

Mechanistische Bewertung von Eisentoxizitätsresistenz von Nassreis im Feldanbau im Mekong-Delta, Vietnam

Diplomarbeit zur Erlangung des akademischen Grades

Dipl. Biologin

An der Fakultät für Biologie
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Vorgelegt von Sabine Stürz

1 Einleitung

1.1 Eisen als Mikronährelement

Eisen ist ein essentielles Nährelement für Pflanzen und wird aufgrund seiner relativ geringen Konzentration im Gewebe in die Kategorie der Mikronährstoffe eingeteilt. Als Bestandteil einiger am Elektronentransfer beteiligter Enzyme spielt es eine wichtige Rolle bei physiologischen Prozessen wie Photosynthese, Atmung und N_2 -Fixierung und ist somit für den Stoffwechsel der Pflanze essentiell.

1.1.1 Aufnahme und Transport

Die Aufnahme von Eisen in die Pflanze ist ein hoch regulierter Prozess, der zum einen den für das optimale Wachstum nötigen Bedarf decken und zum anderen eine übermäßige Aufnahme vermeiden muss. Für die optimale Versorgung gilt es für die Pflanze eine Eisenkonzentration von $10^{-9} - 10^{-4}$ M aufrecht zu erhalten (Guerinot und Yi, 1994). Obwohl das vierthäufigste Element der Erdkruste, ist Eisen in seiner für Pflanzen aufnehmbaren ionischen Form von Fe^{2+} und Fe^{3+} aufgrund der sehr geringen Löslichkeit von den meist vorliegenden Eisenoxiden in gut belüfteten, pH-neutralen Böden nur in Konzentrationen von weniger als 10^{-15} M verfügbar. Gleichzeitig erfordern die reduzierenden, radikalbildenden Eigenschaften von Fe^{2+} und Fe^{3+} eine Vermeidung von deren Akkumulation.

Durch verschiedene Mechanismen verbessern Pflanzen die Löslichkeit und somit die Verfügbarkeit von Eisen. Hierbei werden zwei grundsätzlich verschiedene Strategien angewandt. Der Mechanismus der Gräser wird als Strategie II beschrieben, der aller übrigen höheren Pflanzen als Strategie I. Strategie I - Pflanzen zeigen Veränderungen sowohl auf morphologischer als auch auf physiologischer Ebene. So zielen die morphologischen Veränderungen, wie die verstärkte Entwicklung von Seitenwurzeln und die Ausbildung von Transferzell-ähnlichen Strukturen in der Rhizodermis, auf eine Vergrößerung der Wurzeloberfläche, während die physiologischen Antworten auf eine verbesserte Löslichkeit des Eisens ausgerichtet sind. Dies geschieht durch die verstärkte

Ausscheidung von Protonen zur Azidifizierung der Rhizosphäre, durch die Sekretion von organischen Säuren zur Chelatisierung des Eisens und die Reduktion von Fe^{3+} zu Fe^{2+} durch Plasmamembran-gebundene Fe(III)-Reduktasen. Durch die Ansäuerung der Bodenlösung wird die Löslichkeit von Fe^{3+} mit jeder pH-Einheit um das 1000fache gesteigert (Olsen *et al.*, 1981). Der wichtigste Schritt, die Reduktion von Fe^{3+} zu dem löslicheren Fe^{2+} erfolgt durch eine NADH- oder NADPH-abhängige Chelat-Fe(III)-Reduktase (Holden *et al.*, 1994), deren Aktivität bei Eisenmangel gesteigert wird. Der anschließende Transport in die Wurzel durch IRT1, ein Mitglied der ZIP Metall-Transporter Familie, konnte für *Arabidopsis* nachgewiesen werden (Vert *et al.*, 2002). Gräser, als Strategie II-Pflanzen, bilden als Antwort auf Eisenmangel Chelatoren aus nicht in Proteinen zu findenden Aminosäuren wie z.B. Mugineinsäure. Diese Chelatoren werden als Phytosiderophore (PS) bezeichnet. Sie binden Fe^{3+} mit hoher Affinität in der Rhizosphäre und werden als Fe^{3+} -PS-Komplexe über ein spezifisches Transportsystem in die Wurzel transportiert (Abb.1).

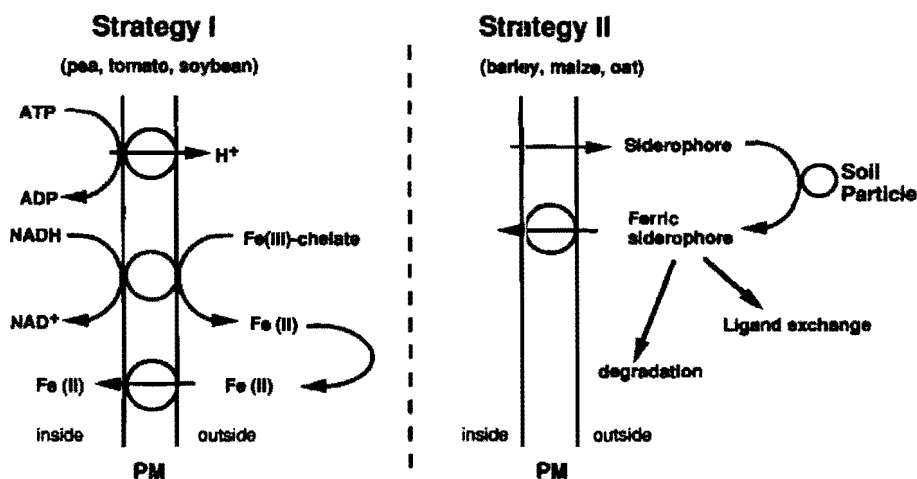


Abbildung 1: Modell für die Aufnahme von Eisen bei höheren Pflanzen
(Guerinot und Yi, 1994)

Neuere Forschungsergebnisse verweisen auf eine Sonderrolle von Reis bei der Einteilung nach Strategie I und II-Pflanzen. Obwohl nach der ursprünglichen Einteilung die Eisenaufnahme von Reis der Strategie II zugerechnet wurde, fand man in Reis zusätzlich zu den Fe^{3+} -Phytosiderophoren ein dem IRT1 von *Arabidopsis* homologes Transportergen (Bughio *et al.*, 2002). Die Fähigkeit zur

direkten Aufnahme von Fe^{2+} wird als Anpassung an ein Wachstum in überstauten Böden gedeutet (Ishimaru *et al.*, 2006).

Nach der Aufnahme von Fe^{2+} in den Symplasten der Wurzel erfolgt zunächst die Oxidation zu Fe^{3+} . Nach der Komplexierung diffundiert Fe^{3+} in der überwiegenden Form als Eisen-Citrat-Komplex in Richtung Xylem und wird von dort in die Blätter transportiert. Vom genauen Mechanismus ist bislang wenig bekannt. Jedoch scheint Reis auch hier eine Sonderrolle einzunehmen. Aufgrund der hohen Konzentration von zweiwertigem Eisen in überstauten Böden und dessen übermäßiger Aufnahme durch die Wurzel, scheint es in seiner reduzierten Form als Fe^{2+} auf symplastischem Weg den Casparischen Streifen zu passieren und im Xylem dem Transpirationstrom zu den Blättern zu folgen.

1.1.2 Funktionen

Eisen ist ein wichtiger Bestandteil einiger Enzyme, die am Elektronentransport beteiligt sind. Etwa 80% des Eisens in der gesamten Pflanze sind in den Chloroplasten lokalisiert. Die beiden wichtigsten Gruppen von eisenhaltigen Enzymen sind die Hämproteine und Eisen-Schwefelproteine. Hämproteine enthalten Häm als prostetische Gruppe, ein Porphyrin-Molekül mit einem koordinativ gebundenen zentralen Fe-Ion, das durch Valenzwechsel an der Elektronenübertragung teilnimmt. Zu den Hämproteinen gehören die Cytochrome, die Bestandteil des Redox-Systems in Chloroplasten und Mitochondrien sind, Leghämoglobin, Katalase und Peroxidasen. Die Aktivität von Katalase und Peroxidasen in Blättern wird als Indikator für die Eisenversorgung der Pflanzen angesehen (Marschner, 1995). Eisen-Schwefelproteine enthalten Eisen, das an die Thiolgruppe von Cysteinresten des Apoproteins gebunden ist. Beispiele sind Ferredoxin, ein wichtiger Elektronenüberträger in zahlreichen Stoffwechselprozessen, Isoenzyme der Superoxiddismutase und Aconitase (Marschner 1995). Als Bestandteil des Nitrogenaseenzymkomplexes ist Eisen an der biologischen Stickstofffixierung beteiligt. Eine weitere wichtige Rolle spielt Eisen bei der Biosynthese von Chlorophyll, da es an der Synthese der Porphyrine beteiligt ist (Taiz und Zeiger, 2000). Das erste sichtbare Anzeichen von Eisenmangel sind ein verringerter Chlorophyllgehalt und einem

„Ausbleichen“ der Blätter.

1.1.3 Speicherung

Pflanzenzellen speichern überschüssiges Eisen in einem Eisen-Protein-Komplex, dem Phytoferritin. 24 identische Proteinuntereinheiten bilden eine Hohlkugel und lagern 5400 bis 6200 Eisenatome als Fe^{3+} -Oxid-Phosphat-Komplex ein (Taiz und Zeiger, 2000). Die Bildung von Phytoferritin wird über die Konzentration an freiem Eisen in der Zelle reguliert. Die Freisetzung des Eisens erfolgt wahrscheinlich über den Abbau der Proteinhülle (Taiz und Zeiger, 2000). Phytoferritin findet sich nicht nur in den Chloroplasten, sondern auch in Xylem, Phloem und im Samen (Marschner, 1995).

1.2 Eisen im Boden

Eisentoxizität als Stressfaktor bei der Produktion von Nassreis resultiert aus einer hohen Konzentration an reduziertem Eisen im Boden. Aufgrund der Flutung von Reisfeldern entstehen nach kurzer Zeit durch aerobe Atmung von Wurzeln und Mikroorganismen anoxische Bedingungen im Boden, die im weiteren Verlauf eine mikrobielle Reduktion von Fe^{3+} zu Fe^{2+} begünstigen.

1.2.1 Bedingungen der Eisenreduktion

Durch die im Vergleich zu Luft stark eingeschränkte Diffusion von Sauerstoff in Wasser wird der vorhandene Sauerstoff in überstauten Böden anhängig von der Temperatur mehr oder weniger rasch von aeroben Mikroorganismen und Wurzeln verbraucht. Anaerobe Mikroorganismen breiten sich unter Nutzung von alternativen Elektronenakzeptoren aus. Mit sinkendem Redoxpotential des Bodens werden zunächst NO_3^- und Mn-Oxide, im weiteren Verlauf Fe^{3+} und SO_4^{2-} reduziert. Die Fe^{2+} -Konzentration der Bodenlösung ist abhängig von der Dauer der Überflutung, dem pH und dem Gehalt an organischer Substanz und Fe^{3+} (Dobermann und Fairhurst, 2000).

1.2.2 Merkmale eisentoxischer Böden

Die kritische Konzentration für das Auftreten von Eisentoxizität beträgt $>300 \text{ mg Fe}^{2+} \text{ L}^{-1}$ im Boden (Dobermann und Fairhurst, 2000). Dennoch variieren die

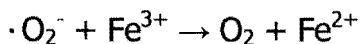
kritischen Konzentrationen für das Auftreten von Eisentoxizität stark. Die beobachteten Konzentrationen reichen von 10 bis 1000 mg Fe²⁺ L⁻¹ (Kirk, 2004) und implizieren somit eine Abhängigkeit der Eisentoxizität von anderen Faktoren als der Fe-Konzentration der Bodenlösung allein. Toxizitätssymptome und Ertrag auf eisentoxischen Böden werden in Zusammenhang mit der P, K und Zn Düngung (Montas Ramirez *et al.*, 2002), dem pH-Wert (Dobermann und Fairhurst, 2000) und der Konzentration von Atmungshemmern wie H₂S (Tanaka *et al.*, 1966) gebracht. 3 Hauptgruppen eisentoxischer Böden werden unterschieden (Kirk, 2004; Becker und Asch, 2005): 1) sulfatsaure Böden mit außergewöhnlich hohen Konzentrationen von Fe²⁺ in der Bodenlösung, die sich aus der besonderen Mineralogie des Bodens ergeben, 2) schlecht drainierte sandige Böden in Tälern, die durch unterirdischen Abfluss sedimentreiches Wasser des höher gelegenen Umlands aufnehmen, 3) tonigere, saure und eisenhaltige Böden in Sedimenten aus stark verwitterten Böden.

1.3 Eisentoxizität

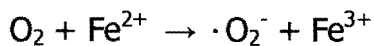
Eisentoxizität ist einer der bedeutendsten abiotischen Stressfaktoren bei der Produktion von Nassreis. Bedingt durch hohe Konzentrationen an reduziertem Eisen in der Bodenlösung und dessen übermäßiger Aufnahme durch die Wurzel, kommt es zu beträchtlichen Ertragseinbußen. Diese belaufen sich in der Regel auf 15-30%, bei massiver Toxizität kann es jedoch auch zum kompletten Ernteausfall kommen (Abifarin, 1988).

1.3.1 Symptome und Stressantworten

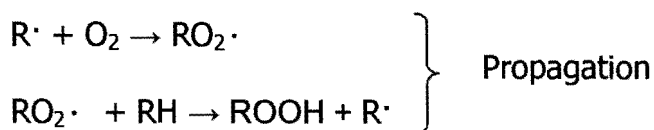
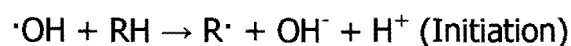
In der Zelle kommt es bei hohen Konzentrationen von Fe²⁺ zur Bildung von reaktiven Sauerstoffspezies und somit zu oxidativem Stress. Fe²⁺ katalysiert die Disproportionierung von H₂O₂ zum äußerst reaktiven Hydroxylradikal (\cdot OH) und zum Hydroxid-Ion (OH⁻). Diese Reaktion ist bekannt als Fenton-Reaktion. Das Superoxidanionradikal (\cdot O₂⁻) ist in der Lage das entstehende Fe³⁺ zu Fe²⁺ zu reduzieren und somit die Entstehung von weiteren \cdot OH voranzutreiben (Becana *et al.*, 1998). Die Summe dieser Reaktionen wird als Haber-Weiss-Reaktion bezeichnet:



Bei dem bei starker Eisentoxizität im Überschuss vorhandenen zweiwertigen Fe kann letztere Reaktion unter Bildung von Superoxidanionradikalen in umgekehrter Richtung ablaufen (Marschner, 1995):



Auf diesem Weg trägt Fe ebenso wie weitere Schwermetall und andere Umweltstressfaktoren, wie Strahlung, Trockenheit und Kälte, über die Bildung von reaktiven Sauerstoffspezies zur Zerstörung von Membranen, Proteinen und Nucleinsäuren bei. Man geht davon aus, dass die Zerstörung von Membranen unter Peroxidation von Fettsäuren über die folgende Kettenreaktion verläuft (Thompson und Legge, 1987):



Auch bei $\cdot\text{O}_2^-$ geht man von einer schädigenden Wirkung auf Membranen aus, da sich dieses besonders reaktiv in hydrophober Umgebung, wie dem Inneren von Membranen zeigt (Thompson und Legge, 1987). Die Schädigung von Proteinen durch Radikale verläuft über den Angriff auf Aminosäurereste. In an BSA durchgeführten Studien zeigten sich besonders Tryptophan, Tyrosin, Histidin und Cystein sensitiv gegenüber $\cdot\text{O}_2^-$ und $\cdot\text{OH}$ (Davies et al., 1987). Die so verursachten strukturellen Veränderungen der Proteine führen zu Konformationsänderungen, Funktionsverlust und/oder zur Anfälligkeit gegenüber Proteolyse. Weiterhin geht man davon aus, dass Radikale den Chlorophyllgehalt über eine oxidative Spaltung reduzieren (Price und Hendry, 1991). Die Schädigung von DNA verläuft über einen Angriff der Basen und der Desoxyribose (Valko et al., 2004). Man geht davon aus, dass weder $\cdot\text{O}_2^-$ noch H_2O_2 an diesem Vorgang beteiligt sind, sondern lediglich $\cdot\text{OH}$ mit DNA reagiert. Ein weiterhin möglicher Mechanismus bei der Schädigung von DNA ist die Aktivierung von Nucleasen durch $\cdot\text{OH}$, die über einen enzymatischen Abbau die

DNA zerstören (Halliwell und Aruoma, 1991).

Auf der anderen Seite ist Fe Bestandteil von antioxidativen Enzymen wie Katalase und Peroxidasen. Das in den Enzymen enthaltene Fe steht für die Fenton-Reaktion nicht zur Verfügung, kann jedoch unter Einfluss von aktiviertem Sauerstoff freigesetzt werden (Becana *et al.*, 1998).

Typisches Symptom ist eine Bronzefärbung der Blätter. Diese beginnt bei älteren Blättern mit dem Auftreten von kleinen braunen Punkten, die sich von der Blattspitze zur Basis hin ausbreiten. Im weiteren Verlauf verfärbt sich das Blatt von der Spitze aus gelb-orange und vertrocknet. Abhängig vom Grad der Toxizität kann es zur orange-braun Färbung des gesamten Blattes kommen. In Abhängigkeit vom betroffenen Entwicklungsstadium der Pflanze kann es zu weiteren Beeinträchtigungen von Wachstum und Entwicklung kommen. So führt Eisentoxizität in frühen Stadien zu einer reduzierten Bildung von Bestockungstrieben (Abraham und Pandey, 1989), Niedrigwuchs und verringerter Biomasseakkumulation (Abu *et al.*, 1989). In der späten vegetativen und frühen reproduktiven Phase kann es zu einer geringeren Rispenbildung (Singh *et al.*, 1992) und verspäteten Blütenbildung kommen (Ayotade, 1979).

1.3.2 Adaptionsmechanismen

Zur Anpassung an eisentoxische Böden und hohe Fe-Konzentrationen in der Pflanze hat Reis verschiedene Mechanismen entwickelt. Auf physiologischer Ebene können 3 Haupttypen zur Vermeidung und/oder Toleranz von Eisentoxizität unterschieden werden (Becker und Asch, 2005):

Oxidation von Fe in der Rhizospäre und Ausschluss an der Wurzelmembran

Immobilisierung von aktivem Fe

Toleranz von Fe im Symplasten

Pflanzen, die eine oxidative Schädigung durch eine verringerte Aufnahme von Fe vermeiden, werden den „Excludern“ zugeordnet. Wie viele Wasserpflanzen bildet Reis ein der Sauerstoffversorgung der Wurzeln dienendes Interzellulärsystem, das Aerenchym. Luft tritt durch die Stomata ein und der

Sauerstoff erreicht über Partialdruckunterschiede durch das Aerenchym die Wurzeln. Während viele Landpflanzen nur unter Sauerstoffmangel über die Induzierung der ACC-Synthase und die Produktion von ACC und Ethylen ein Aerenchym ausbilden, entsteht dieses bei Reis unabhängig von Umweltreizen (Taiz und Zeiger, 2000; Liao und Lin, 2001). Dennoch scheinen auch Reispflanzen bei hohen Fe^{2+} -Konzentrationen in der Bodenlösung mit einer Erhöhung der Ethylenproduktion zu reagieren (Peng und Yamauchi, 1993). Der nicht bei der Wurzelatmung verbrauchte Sauerstoff diffundiert durch Interzellularräume in den die Wurzel umgebenden Boden (Ando et al., 1983). Besonders in der Nähe der Wurzelspitze kann so das Redoxpotential der Rhizosphäre deutlich erhöht und Fe^{2+} oxidiert werden (Flessa und Fischer, 1992). Auf diese Weise kann der Gehalt an Fe^{2+} in der Bodenlösung verringert werden und das oxidierte Fe wird als rotbrauner Belag von vornehmlich $\text{Fe}(\text{OH})_3$ auf der Oberfläche der Wurzel sichtbar. Möglicherweise stellt der Wurzelbelag zusätzlich eine physische Barriere für das verbleibende reduzierte Fe dar (Tanaka et al., 1966). Fe, das diese oxidative Barriere überwinden konnte, gelangt in den Apoplasten der Wurzel. Um in das Leitgewebe aufgenommen zu werden, ist aufgrund des Casparischen Streifens die Passage einer Membran unumgänglich. Der Transport von Fe in den Symplasten wurde unter 1.1.1 bereits erläutert. Über den genaueren Mechanismus der Aufnahme bei hohen Konzentrationen ist wenig bekannt. Dennoch ist davon auszugehen, dass hier eine weitere Barriere besteht und die Pflanze die Aufnahme an der Membran beschränken kann. Ein starkes Indiz für diese Vermutung ist die verstärkte Fe-Aufnahme nach der Behandlung mit dem Respirationsinhibitor KCN (Tadano, 1975). Dies deutet auf eine aktive Aufnahme und somit auf die Möglichkeit diese Aufnahme zu begrenzen.

Die Immobilisierung von aktivem Fe und anschließende Ansammlung im Gewebe von Wurzel, Stängel und Blatt gilt als weiterer Mechanismus zur Vermeidung von Eisentoxizität. Zur Speicherung von überschüssigem Fe dient das Phytoferritin. In diesem Eisen-Protein-Komplex ist Fe metabolisch inaktiv. Unter eisentoxischen Bedingungen werden gewöhnlich in den Wurzeln hohe Fe-Konzentrationen gefunden. Als Hinweis auf die Speicherung von

überschüssigem Fe in der Wurzel gilt der Fund einer geringeren Verlagerung von der Wurzel zu den Blättern in eisentoleranten Reissorten (Audebert und Sahrawat, 2000). Da sich ein hoher pH im Apoplasten aufgrund eines hohen pH-Optimums der Fe³⁺-Reduktase als hinderlich bei der Aufnahme von Fe in den Symplasten erwies (Kosegarten et al., 1999), ist auch eine Immobilisierung und Einlagerung im Gewebe von Stängel und Blatt denkbar.

Die Toleranz von hohen Fe-Konzentrationen im Symplasten stellt möglicherweise den wichtigsten Adaptionsmechanismus dar. Da auch in toleranten Sorten häufig eine hohe Fe-Konzentration in den Blättern zu finden ist, ist davon auszugehen, dass hier die Vermeidung von Eisenstress durch Ausschluss oder Immobilisierung an bzw. in der Wurzel gegenüber der Toleranz in der Pflanze nur eine untergeordnete Rolle spielt (Jayawardena *et al.*, 1977). Unter der hier beschriebenen Toleranz sind zum einen die Bindung von Fe im Symplasten in metabolisch inaktive Formen (Phytoferritin, Chelate) und in Strukturen die kontrollierte Oxidations-/Reduktionsreaktionen erlauben, zum anderen die Detoxifizierung reaktiver Sauerstoffspezies zu verstehen. Detoxifizierungsmechanismen können in enzymatische und nicht-enzymatische Mechanismen unterteilt werden: die nicht-enzymatischen Antioxidantien umfassen Ascorbat, Glutathion, Tocopherol, Flavonoide, Alkaloide und Carotinoide, zu den antioxidativen Enzymen zählen Superoxiddismutase, Peroxidasen und Katalase (Bartels und Sunkar, 2005).

1.3.3 Variabilität der Genotypen und Selektionsmethoden für Eisentoxizitätsresistenz

Eine Strategie zur Vermeidung von Ernteschäden durch Eisentoxizität ist die Nutzung resistenter Genotypen. Da sowohl der Zeitpunkt des Auftretens als auch das Ausmaß des Stresses nicht nur von der Sorte, sondern in starkem Umfang auch von den Umweltbedingungen abhängig sind (Becker und Asch, 2005), ist eine zielgerichtete Sortenanpassung vor Ort unabdingbar. Trotz des Wissens über verschiedene Resistenzstrategien (Vermeidung/Toleranz, Includer/Excluder) der Reispflanzen, basieren die Methoden zur Selektion toleranter Pflanzen meist auf den Symptomen der Blätter und dem Ertrag. Gewächshausversuche auf den Philippinen identifizierten 479 von 6140

getesteten Sorten als „relativ tolerant“ gegenüber hohen Fe^{2+} -Konzentrationen im Boden (Lantin und Neue, 1989). In Westafrika durchgeführte Versuche charakterisierten mehr als 50% der getesteten Sorten als tolerant gegenüber Eisentoxizität auf Grundlage der Toleranz des Blattgewebes. Weiterhin wurde hier eine gute Übereinstimmung der Sortentoleranz in Hydrokultur und Boden gefunden (Yamanouchi und Yoshida, 1981).

Vorarbeiten zu vorliegender Arbeit haben Methoden zur Erkennung unterschiedlicher Strategien der Eisentoxizitätsresistenz entwickelt (Asch *et al.* 2005; Aung, 2006), die allerdings bisher nur unter kontrollierten Bedingungen in Hydrokultur getestet wurden. Diese erlauben im Gegensatz zu den üblichen Feld- bzw. Topfversuchen den Zugriff auf Wurzel und Wurzelbelag. Dabei wurden sowohl Toleranzmechanismen, also die Aufnahme von Eisen in sensible Gewebe ohne Schadsymptomausbildung, als auch Resistenzmechanismen, die auf Vermeidung von überhöhten Eisenkonzentrationen im Gewebe durch eine verstärkte Abscheidung von Eisenoxid auf der Wurzeloberfläche, als relevante Mechanismen zur Überwindung von Eisentoxizität identifiziert. Eine Übertragung auf Feldbedingungen sowie eine Bewertung der Aussagekraft dieser Bewertungsmethoden mit einem unabhängigen Satz Genotypen standen noch aus. Parallel zu diesen Arbeiten unter kontrollierten Bedingungen, wurden auf potentiell eisentoxischen sulfatsauren Böden im Mekong-Delta Abschätzungen von Ertragsverlusten für etwa 25 einheimische Sorten durchgeführt, die allerdings nur die späten, reproduktiven Stadien der Reispflanzen betrachtet haben und keine Rückschlüsse auf zugrunde liegende Mechanismen zulassen. Im Rahmen der Diplomarbeit wurden in Zusammenarbeit mit dem Cuu Long Delta Rice Research Institut (CLRRI) diese und 3 weitere einheimischen Reissorten auf ihre Eisentoxizitätsresistenz im Vergleich zu internationalen Referenzsorten untersucht und anhand des Vergleichs von Feld- und Hydrokulturversuchen die entwickelten Bewertungsmethoden überprüft.

1.4 Reisanbau im Mekong-Delta/Vietnam

Das Mekong-Delta im Südwesten Vietnams ist eine Flachlandregion mit einer

Höhe von weniger als 2m über dem Meeresspiegel. Das Klima im Delta ist tropisch mit zwei zu unterscheidenden Jahreszeiten, Regen- (Mai-Oktober) und Trockenzeit (November-April). Die Durchschnittstemperatur beträgt 27°C. Der jährliche Niederschlag mit etwa 1600mm fällt zu 90% während der Regenzeit. Reis stellt die dominierende Nutzpflanze dar und wird auf etwa 2 Millionen ha angebaut. Mit 3 Ernten pro Jahr und einer jährlichen Produktion von 16,2 Millionen Tonnen trägt das Mekong-Delta ca. 50% zur gesamten Reisproduktion Vietnams (Bui, 2000) und somit zu dessen Stellung als weltweit zweitgrößter Reisexporteur (Nguyen, 2006) bei. Sulfatsaure Böden bedecken etwa 1,6 Millionen ha bzw. 40% des gesamten Mekong-Deltas (Minh *et al.*, 1997). Diese sind unter anderem charakterisiert durch einen niedrigen pH und hohe Fe-Konzentrationen und schaffen somit gemeinsam mit der jährlichen Überflutung des Gebietes durch die ausgeprägten Niederschläge und den Überlauf des Mekongs die Voraussetzungen für eine Schädigung der Reisernte durch Eisentoxizität.

6 Schlussfolgerung

Sowohl in der Hydrokultur als auch im Feldversuch konnten sensitive und tolerante Genotypen sowie Includer und Excluder unterschieden werden. In der Hydrokultur wurden MTL508, MTL509 und OM576 den toleranten Sorten zugeordnet, MTL420, MTL442 und AS996 den sensitiven. Im Feld dagegen zeigten sich MTL420, MTL465 und MTL471 tolerant, MTL508, MTL509 und OM2517 zeigten sich sensitiv. Die unterschiedlichen Ergebnisse beruhen möglicherweise auf dem niedrigeren Grad der Toxizität im Feld. Eine zuverlässige Aussage zur Validität des Hydrokulturversuchs ist somit nicht möglich und eine weitere Überprüfung notwendig. Für die Untersuchung von Böden mit größeren Unterschieden in der Fe^{2+} -Konzentration unter Gewährleistung einer Vergleichbarkeit der Standortbedingungen scheinen Topfversuche geeignet. Weiterhin sollte die Vergleichbarkeit einer kurzen und intensiven Stressperiode wie der im Hydrokulturversuch gegebenen mit den im Feld vorherrschenden Bedingungen überprüft werden.

Zwischen Wurzelbelag und Fe-Aufnahme konnte kein Zusammenhang festgestellt werden. Möglicherweise kann der Einfluss der Wurzelbelagbildung auf die Fe-Aufnahme in der Hydrokultur aufgrund der erhöhten Diffusion nicht wirksam werden. Dies gilt es zu überprüfen. Die bei den Excludern verzeichnete geringere Fe-Aufnahme beruht wahrscheinlich auf dem Ausschluss an der Wurzelmembran. Weiterhin wurde bestätigt, dass Menge des aufgenommenen Fe und Symptomausprägung in keinem ursächlichen Zusammenhang stehen.