrscheinlichkeit negative N-Bilanzen resultieren. Negative N-Bilanzen können schon mittelfristig die N-Mineralisierungskapazität des Standortes beeinträchtigen und zu deutlichen Ertragsdepressionen führen (KNITTEL & ZERULLA 1987).

Angesichts dieser Probleme liegt es nahe, die Selektion auf Protein aufzugeben und die vom Markt geforderte Proteinkonzentration durch entsprechende N-Düngung zu realisieren. Obwohl die Aufgabenteilung zwischen Züchter und Getreideproduzent höchstwahrscheinlich den Zuchtfortschritt im Korntrag beschleunigt, wird der falsche Weg beschritten: Zwar läßt sich die Kornproteinkonzentration durch N-Düngung auf das gewünschte Niveau anheben, jedoch verschlechtert sich die Verwertung von Dünger-N mit zunehmender N-Düngung (PANSE et al. 1994, SIELING & HANUS 1997). Somit steigt beim Anbau von immer ertragreicheren Sorten mit unveränderter N-Ökonomie die Gefahr von umweltrelevanten N-Verlusten. Wenn hohe Kornproteinkonzentrationen angestrebt werden und Umweltbelastungen durch N-Düngung vermieden werden sollen, müssen Hohertragsorten entwickelt werden, die den heutigen Sorten hinsichtlich der Konvertierung von Dünger-N in Kornprotein deutlich überlegen sind.

Anders ist die Situation zu beurteilen, wenn Getreide in erster Linie als Lieferant von Kohlenhydraten betrachtet wird und niedrige Proteinkonzentrationen akzeptiert werden. Die infolge des genetischen Ertragsfortschritts bei unveränderter N-Düngung zwangsläufig sinkende ernährungsphysiologische Qualität von Getreide müßte dann durch andere Proteinquellen, insbesondere Leguminosen, ausgeglichen werden (CLARK 1978). Beim Brotweizen müßte die Kleberqualität weiter verbessert werden, um die Backqualität trotz sinkender Proteinkonzentration auf einem akzeptablen Niveau zu halten oder sogar zu verbessern. Natürlich sollte die gelegentlich vorzufindene ertragsunabhängige Variation in der Proteinkonzentration (FEIL et al. 1990 und 1993b, FOSSATI et al. 1993, SCHULTHESS et al. 1997) genutzt werden, um gute Kornträge mit einer möglichst hohen Proteinkonzentration zu kombinieren.

Literatur

AUFHAMMER, G. & G. FISCHBECK, 1964: Ergebnisse von Gefäß- und Feldversuchen mit dem Nachbau keimfähiger Gersten- und Hafersorten aus dem Grundstein des 1832 errichteten Nürnberger Stadttheaters. Z. Pflanzenzüchtg. **51**, 354–373.

- ANDERSON, E. L., E. J. KAMPRATH & R. H. MOLL, 1984: Nitrogen fertility effects on accumulation, remobilization, and partitioning of N and dry matter in corn genotypes differing in prolificacy. *Agron. J.* **76**, 397–404.
- ANDREWS, M., 1986: The partitionings of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. *Plant, Cell, Environm.* **9**, 511–519.
- AUSTIN, R. B., J. BINGHAM, R. D. BLACKWELL, L. T. EVANS, M. A. FORD, C. L. MORGAN & M. TAYLOR, 1980: Genetic improvement in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *J. Agric. Sci., Camb.* **94**, 675–689.
- AUSTIN, R. B., M. A. FORD, C. L. MORGAN & D. YEOMAN, 1993: Old and modern wheat cultivars compared on the Broadbalk wheat experiment. *Eur. J. Agron.* **2**, 141–147.
- BÄNZIGER, M., 1992: Nitrogen efficiency of spring wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). Diss. ETH Zürich.
- BÄNZIGER, M., B. FEIL & P. STAMP, 1994b: Competition between nitrogen accumulation and grain growth for carbohydrates during grain-filling of wheat. *Crop Sci.* **34**, 440–446.
- BÄNZIGER, M., B. FEIL, J. E. SCHMID & P. STAMP, 1991: Relationship between grain yield and grain nitrogen concentration of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Vortr. Pflanzenzüchtg.* **20**, 284–292.
- BÄNZIGER, M., B. FEIL, J. E. SCHMID & P. STAMP, 1992: Genotypic variation in grain N content of wheat as affected by mineral N supply in the soil. *Eur. J. Agron.* **1**, 155–162.
- BÄNZIGER, M., B. FEIL, J. E. SCHMID & P. STAMP, 1994a: Utilization of late-applied nitrogen by spring wheat genotypes. *Eur. J. Agron.* **3**, 63–69.
- BEAUCHAMP, E. G., L. W. KANNENBERG & R. B. HUNTER, 1976: Nitrogen accumulation and translocation in corn genotypes following silking. *Agron. J.* **68**, 418–422.
- BEEVERS, L. & R. H. HAGEMAN, 1980: Nitrate and nitrite reduction. – In: MIFLIN, B. J. (Hrsg.) *The Biochemistry of Plants*. Vol. 5. Amino Acids and Derivates. Academic Press, 115–168.
- BEN ZIONI, A., Y. VAADIA & S. H. LIPS, 1971: Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products of the shoots. *Physiol. Plant.* **24**, 288–290.
- BERTHOLDSSON, N.-O. & V. STOY, 1995: Yields of dry matter and nitrogen in highly diverging genotypes of winter wheat in relation to N-uptake and N-utilization. *J. Agron. Crop Sci.* **175**, 285–295.
- BHATIA, C. R. & R. RABSON, 1976: Bioenergetic considerations in cereal breeding for protein improvement. *Science* **194**, 1418–1421.
- BLACKMAN, J. A. & P. I. PAYNE, 1987: Grain quality. – In: LUPTON, F. G. H. (Hrsg.) *Wheat Breeding*. Chapman and Hall, 455–485.
- BORGHI, B., M. CORBELLINI, M. CATTANEO, M. E. FORNASARI & L. ZUCHELLI, 1986: Modification of the sink/source relationships in bread wheat and its influence on grain yield and grain protein content. *J. Agron. Crop Sci.* **157**, 245–254.
- BOTTNER, P., J. CORTEZ & Z. SALLIH, 1991: Effect of living roots on carbon and nitrogen of the soil microbial biomass. – In: ATKINSON, D. (Hrsg.) *Plant Root Growth*. Blackwell Scientific Publications, 201–210.
- BRAUN, H. & G. FISCHBECK, 1975: Untersuchungen über sortenunterschiedliche Stickstoffaufnahme bei zwei Winterweizensorten. *Z. Acker- und Pflanzenbau* **141**, 141–150.
- BULMAN, P., D. E. MATHER & D. L. SMITH, 1993: Genetic improvement of spring barley cultivars in eastern Canada from 1910 to 1988. *Euphytica* **71**, 35–48.
- CALDERINI, D. F., S. TORRES-LÉON & G. A. SLAFER, 1995: Consequences of wheat breeding on nitrogen and phosphorus yield, grain nitrogen and phosphorus concentration and associated traits. *Ann. Bot.* **76**, 315–322.
- CAMPBELL, W. H. & J. SMARELLI, 1986: Nitrate reductase: Biochemistry and regulation. – In: NEYRA, C. (Hrsg.) *Biochemical Basis of Plant Breeding*. CRC Press, Boca Raton, FL, Vol. II, 1–39.
- CANEVARA, M. G., M. ROMANI, M. CORBELLINI, M. PERENZIN & B. BORGHI, 1994: Evolutionary trends in morphological, physiological, agronomical and qualitative traits of *Triticum aestivum* L. cultivars bred in Italy since 1900. *Eur. J. Agron.* **3**, 175–185.
- CHAMPIGNY, M.-L., LE VAN QUY, M.-H. VALADIER & A. MOYSE, 1991: Short-term effects of nitrate on CO₂ photoassimilation and sucrose synthesis in wheat leaves. *C.R. Acad. Sci. Paris* **312**, Série III, 469–476.
- CHEVALIER, P. & L. E. SCHRADER, 1977: Genotypic differences in nitrate absorption and partitioning of N among plant parts in maize. *Crop Sci.* **17**, 897–901.
- CLARHOLM, M., 1989: Effects of plant-bacterial-amoebal interactions on plant uptake of nitrogen under field conditions. *Biol. Fert. Soils* **8**, 373–378.
- CLARK, H. E., 1978: Cereal-based diets to meet protein requirements of adult man. *Wld. Rev. Nutr. Diet.* **32**, 27–48.
- COFFMAN, W. R. & B. O. JULIANO, 1987: Rice. – In: OLSON, R. A. & K. J. FREY (Hrsg.) *Nutritional Quality of Cereal Grains: Genetic and Agronomic Improvement*. Agronomy Monograph no. **28**, ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, USA, 101–131.
- COOPER, H. D. & D. T. CLARKSON, 1989: Cycling of amino-nitrogen and other nutrients between shoots and roots in cereals – a possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake. *J. Exp. Bot.* **40**, 753–762.
- CORPUZ, L. M., G. M. PAULSEN, E. G. HEYNE & K. F. FINNEY, 1983: Reselection of hard red winter wheat cultivar Lancota for high grain protein content. *Euphytica* **32**, 607–615.
- CORTEZ, J. & A. CHERQUI, 1991: Plant growth and the mineralization of adsorbed ¹⁴C- and ¹⁵N-labelled organic compounds. *Soil Biol. Biochem.* **23**, 261–267.
- COX, M. C., C. O. QUALSET & D. W. RAINS, 1985: Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. I. Dry matter and nitrogen accumulation. *Crop Sci.* **25**, 430–435.
- CROY, L. I. & R. H. HAGEMAN, 1970: Relationship of nitrate reductase activity to grain protein production in wheat. *Crop Sci.* **10**, 280–285.
- CZAUDERNA, R., 1992: Ertragsbildung und Ertragsstruktur von Winterweizen unter besonderer Berücksichtigung des Stickstoffhaushaltes und der Nährstoffaneignung. Diss. Kiel.
- DAIGGER, L. A., D. H. SANDER & G. A. PETERSON, 1976: Nitrogen content of winter wheat during growth and maturation. *Agron. J.* **68**, 815–818.
- DALLING, M. J. & R. H. LOYN, 1977: Level of activity of nitrate reductase at the seedling stage as a predictor of grain nitrogen yield in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust. J. Agric. Res.* **28**, 1–4.
- DEANE-DRUMMOND, C. E. & A. D. M. GLASS, 1983: Short-term studies of nitrate uptake into barley plants using ion-specific electrodes and ³⁶ClO₃⁻. I. Control of net uptake by NO₃ efflux. *Plant Physiol.* **73**, 100–104.
- DECKARD, E. L. & R. H. BUSCH, 1978: Nitrate reductase assays as a prediction test for crosses and lines of spring wheat. *Crop Sci.* **18**, 289–293.
- DECKARD, E. L., R. J. LAMBERT & R. H. HAGEMAN, 1973: Nitrate reductase activity in corn leaves as related to yields of grain and grain protein. *Crop Sci.* **13**, 343–350.
- DECKARD, E. L., B. J. STOLZ & R. C. FROHBERG, 1987: Effects of past breeding efforts on productivity traits of hard spring wheat. *North Dakota Farm Res.* **45**, 3–7.
- DECKARD, E. L., K. A. LUCKEN, L. R. JOPPA & J. J. HAMMOND, 1977: Nitrate reductase activity, nitrogen distribution, grain yield, and grain protein of tall and semidwarf near isogenic lines of *Triticum aestivum* and *T. turgidum*. *Crop Sci.* **17**, 293–296.
- DELZER, B. W., R. H. BUSCH, R. H. & G. A. HARELAND, 1995: Recurrent selection for grain protein in hard red spring wheat. *Crop Sci.* **35**, 730–735.
- DESAI, R. M. & C. R. BHATIA, 1978: Nitrogen uptake and nitrogen harvest index in durum wheat cultivars varying in their grain protein concentration. *Euphytica* **27**, 561–566.
- DORMAAR, J. F., 1990: Effect of active roots on decomposition of soil organic materials. *Biol. Fert. Soils* **10**, 121–126.
- DRECCER, M. F., C. GRASHOFF & R. RABBINGE, 1997: Source-sink ratio in barley (*Hordeum vulgare* L.) during grain filling: effects on senescence and grain protein concentration. *Field Crops Res.* **49**, 269–277.
- DUBOIS, J.-B. & A. FOSSATI, 1981: Influence of nitrogen uptake and nitrogen partitioning efficiency on grain yield and grain protein concentration of twelve winter wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). *Z. Pflanzenzüchtg.* **86**, 41–49.

- DUDLEY, J. W., R. J. LAMBERT & I. A. DE LA ROCHE, 1977: Genetic analyses of crosses among corn strains divergently selected for percent oil and protein. *Crop Sci.* **17**, 111–117.
- ELLEN, J., 1993: Growth, yield and composition of four winter cereals. II. Nitrogen and carbohydrate economy. *Neth. J. Agric. Sci.* **41**, 235–246.
- ENGELS, C. & H. MARSCHNER, 1995: Plant uptake and utilization of nitrogen. – In: BACON, P. E. (Hrsg.) *Nitrogen Fertilization in the Environment*. Marcel Dekker, 41–81.
- ENGELS, T., 1993: Nitratauswaschung aus Getreide- und Zuckerrübenflächen bei unterschiedlichem N-Angebot. Diss. Hannover.
- EVANS, J., 1983: Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat. *Plant Physiol.* **72**, 297–302.
- FAHNERT, D., 1988: Stickstoffausnutzung, -überhänge und deren Auswirkung auf die Auswaschungsverluste, gemessen und dokumentiert an einem Stickstoffsteigerungsversuch in Getreide. VDLUFA-Schriftenreihe 28, Kongressband 1988, Teil II, 207–218.
- FEIL, B., 1992: Breeding progress in small grain cereals – a comparison of old and modern cultivars. *Plant Breeding* **108**, 1–11.
- FEIL, B., 1996: Extensivierung der Stickstoffdüngung. *Agrarforsch.* **3**, 271–274.
- FEIL, B. & G. GEISLER, 1989: Untersuchungen zur Aufnahme und Verteilung von Stickstoff bei alten und neuen Sommerweizensorten. *J. Agron. Crop Sci.* **162**, 49–56.
- FEIL, B. & D. FOSSATI, 1995: Mineral composition of triticale grains as related to grain yield and grain protein. *Crop Sci.* **35**, 1426–1431.
- FEIL, B., R. THIRAPORN & P. STAMP, 1993a: In vitro nitrate reductase activity of laboratory-grown seedlings as an indirect selection criterion for maize. *Crop Sci.* **33**, 1280–1286.
- FEIL, B., R. THIRAPORN & H. R. LAFITTE, 1993b: Accumulation of nitrogen and phosphorus in the grain of tropical maize cultivars. *Maydica* **38**, 291–300.
- FEIL, B., R. THIRAPORN, G. GEISLER & P. STAMP, 1990: Genotype variation in grain nutrient concentration in tropical maize grown during a rainy and a dry season. *Agronomie* **10**, 717–725.
- FEIL, B., R. THIRAPORN, G. GEISLER & P. STAMP, 1992: Yield, development and nutrient efficiency of temperate and tropical maize germplasm in the tropical lowlands II. Uptake and redistribution of nitrogen, phosphorus and potassium. *Maydica* **37**, 199–207.
- FINCK, M., 1994: Einfluss der Wechselwirkungen zwischen Gülledüngung, mineralischer N-Düngung, Bodenbearbeitung und Fungizidbehandlung auf Wachstum, N-Aufnahme, Ertrag und N-Verwertung bei Winterweizen. Diss. Kiel.
- FINKNER, R. E., M. D. FINKNER, R. M. GLAZE & G. MAESE, 1981: Genetic control for percentage grain protein and grain yield in grain sorghum. *Crop Sci.* **21**, 139–142.
- FISCHBECK, G., J. DENNERT & R. MÜLLER, 1990: N-Dynamik des Bodens, Ertragsbildung und Stickstoffentzug von Winterweizen bei unterschiedlicher Höhe und Verteilung der mineralischer N-Düngung. *J. Agron. Crop Sci.* **164**, 297–311.
- FISCHBECK, G., J. DENNERT & R. MÜLLER, 1993: Untersuchungen zur Optimierung der Aufnahme von Winterweizenbeständen durch ergänzende Düngungsmaßnahmen. *J. Agron. Crop Sci.* **171**, 82–95.
- FISHER, R. A. & P. C. WALL, 1976: Wheat breeding in Mexico and yield increases. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.* **42**, 139–148.
- FOSSATI, D., A. FOSSATI & B. FEIL, 1993: Relationship between grain yield and grain nitrogen concentration in winter triticale. *Euphytica* **71**, 115–123.
- FOSTER, E. F. & C. A. STUTTE, 1986: Glutamine synthetase activity and foliar nitrogen volatilization in response to temperature and inhibitor chemicals. *Ann. Bot.* **57**, 305–307.
- FOYER, C. H., J.-C. LESQUIRE, C. LEFEBVRE, J.-F. MOROT-GAUDRY, M. VINCENTZ & H. VAUCHERET, 1994: Adaptations of photosynthetic electron transport, carbon assimilation, and carbon partitioning in transgenic *Nicotiana plumbaginifolia* plants to changes in nitrate reductase activity. *Plant Physiol.* **104**, 171–178.
- FRANCIS, D. D., J. S. SCHEPERS & M. F. VIGIL, 1993: Postanthesis nitrogen losses from corn. *Agron. J.* **85**, 659–663.
- FREY, K. J., 1977: Protein in oats. *Z. Pflanzenzüchtg.* **78**, 185–215.
- GABILLARD, D. & R. ECOCHARD, 1986: Elaboration of protein yield in barley (*Hordeum vulgare* L.): A genetic approach. *Field Crops Res.* **14**, 63–73.
- GLIEMEROTH, G. & E. KÜBLER, 1977: Ertragsaufbau von Winterweizen bei unterschiedlich aufgeteilten Stickstoffmengen in Abhängigkeit von dem N-Mineralisierungsvermögen pseudovergleyter Parabraunerden. *J. Agron. Crop Sci.* **144**, 165–186.
- GÖHLICH, F., 1996: Stickstoffeffizienz von Sommerweizen (*Triticum aestivum* L.) während der frühen Vegetationsphase in Abhängigkeit von der Stickstoffverfügbarkeit und der Saatstärke. Diss. ETH Zürich.
- GOODING, M. J., G. SMITH, W. P. DAVIES & P. S. KETTLEWELL, 1997: The use of residual maximum likelihood to model grain quality characteristics of wheat with variety, climatic and nitrogen fertilizer effects. *J. Agric. Sci.* **128**, 135–142.
- GRIFFITHS, B. & D. ROBINSON, 1992: Root-induced nitrogen mineralization: A nitrogen balance model. *Plant Soil* **139**, 253–263.
- GRYLLS, J. P., J. WEBB & C. J. DYER, 1997: Seasonal variation in response of winter cereals to nitrogen fertilizer and apparent recovery of fertilizer nitrogen on chalk soils in southern England. *J. Agric. Sci.* **128**, 251–262.
- GUPTA, D., I. KOVACS & L. GASPAR, 1975: Protein quality traits and their relationships with yield and yield components of opaque 2 and analogous normal maize hybrids and inbred lines. *Theor. Appl. Gen.* **45**, 341–348.
- HAGEMAN, R. H., 1979: Integration of nitrogen assimilation in relation to yield. – In: Hewitt, E. J. & C.V. Cutting (Hrsg.) *Nitrogen Assimilation of Plants*. Academic Press, 591–611.
- HEITHOLT, J. J., L. I. CROY, N. O. MANESS & H. T. NGUYEN, 1990: Nitrogen partitioning in genotypes of winter wheat differing in grain N concentration. *Field Crops Res.* **23**, 133–144.
- HOSHINO, T. & H. SEKO, 1996: History of wheat breeding for a half century in Japan. *Euphytica* **89**, 215–221.
- HUSTED, S., M. MATTSON & J. K. SCHJØERRING, 1996: Ammonia compensation points in two cultivars of *Hordeum vulgare* L. during vegetative and generative growth. *Plant, Cell, Environm.* **19**, 1299–1306.
- IDRIS, M. F. P. VINTER & V. JENSEN, 1981: Biological nitrogen fixation associated with roots of field-grown barley (*Hordeum vulgare* L.). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **144**, 385–394.
- IMSANDE, J. & B. TOURAINE, 1994: N demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiol.* **105**, 3–7.
- JAGNOW, G., 1990: Differences between cereal crop cultivars in root-associated nitrogen fixation, possible causes of variable yield response to seed inoculation. – In: EL BASSAM, N., M. DAMBROTH & B. C. LOUGHMAN (Hrsg.) *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*. Kluwer Academic Publishers, 97–101.
- JANZEN, H. H. & Y. BRUINSMAN, 1993: Rhizosphere N deposition by wheat under varied water stress. *Soil Biol. Biochem.* **25**, 631–632.
- JEDEL, P. E. & J. H. HELM, 1994: Assessment of western Canadian barleys of historical interest: I. Yield and agronomic traits. *Crop Sci.* **34**, 922–927.
- JOHNSON, V. A. & P. J. MATTERN, 1987: Wheat, rye, and triticale. In: OLSON, R. A. & K. J. FREY (Hrsg.) *Nutritional Quality of Cereal Grains: Genetic and Agronomic Improvement*. Agronomy Monograph no. **28**, ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, USA, 133–182.
- JOY, P. & J. PELTONEN, 1993: Breeding implications of the negative correlation between yield and protein concentration in a winter wheat population. *Acta Agric. Scand., Sect. B, Soil and Plant Sci.* **43**, 82–88.
- KAGE, H., 1997: Zur relativen Bedeutung von Massenfluß und Diffusion beim Nitratttransport zur Wurzel. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **160**, 171–178.
- KÄMPF, R. & G. GÜNZEL, 1973: Die Wirkung gestaffelter Stickstoffgaben auf Ertrag und Qualität bei Winter- und Sommerweizensorten. *Z. Acker- Pflanzenbau* **138**, 173–196.
- KATSANTONIS, N., A. GAGIANAS & N. FOTIADIS, 1988: Genetic control of nitrogen uptake, reduction and partitioning in maize (*Zea mays* L.). *Maydica* XXXIII, 99–108.

- KELLER, L., 1990: Anbau- und Erntewert von Getreidelandsorten im Vergleich zu neuen Zuchtsorten unter Berücksichtigung gewisser ökophysiologischer Parameter. Diss. ETH Zürich.
- KELLEY, K. R. & F. J. STEVENSON, 1995: Forms and nature of anorganic N in soil. *Fertil. Res.* **42**, 1–11.
- KHUSH, G. S. & B. O. JULIANO, 1984: Status of rice varietal improvement for protein content at IIRI. – In: *Cereal Grain Protein Improvement. Proc. Res. Co-ord. Meet. Vienna, 6–10 Dec. 1982*. IAEA, Vienna, 199–202.
- KIBITE, S. & L. E. EVANS, 1984: Causes of negative correlations between grain yield and grain protein concentration in common wheat. *Euphytica* **33**, 801–810.
- KLEMEDTSSON, L., P. BERG, M. CLARKHOLM & J. SCHNÜRER, 1987: Microbial nitrogen transformations in the root environment of barley. *Soil Biol. Biochem.* **19**, 551–558.
- KNITTEL, H. & W. ZERULLA, 1987: Einfluß der N-Düngung auf Ertragsentwicklung landwirtschaftlicher Kulturen und Veränderung des mineralischen N-Gehaltes im Boden bei achtjährigen Dauerversuchen. *J. Agron. Crop Sci.* **159**, 251–259.
- KRAMER, T., 1979: Environmental and genetic variation for protein content in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* **28**, 209–218.
- KUHLMANN, H., P. B. BARRACLOUGH & A. H. WEIR, 1988: Utilization of mineral nitrogen in the subsoil by winter wheat. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* **152**, 291–295.
- LE VAN QUY, T. LAMAZE & M.-L. CHAMPIGNY, 1991: Short-term effects of nitrate on sucrose synthesis in wheat leaves. *Planta* **185**, 53–57.
- LÖFFLER, C. M. & R. H. BUSCH, 1982: Selection for grain protein, grain yield, and nitrogen partitioning efficiency in hard red spring wheat. *Crop Sci.* **22**, 591–595.
- LÖFFLER, C. M., R. H. BUSCH & J. V. WIERSMA, 1983: Recurrent selection for grain protein percentage in hard red spring wheat. *Crop Sci.* **23**, 1097–1101.
- MACKOWN, C. T., D. A. VAN SANFORD & N. ZHANG, 1992: Wheat vegetative nitrogen compositional changes in response to reduced reproductive sink strength. *Plant Physiol.* **99**, 1469–1474.
- MANNHEIM, T., J. BRASCHKAT & H. MARSCHNER, 1997: Ammoniakemissionen aus alternierenden Pflanzen und bei der Zersetzung von Ernterückständen. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* **160**, 125–132.
- MARSCHNER, H., 1995: Mineral nutrition of higher plants. Second Edition. Academic Press.
- MATHER, D. E. & V. W. POYSA, 1983: Genetic analysis of the protein and lysine content of spring triticale. *Can. J. Genet. Cytol.* **25**, 378–383.
- MATTSON, M. & J. K. SCHJOERRING, 1996: Characteristics of ammonia emission from barley plants. *Plant Physiol. Biochem.* **34**, 691–695.
- MCFERSON, J. K. & K. J. FREY, 1992: Correlated responses to selection for protein yield in oats after three cycles of recurrent selection. *Plant Breeding* **108**, 149–161.
- MCKENDRY, A. L., P. B. E. MCVETTY & L. E. EVANS, 1995: Selection criteria for combining high grain yield and high grain protein concentration in bread wheat. *Crop Sci.* **35**, 1597–1602.
- MENGEL, K., D. HORN & H. TRIBUTH, 1990: Availability of interlayer ammonium as related to root vicinity and mineral type. *Soil Science* **149**, 132–137.
- MESDAG, J., J. SCHEPERS & J. POST, 1978: Testing genotypes of spring wheat for kernel yield, protein content and protein yield: Experiences of three years. – In: MIFLIN, B. J. & M. ZOSCHKE (Hrsg.) *Carbohydrate and Protein Synthesis. Commission of the European Communities, Luxembourg*, 81–91.
- MICKE, A., 1983: International research programmes for the genetic improvement of grain proteins. – In: GOTTSCHALK, W. & H. P. MÜLLER (Hrsg.) *Advances in Agricultural Biotechnology: Seed Proteins: Biochemistry*. Nijhoff, Junk, 25–44.
- MIFLIN, B. J., 1980: Nitrogen metabolism and amino acid biosynthesis in crop plants. – In: CARLSON, P. S. (Hrsg.) *The Biology of Crop Productivity*. Academic Press, 255–296.
- MITRA, R. & C. R. BHATIA, 1984: Flag leaf senescence in high grain protein wheat genotypes. – In: *Cereal Grain Protein Improvement. Proc. Res. Co-ord. Meet. Vienna, 6–10 Dec. 1982*. IAEA, Vienna, 333–344.
- MORGAN, J. A. & W. J. PARTON, 1989: Characteristics of ammonia volatilization from spring wheat. *Crop Sci.* **29**, 726–731.
- MOTTO, M. N., DIFONZA, M., PERENZIN, E., GENTINETTA, T., MAGGIORE, F., SALAMINI & C. LORENZONI, 1980: Genetic control of protein percentage in a diallel involving high-protein inbreds. – In: POLLMER, W. G. & E. H. PHIPPS (Hrsg.) *Improvement of Quality Traits of Maize for Grain and Silage Use*. Martinus Nijhoff Publishers, 117–134.
- NEETESON, J. J., 1995: Nitrogen management for intensively grown arable crops and field vegetables. – In: BACON, P. E. (Hrsg.) *Nitrogen Fertilization in the Environment*. Marcel Dekker, 295–325.
- NEFTEL, A., A. BLATTER, A. GUT, M. FAHRNI, M. & T. STAFELBACH, 1997: Gasförmiger Austausch von Stickstoffverbindungen. *Agrarforsch.* **4**, 324–327.
- NIEDER, R., U. SCHEITHAUER & J. RICHTER, 1993: Dynamics of nitrogen after deeper tillage in arable loess of West Germany. *Biol. Fertil. Soils* **16**, 45–51.
- NOAMAN, M. M., G. A. TAYLOR & J. M. MARTIN, 1990: Indirect selection for grain protein and grain yield in winter wheat. *Euphytica* **47**, 121–130.
- PACCAUD, F. X., A. FOSSATI & S. C. HONG, 1985: Breeding for yield and quality in winter wheat: Consequences for nitrogen uptake and partitioning efficiency. *Z. Pflanzzüchtg.* **94**, 89–100.
- PANSE, A., F.-X. MAIDL, J. DENNERT, R. MÜLLER & G. FISCHBECK, 1994: Ertragsbildung, Bestandesaufbau und Stickstoffverwertung von Winterweizen bei kombinierter Gülle- und Minereraldüngung. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* **158**, 221–229.
- PATE, J. S. & D. B. LAYZELL, 1990: Energetics and biological costs of nitrogen assimilation. – In: MIFLIN, B. J. & P. J. LEA (Hrsg.) *The Biochemistry of Plants. Vol. 16: Intermediary Nitrogen Metabolism*. Academic Press, 1–42.
- PELTONEN-SAINIO, P. & J. PELTONEN, 1994: Progress since the 1930s in breeding for yield, its components, and quality traits of spring wheat in Finland. *Plant Breeding* **113**, 177–186.
- PENNING DE VRIES, F. W. T., A. H. M. BRUNSTING & H. H. VAN LAAR, 1974: Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. *J. theor. Biol.* **45**, 339–377.
- PEPE, J. F. & R. E. HEINER, 1975: Plant height, protein percentage, and yield relationships in spring wheat. *Crop Sci.* **15**, 793–797.
- PETERSON, C. J., V. A. JOHNSON & P. J. MATTERN, 1983: Evaluation of variation in mineral element concentrations in wheat flour and bran of different cultivars. *Cereal Chem.* **60**, 450–455.
- PIXLEY, K. V. & M. S. BJARNASON, 1993: Combining ability for yield and protein quality among modified endosperm opaque-2 tropical maize inbreds. *Crop Sci.* **33**, 1229–1234.
- POLLMER, W. G., D. EBERHARD, D. KLEIN & B. S. DHILLON, 1979: Genetic control of nitrogen uptake and translocation in maize. *Crop Sci.* **19**, 82–86.
- PUSHMAN, F. M. & J. BINGHAM, 1976: The effects of a granular nitrogen fertilizer and a foliar spray of urea on the yield and bread-making quality of ten winter wheats. *J. Agric. Sci.* **87**, 281–292.
- RICHARDS, I. R., P. A. WALLACE & G. A. PAULSON, 1996: Effects of applied nitrogen on soil nitrate-nitrogen content after harvest of winter barley. *Fertil. Res.* **45**, 61–67.
- RIGA, A., E. FRANCOIS, J. P. DESTAIN, J. GUIOT & R. OGER, 1988: Fertilizer nitrogen budget of $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$ and $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ split-applied to winter wheat in microplots on a loam soil. *Plant Soil* **106**, 201–208.
- RIZZI, E., C. BALCONI, L. NEMBRINI, F. M. STEFANINI, F. COPPOLINO & M. MOTTO, 1993: Genetic variation and relationship among N-related traits in maize. *Maydica* **38**, 23–30.
- RIZZI, E., C. BALCONI, A. MORSELLI & M. MOTTO, 1995: Genotypic variation and relationships among N-related traits in maize hybrid progenies. *Maydica* **40**, 253–258.
- ROBIN, P., 1979: Etude de quelques conditions d'extraction de la nitrate réductase des racines et des feuilles de plantules de maïs. *Physiol. Vég.* **17**, 45–54.
- ROBINSON, D., B. GRIFFITHS, K. RITZ & R. WHEATLEY, 1989: Root induced nitrogen mineralisation: A theoretical analysis. *Plant Soil* **117**, 185–193.

- ROSS, W. M., J. W. MARANVILLE, G. H. HOOKSTRA & K. D. KOFORD, 1985: Divergent mass selection for grain protein in sorghum. *Crop Sci.* **25**, 279–282.
- SANDER, D. H., W. H. ALLAWAY & R. A. OLSON, 1987: Modification of nutritional quality by environment and production practices. – In: OLSON, R. A. & K. J. FREY (Hrsg.). *Nutritional Quality of Cereal Grains: Genetic and Agronomic Improvement*. Agronomy Monograph no. 28. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, USA, 45–82.
- SCHACHT, J. & J. LÉON, 1993: Stickstoffeffizienz, Wachstumsdynamik und Ertragsstruktur in einem Sortiment von Sommergerstensorten unterschiedlicher Zulassungszeiträume (1878 bis 1984). *Mitt. Ges. Pflanzenbauwiss.* **6**, 381–384.
- SCHOLZ, F., 1984a: Some problems and implications in improving cereal grain protein by plant breeding. *Kulturpflanze* **32**, 193–203.
- SCHOLZ, F., 1984b: Possibilities and limiting conditions for the genetic improvement of cereal protein yield in cereals with particular reference to nitrogen balance and requirements. – In: *Cereal Grain Protein Improvement. Proc. Res. Co-ord. Meet. Vienna, 6–10 Dec. 1982*, IAEA, Vienna, 129–144.
- SCHRADER, L. E. & R. J. THOMAS, 1981: Nitrate uptake, reduction and transport in the whole plant. – In: BEWLEY, J. D. (Hrsg.) *Nitrogen and Carbon Metabolism*. Marinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, 49–93.
- SCHULTHESS, U., B. FEIL & S. C. JUTZI, 1997: Yield-independent variation in grain nitrogen and phosphorus concentration among Ethiopian wheats. *Agron. J.* **89**, 497–506.
- SHARPE, R. & L. A. HARPER, 1997: Apparent atmospheric nitrogen loss from hydroponically grown corn. *Agron. J.* **89**, 605–609.
- SIELING, K. & H. HANUS, 1997: N-Aufnahme und N-Verwertungseffizienz zweier Weizensorten bei variierter mineralischer N-Düngung. *Pflanzenbauwiss.* **1**, 57–62.
- SIMMONDS, N. W., 1995: The relation between yield and protein in cereal grain. *J. Sci. Food Agric.* **67**, 309–315.
- SIMMONS, S. R. & D. N. MOSS, 1978: Nitrate reductase as a factor affecting N assimilation during grain filling period in spring wheat. *Crop Sci.* **18**, 584–586.
- SINCLAIR, T. R. & C. T. DE WIT, 1975: Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science* **189**, 565–567.
- SINCLAIR, T. R. & T. HORIE, 1989: Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Sci.* **29**, 90–98.
- SLAFER, G. A., F. H. ANDRADE & S. E. FEINGOLD, 1990: Genetic improvement of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in Argentina: relationships between nitrogen and dry matter. *Euphytica* **50**, 63–71.
- SMIRNOFF, N. & G. R. STEWART, 1985: Nitrate assimilation and translocation by higher plants: Comparative physiology and ecological consequences. *Physiol. Plant.* **64**, 133–140.
- SPANAKAKIS, A., 1990: Grain yield and quality characters of genotypes in F5 generation under low and high nitrogen input. – In: EL BASSAM, N., M. DAMBROTH & B. C. LOUGHMAN (Hrsg.) *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*. Kluwer Academic Publishers, 457–464.
- STEWART, D. W. & L. W. DWYER, 1990: Yields and protein trends of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) on the Canadian prairies, 1961–1982. *Can. J. Plant Sci.* **70**, 33–44.
- STODDARD, F. L. & D. R. MARSHALL, 1990: Variability in grain protein in Australian hexaploid wheats. *Aust. J. Agric. Res.* **41**, 277–288.
- STREBEL, O. & W. H. M. DUYNISVELD, 1989: Nitrogen supply to cereals and sugar beets by mass flow and diffusion on a silty loam soil. *Z. Pflanzernähr. Bodenkd.* **152**, 135–141.
- STUTTE, C. A. & P. R. F. DA SILVA, 1981: Nitrogen volatilization from rice leaves. I. Effects of genotype and air temperature. *Crop Sci.* **21**, 596–600.
- TERMAN, G. L., R. E. RAMIG, A. F. DREIER & R. A. OLSON, 1969: Yield-protein relationships in wheat grain, as affected by nitrogen and water. *Agron. J.* **61**, 755–759.
- TEYKER, R. H., W. A. JACKSON, R. J. VOLK & R. H. MOLL, 1988: Exogenous $^{15}\text{NO}_3^-$ -influx and endogenous $^{14}\text{NO}_3^-$ -efflux by two maize (*Zea mays* L.) inbreds during nitrogen deprivation. *Plant Physiol.* **86**, 778–781.
- TINKER, P. B. H., 1979: Uptake and consumption of soil nitrogen in relation to agronomic practice. – In: HEWITT, E. J. & C. V. CUTTING (Hrsg.) *Nitrogen Assimilation of Plants*. Academic Press, 101–122.
- TOLLENAAR, M., 1989: Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.* **29**, 1365–1371.
- TOLLENAAR, M., D. E. MCCULLOUGH & L. M. DWYER, 1994: Physiological basis of the genetic improvement of corn. – In: SLAFER, G. A. (Hrsg.) *Genetic Improvement of Field Crops*. Marcel Dekker, 183–236.
- TSAI, C. Y., I. DWEIKAT, D. M. HUBER & H. L. WARREN, 1992: Interrelationship of nitrogen nutrition with maize (*Zea mays*) grain yield, nitrogen use efficiency and grain quality. *J. Sci. Food Agric.* **58**, 1–8.
- UGALDE, T. D., 1993: A physiological basis for genetic improvement to nitrogen harvest index in wheat. – In: RANDALL, P. J., E. DELHAIZE, R. A. RICHARDS & R. MUNNS (Hrsg.) *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*. Kluwer Academic Publishers, 301–309.
- VAN LILL, D. & J. L. PURCHASE, 1995: Directions in breeding for winter wheat yield and quality in South Africa from 1930 to 1990. *Euphytica* **82**, 79–87.
- VERRELL, A. G. & L. O'BRIEN, 1996: Wheat protein trends in northern and central NSW, 1958 to 1993. *Aust. J. Agric. Res.* **47**, 335–354.
- VOS, G. J. M., B. DUQUET, J. C. VEDY & J. A. NEYROUD, 1993: The course of ^{15}N -ammonium nitrate in a spring barley cropping system. *Plant Soil* **150**, 167–175.
- WEILAND, R. T. & T. C. TA, 1992: Allocation and retranslocation of ^{15}N by maize (*Zea mays* L.) hybrids under field conditions of low and high N fertility. *Aust. J. Plant Physiol.* **19**, 77–88.
- WELTZIEN, E. & G. FISCHBECK, 1990: Performance and variability of local barley landraces in Near-Eastern environments. *Plant Breeding* **104**, 58–67.
- WENTZIEN, C., F. TIMMERMANN & H. SOECHTIG, 1985: Field experiments to prove a model for qualitative evaluation of the nitrogen turnover in the soil-plant system. *Z. Deutsch. Geolog. Ges.* **136**, 451–460.
- WETSELAAR, R. & G. D. FARQUHAR, 1980: Nitrogen losses from tops of plants. *Adv. Agron.* **33**, 263–302.
- WIESLER, F. & W. J. HORST, 1994: Root growth and nitrate utilization of maize cultivars under field conditions. *Plant Soil* **163**, 267–277.
- WORKER JR., G. F. & J. RUCKMAN, 1968: Variations in protein levels in grain sorghum grown in the southwest desert. *Agron. J.* **60**, 485–488.
- WUEST, S. B. & K. G. CASSMAN, 1992a: Fertilizer-nitrogen use efficiency of irrigated wheat: I. Uptake efficiency of preplant versus late-season application. *Agron. J.* **84**, 682–688.
- WUEST, S. B. & K. G. CASSMAN, 1992b: Fertilizer-nitrogen use efficiency of irrigated wheat: II. Partitioning efficiency of preplant versus late-season application. *Agron. J.* **84**, 689–694.
- WYSS, C. S., J. R. CZYZEWICZ & F. E. BELOW, 1991: Source-sink control composition in maize strains divergently selected for protein concentration. *Crop Sci.* **31**, 761–766.
- ZERULLA, W. & H. KNITTEL, 1988: Einfluß der N-Spätdüngung zu Getreide auf Ertrag, Qualität, N-Verwertung und N_{min} -Gehalt im Boden nach der Ernte. *VDLUFA-Schriftenreihe* **28**, Kongressband 1988, Teil II, 179–193.
- ZINK, F. & G. MICHAEL, 1985: The effect of reduced number of kernels and of leaves per plant on the nitrogen storage characteristics of the kernels of two maize hybrids with different grain-N-content. *J. Agron. Crop Sci.* **154**, 203–212.

Eingegangen am 10. November 1997;
angenommen am 8. Januar 1998

Anschrift des Verfassers:
PD Dr. B. Feil, Institut für Pflanzenwissenschaften, ETHZ,
Universitätstrasse 2, CH-8092 Zürich. E-mail:
boy.feil@ipw.agr.ethz.ch