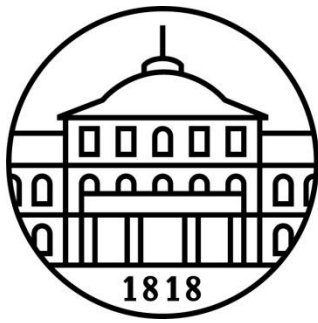




UNIVERSITÄT
HOHENHEIM

**Reaktionen eines Halbzwergsorghums
auf variable Wasserverfügbarkeit**

Bachelorarbeit

Annabell Huber

687838

Agrarbiologie

Institut für tropische Agrarwissenschaften (Hans-Ruthenberg-Institut)

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

Prüfer: Prof. Dr. Folkard Asch

Stuttgart-Hohenheim, Mai 2021

Zusammenfassung

Sorghum gehört zu den fünf wichtigsten Getreiden der Welt und spielt eine wichtige Rolle für die globale Ernährungssicherheit. Im Vergleich zu anderen wichtigen Getreidearten zeichnet es sich durch seine außergewöhnliche Trockentoleranz aus. Trotz dieser Widerstandsfähigkeit ist Trockenstress einer der Hauptfaktoren, der die Sorghum-Produktion in den semiariden Tropen limitiert. Ziel der Züchtung ist es deshalb, trockenolerante Sorten zu entwickeln, die gleichzeitig zuverlässige Erträge erzeugen können. Im Zuge dieses Versuchs wurden insbesondere die morphologischen Anpassungen des Halbzwerghsorghums auf variable Wasserverfügbarkeit untersucht. Zur besseren Untersuchung der Wurzeln wurden 37,5 cm tiefe Röhren als Pflanzgefäße verwendet. Getestet wurden zwei Bewässerungsstufen, sowie zwei verschiedene Bodentypen, aus denen sich insgesamt vier Behandlungen ergaben. Die bewässerten Pflanzen wuchsen durchgehend bei einem Bodenwassergehalt von 80 % Feldkapazität, die trockengestressten Pflanzen erhielten nach Behandlungsbeginn keinerlei Wassergaben mehr. Der Behandlungszeitraum der zu Beginn ca. drei Wochen alten Pflanzen erstreckte sich über 24 Tage.

Die Ergebnisse des Versuchs zeigten, dass das Sorghum unter Trockenstress deutlich weniger Biomasse ausbildete und diese auch anders verteilte. Der Biomassezuwachs der Blätter war in beiden Böden deutlich verringert, diesen Anteil investierten die Pflanzen stattdessen in das Sprosswachstum. Der Anteil der Wurzeln am Biomassezuwachs war bei Bewässerung und Trockenstress nahezu identisch. Im Bereich der Blätter konnte das trockengestresste Sorghum seine transpirierende Oberfläche durch Blattrollen maßgeblich verkleinern. Die Durchwurzelungsintensität war in beiden Bodentypen im Vergleich zur bewässerten Behandlung stark reduziert. Es ließ sich allerdings beobachten, dass die trockengestressten Pflanzen verhältnismäßig mehr Wurzeln in der tiefsten Bodenschicht ausbildeten. Das Halbzwerghsorghum zeigte eindeutige Wachstumsveränderungen innerhalb der verschiedenen Pflanzenorgane, die dessen Überlebenschancen bei Trockenheit verbessern können. Generative Organe wurden im Rahmen dieses Versuchs nicht betrachtet, die Untersuchung der Früchte würde sich deshalb in weiteren Forschungsarbeiten anbieten.

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis.....	I
Abbildungsverzeichnis.....	II
Tabellenverzeichnis.....	III
1 Einleitung	1
1.1 Wasserhaushalt.....	1
1.2 Trockenstress.....	3
1.3 <i>Sorghum spec.</i>	6
2 Material und Methoden	8
2.1 Versuchsplanung.....	8
2.2 Versuchsdurchführung	9
2.3 Bodenwassergehalt.....	11
2.4 Pflanzenanzucht.....	12
2.5 Messungen.....	13
2.5.1 Blattfläche	13
2.5.2 Trockenmasse	14
2.5.3 Wurzelanalyse	15
2.6 Statistische Auswertung	16
3 Ergebnisse	17
3.1 Bodenwassergehalt.....	17
3.2 Trockenmasse und Partitionierung.....	18
3.2.1 Gesamttrockenmasse	18
3.2.2 Wurzel-Spross-Verhältnis	19
3.2.3 Partitionierung der Trockenmasse	21
3.3 Blattfläche.....	25
3.4 Transpiration	29
3.5 Wurzelanalyse	30

4	Diskussion.....	35
4.1	Wachstum und Partitionierung	35
4.2	Blattfläche und Transpiration	38
4.3	Boden und Wurzelwachstum	40
4.4	Mögliche Fehlerquellen und Verbesserungsvorschläge	42
4.5	Fazit und Ausblick	43
	Literaturverzeichnis	45
	Danksagung	47

Abkürzungsverzeichnis

MPa Megapascal

SPAC *soil-plant-atmosphere-continuum* (Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum)

VPD *vapor pressure deficit* (Dampfdruckdefizit)

µm Mikrometer

PWP Permanenter Welkepunkt

FK Feldkapazität

nFK Nutzbare Feldkapazität

ABA Abszisionsäure

mm Millimeter (*hier: l m⁻²*)

dt/ha Dezitonne pro Hektar

cm Zentimeter

m Masse

V Volumen

l Liter

% Prozent

TM Trockenmasse

SRR *shoot root ratio* (Spross-Wurzel-Verhältnis)

SLA *specific leaf area* (Spezifische Blattfläche)

TE Transpirationseffizienz

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1 Wasserpotentialgefälle (Strasburger, 2014)	1
Abbildung 2 Phasenmodell des Stressgeschehens (Larcher, 2001).	4
Abbildung 3 Pflanzgefäße vor Versuchsbeginn.	10
Abbildung 4 „LiCor 3200 leaf area meter“	14
Abbildung 5 Entwicklung des Bodenwassergehalts	17
Abbildung 6 Entwicklung der Gesamttrockenmasse	19
Abbildung 7 Wurzel-Spross-Verhältnis	20
Abbildung 8 Partitionierung der Gesamttrockenmasse	21
Abbildung 9 Partitionierung der gesamten Wurzeltrockenmasse	22
Abbildung 10 Partitionierung der Feinwurzel-Trockenmasse	24
Abbildung 11 Gesamtblattfläche	25
Abbildung 12 Sorghumpflanzen zum Behandlungsbeginn und Versuchsende	26
Abbildung 13 Blattfläche der jüngsten, voll entwickelten Blätter	27
Abbildung 14 Spezifische Blattfläche (SLA)	28
Abbildung 15 Transpirationsraten	29
Abbildung 16 Gesamtwurzellänge	31
Abbildung 17 Wurzelskans (Lehm)	32
Abbildung 18 Wurzelskans (Kompost)	33
Abbildung 19 Wurzellänge pro Wurzeltrockenmasse	34

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 Übersicht der vier Behandlungen.....	9
Tabelle 2 Berechnungen zur Ermittlung der Bodenmasse und Bewässerungsmenge	11
Tabelle 3 Produktivität der Transpiration	30

1 Einleitung

1.1 Wasserhaushalt

Jedes Leben ist an Wasser gebunden. In einem lebendigen Organismus erfüllt es vielseitige Funktionen. Ob als Lösungsmittel beim Transport von Nährstoffen, bei der Kühlung durch Transpiration oder als Elektronendonator für die Photosynthese, Wasser ist in der Pflanze unentbehrlich (Kadereit *et al.*, 2014). Nicht umsonst bestehen krautige Pflanzen zu fast 90 % aus Wasser (Larcher, 2001). Im Pflanzenreich unterscheidet man zwischen wechselfeuchten (*poikilohydren*) und eigenfeuchten (*homoiohydren*) Pflanzen. Poikilohydre Pflanzen besitzen keine Zentralvakuole und passen ihren Wassergehalt der Umgebungsfeuchtigkeit an. Die Zellen können bei Wasserverlust schrumpfen und ihre Lebensfunktionen sehr stark drosseln. Beim Wiederaufquellen nehmen sie ihre Stoffwechselaktivität erneut auf. Homoiohydre Pflanzen besitzen hingegen eine Zentralvakuole und haben damit ihre Austrocknungsfähigkeit verloren. Sie müssen ihren Wasserhaushalt stets aufrechterhalten. Zur besseren Regulation haben sie oberflächliche Wachsschichten (Kutikula) und verschließbare Spaltapparate (Stomata) entwickelt. Auf diese Weise können sie ihre Transpiration minimieren und ihren Wasserhaushalt effizient regulieren (Larcher, 2001).

Wasser ist ständig in Bewegung und folgt dabei stets dem Wasserpotentialgradienten hin zum niedrigeren Potential. Reines Wasser besitzt dabei das höchstmögliche Wasserpotential von 0 MPa, in jedem anderen Milieu ist es negativ. Das Wasserpotential ist ein Maß für die freie Energie von Wasser und ist wie folgt definiert: $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m$. Es setzt sich aus dem osmotischen Ψ_s , dem Druck- Ψ_p , Gravitations- Ψ_g und Matrixpotential Ψ_m zusammen (Kathalia & Bhatla 2018). Gravitations- und Matrixpotential beziehen sich hierbei vor allem auf den Boden (Stahr *et al.*, 2016). Die

Wasserbewegung vom Boden durch die Pflanze bis hin zur Atmosphäre wird durch das *soil-plant-atmosphere-continuum* (SPAC) beschrieben. Entscheidend ist hierbei das Dampfdruckdefizit VPD (*vapor pressure deficit*). Es gibt an, wieviel Wasser der Luft zur

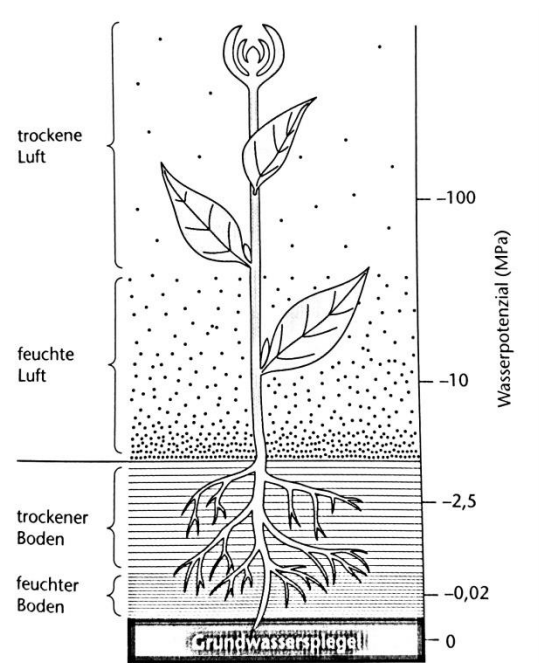


Abbildung 1 Wasserpotentialgefälle zwischen Boden, Pflanze und Luft (Strasburger, 2014)

vollen Sättigung fehlt. Die Luft in der Atmosphäre ist deutlich trockener als im Boden, deshalb herrscht dort ein höheres Dampfdruckdefizit. Bei hohem Dampfdruckdefizit liegt zugleich ein niedriges Wasserpotential vor (Larcher, 2001). Das Bodenwasser strebt also stets in Richtung des niedrigeren Wasserpotentials in der Atmosphäre. Dabei kann es entweder durch die Verdunstung an der Bodenoberfläche (Evaporation) oder durch die Verdunstung von Pflanzen (Transpiration) in die Atmosphäre gelangen. Die Pflanzen überbrücken dabei das Wasserpotentialgefälle zwischen Boden und Luft. Die Gesamtheit der Verdunstung wird als Evapotranspiration bezeichnet (Stahr et al., 2016). Pflanzen können Wasser über ihre gesamte Oberfläche aufnehmen. Die Wasseraufnahme erfolgt jedoch hauptsächlich aus dem Boden, wo es über die Wurzeln in die Pflanze gelangt. Sofern das Wasserpotential in den Feinwurzeln niedriger ist als das in der unmittelbaren Umgebung der Wurzel (Rhizosphäre), fließt Wasser aus der Bodenmatrix in die Wurzel (Larcher, 2001). Von der Wurzel aus wird es über apoplastische, symplastische oder transzelluläre Wege zu den Leitgefäßen der Pflanze befördert. Am Casparischen Streifen kann sich das Wasser nicht mehr über die Interzellularen und Zellwände bewegen, sondern muss durch die Zellen hindurch (Patakas, 2012). Im Xylem angelangt, sorgen Adhäsionskräfte für den kapillaren Aufstieg. Die Kapillarkräfte reichen jedoch nicht aus, um das Wasser bis zu den Blättern zu transportieren. Die treibende Kraft ist weiterhin der Transpirationssog, der durch den Wasserpotentialgradienten zwischen Boden und Atmosphäre entsteht. Die Anziehung zwischen den einzelnen Wassermolekülen (Kohäsion) sorgt dabei dafür, dass das Wasser ein durchgängiges Kontinuum in der Pflanze bildet. Dieses Kontinuum kann durch zu hohen Innendruck unterbrochen werden (Kavitation). Kavitation tritt vor allem bei sehr hoher Saugspannung, z.B. bei starker Transpiration im Sommer oder gefrorenem Bodenwasser auf (Kathpalia & Bhatla 2018). Von den Xylemgefäßen aus fließt das Wasser in die Blätter, wo es über stomatäre und kutikuläre Verdunstung an die Atmosphäre abgegeben wird. Das oberflächlich verdunstete Wasser erzeugt dabei einen Sog, der für eine stetige Nachdiffusion in die Interzellularen führt. Das Wasser geht in die Gasphase über und strebt aus der stark wassergesättigten substomatären Höhle in die trockenere Atmosphäre (Larcher, 2001).

Der potentielle Wurzelraum einer Pflanze wird durch die Gründigkeit des Bodens und dessen Durchwurzelbarkeit bestimmt. Die Gründigkeit entspricht der „Mächtigkeit des durchwurzelbaren Raumes“, also der Bodentiefe über dem Ausgangsgestein. Die Durchwurzelbarkeit beschreibt die „potentielle Intensität der Durchwurzelung“ und hängt vom Steingehalt, der Lagerungsdichte und dem Grobporenanteil des jeweiligen Bodens ab (Stahr et al., 2016). Bei den Porengrößen unterscheidet man zwischen Grob- ($> 10 \mu\text{m}$), Mittel- ($10\text{--}0,2 \mu\text{m}$) und Feinporen ($< 2 \mu\text{m}$). Leichte Böden (Sandböden) haben eine große Korngröße und besitzen deshalb viele Grobporen. Schwere Böden bestehen hingegen aus feineren

Partikeln und haben daher einen höheren Feinporenanteil. Wurzeln sind zu groß, um in feinen Poren zu wachsen. Sie wachsen deshalb vor allem in Grobporen, während Wurzelhaare auch in Mittelporen eindringen können (Stahr *et al.*, 2016). Doch nicht nur die Durchwurzelung wird durch ein geringes Porenvolumen begrenzt, auch die Wasserverfügbarkeit hängt sehr stark von der Porengröße im Boden ab. Pflanzen können nur solange Wasser aus dem Boden aufnehmen, wie in den Feinwurzeln ein niedrigeres Wasserpotential als in ihrer Umgebung herrscht. Um grobe Bodenporen zu entleeren, genügen meist schon negative Wasserpotentiale von wenigen Zehnteln MPa (Larcher, 2001). Schwierig wird es jedoch, wenn der Boden soweit entwässert ist, dass nur noch die Feinporen mit Wasser gefüllt sind. Der Entwässerungsdruck der nötig ist, um Feinporen zu entleeren, kann von Pflanzenwurzeln nicht erzeugt werden (Larcher, 2001). Ist der Wassergehalt eines Bodens so niedrig, dass das enthaltene Wasser nicht mehr von den Wurzeln aufgenommen werden kann und die Pflanze welkt, spricht man vom permanenten Welkepunkt PWP (Kirkham, 2014). Das Wasser, das am permanenten Welkepunkt noch im Boden enthalten, jedoch nicht pflanzenverfügbar ist, wird als Totwasser bezeichnet. Weitere wichtige Kenngrößen eines Bodens sind die Feldkapazität FK, sowie die nutzbare Feldkapazität nFK. Die Feldkapazität gibt den Wassergehalt an, der von einem „Boden im statischen Gleichgewicht gegen die Schwerkraft“ gehalten werden kann (Stahr *et al.*, 2016). Die nutzbare Feldkapazität beinhaltet hingegen nur den Wassergehalt, der für die Wasserversorgung der Pflanzen zur Verfügung steht, also die Feldkapazität ohne Totwasser.

1.2 Trockenstress

In allen Regionen der Erde unterliegen Pflanzen unterschiedlichen Belastungen, die vom jeweiligen Lebensoptimum abweichen und sie in ihrer Entwicklung einschränken. Derartige Belastungssituationen werden als Stress bezeichnet (Larcher, 2001). Darüber hinaus kann Stress unterschiedlich definiert werden. Stress beschreibt nicht nur die Belastungssituation an sich, sondern auch seinen Einfluss auf einen Organismus. Die äußere Stresswirkung ist somit eng mit den Veränderungen innerhalb des Organismus verbunden (Goldstein & Kopin, 2007). In der Physik versteht man unter Stress die innere Spannung eines Körpers, auf den eine äußere Kraft wirkt. Das biologische Stresskonzept beinhaltet im Gegensatz zum physikalischen eine Zeitkomponente. Es besagt, dass ein kurzer, intensiver Stress dieselben Auswirkungen haben kann, wie ein lang anhaltender, moderater Stress. Das Stressniveau setzt sich also aus Stressintensität und Stressdauer zusammen. Der Störreiz wird dabei als Stressfaktor oder Stressor, die Reizantwort als Stressreaktion oder –zustand bezeichnet

(Larcher, 2001). Das Phasenmodell in Abbildung 2 zeigt die möglichen Abläufe und Tendenzen von Pflanzen unter Stress. Der Stress wird dabei in zwei Komponenten unterteilt: eine destabilisierende, destruktive (*Distress*) und eine restabilisierende, resistenzfördernde Komponente (*Eustress*).

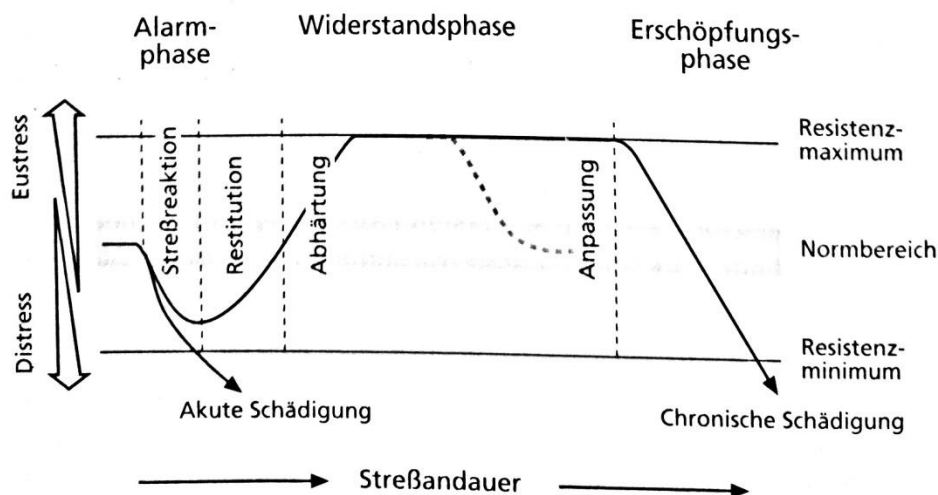


Abbildung 2 Phasenmodell des Stressgeschehens (Larcher, 2001)

Laut dem Modell nach Larcher durchlaufen Pflanzen unter Stress verschiedene Phasen. In der *Alarmphase* wirkt ein Stressor auf die Pflanze und eine Stressreaktion wird ausgelöst. In dieser ersten Phase gerät der Stoffwechsel der Pflanze aus dem Gleichgewicht, sodass die katabolen gegenüber den anabolen Stoffwechselprozessen überwiegen (Larcher, 2001). Ist der Stress zu stark, kommt es schon jetzt zur akuten Schädigung oder sogar zum Tod der Pflanze. Bei anhaltender Stressintensität und ausreichender Toleranz der Pflanze, kommt es zur Einleitung von Reparaturvorgängen (*Restitution*). Diese Abwehrmaßnahmen schaffen den Übergang zur *Widerstandsphase*. In dieser Phase kann die Pflanze ihre Widerstandskraft erhöhen (*Abhärtung*). Die Abhärtung ermöglicht es der Pflanze daraufhin ihren Zustand trotz Belastung zu stabilisieren und zu einer weitestgehend normalen Funktionalität zurückzukehren (*Anpassung*). Die erhöhte Widerstandsfähigkeit kann nach dem Einwirken des Stressfaktors für einige Zeit aufrechterhalten bleiben. Der weitere Verlauf wird durch die Stressintensität und dessen Dauer bestimmt. Wird die Anpassungsfähigkeit der Pflanze überschritten, so kommt es zur *Erschöpfungsphase*. In diesem Szenario erleidet die Pflanze chronische Schädigungen und Funktionsausfälle, die schlussendlich zum Tod führen. Kann das Stressniveau jedoch von der Pflanze toleriert werden, so folgt zum Ende der Stresseinwirkung eine *Regenerationsphase*, in der eingetretene Schädigungen behoben werden können (Larcher, 2001). Trockenstress tritt nicht abrupt auf, sondern entwickelt sich

allmählich (Hsiao & Acevedo, 1974). Somit spielt die Zeitkomponente bei der Stressreaktion unter Dürrebedingungen eine wichtige Rolle. Dürrestress kann nicht nur durch Niederschlagsarmut entstehen, sondern auch, wenn Wasser nicht in einem geeigneten thermodynamischen Zustand verfügbar ist. So tritt Dürrestress beispielsweise auch bei Bodenfrost oder auf Salzböden auf, die das Wasser osmotisch sehr stark binden (Larcher, 2001). Ein besonderer Fokus liegt hier jedoch auf dem Wassermangel, der durch Bodentrockenheit verursacht wird. In der Realität tritt selten ein Stressfaktor isoliert auf. So ist eine Dürre beispielsweise meist mit starker Strahlung und Überhitzung verbunden. Die Stressreaktion der Pflanze ist also nicht alleine auf den Wassermangel zurückzuführen, sondern viel mehr auf eine Kombination verschiedener Stressoren (Levitt, 1980). Um Stresssituationen besser überstehen zu können, haben Pflanzen unterschiedliche Mechanismen entwickelt. Kurzfristig physiologische Anpassungen ermöglichen es der Pflanze, mit den vorhandenen Wasserressourcen besser zu haushalten und somit ihre Effizienz zu erhöhen. Morphologische Anpassungen haben hingegen eine Wachstumsänderung zur Folge, die die Überlebenschancen der Pflanze langfristig erhöhen sollen. Physiologische und morphologische Reaktionen sind hierbei eng miteinander verbunden (Larcher, 2001). Im Folgenden soll näher auf die möglichen Reaktionen und Anpassungsmechanismen von Pflanzen unter Trockenstress eingegangen werden.

Als eine der ersten Reaktionen ist meist ein vermindertes Streckungswachstum zu beobachten. Das liegt daran, dass der Turgordruck in den Zellen nachlässt. Damit eine Zelle expandieren kann, muss sie prall mit Wasser gefüllt sein (Turgeszenz). Dabei wirkt der Turgordruck von innen auf die Zellwand und regt das Streckungswachstum an (Hsiao & Acevedo, 1974). Wird jedoch nicht genügend Wasser nachgeliefert, so sinkt der Innendruck und das Wachstum stagniert. Durch *osmotic adjustment* ist es der Pflanze jedoch möglich, das vorhandene Wasser sinnvoll zu steuern. Dabei werden gelöste Stoffe in bestimmten Pflanzenteilen akkumuliert und somit das osmotische Potential gesenkt (Girma & Krieg, 1992). Um weitere Wasserreserven im Boden erschließen zu können, werden diese Osmotika vor allem in der Wurzel eingelagert. Die Wurzel ist so in der Lage weiterzuwachsen, während das Wachstum von Blättern und Spross gehemmt ist. Infolgedessen kann es zu einer Veränderung im Wurzel-Spross-Verhältnis kommen (Westgate & Boyer, 1985). Bei einer bodenbürtigen Dürre erfährt die Wurzel den Trockenstress zuerst (Larcher, 2001). In der Wurzel wird daraufhin Abszisisäure (ABA) als Signalstoff synthetisiert und in der Pflanze verteilt. In den Blättern induziert ABA den hydroaktiven Schließmechanismus der Stomata. Werden die Schließzellen nicht ausreichend mit Wasser versorgt, kann es auch zu einem hydropassiven Verschluss durch verminderten Turgor kommen (Kathpalia & Bhatla, 2018). Auf diese Weise kann die Verdunstung reduziert

und weitestgehend auf die kutikuläre Transpiration beschränkt werden. Um den Wasserverlust über die Transpiration zusätzlich einzuschränken, können bei starkem Stress die Blätter eingerollt oder vollständig abgeworfen werden. Außerdem bilden Pflanzen unter Trockenstress i.d.R. kleinere Blattflächen aus (Larcher, 2001). Ist der Stress nicht zu stark, gelingt es manchen Pflanzen ihre generativen Prozesse zu beschleunigen. Die trockenresistenten Samen können dann die Dürreperiode unbeschadet überdauern. Egal wie stark der Stress ist, Stressreaktionen und die damit einhergehenden Anpassungsmechanismen bedeuten für Pflanzen immer einen zusätzlichen Aufwand an Energie und Metaboliten (Larcher, 2001). Die Energie, die in die Überlebenssicherheit investiert wird, fehlt ihnen wiederum für die weitere Entwicklung. Insbesondere bei Kulturpflanzen entsteht dadurch ein Konflikt zur Ertragsbildung, den es zu lösen gilt (Stahr et al., 2016).

1.3 *Sorghum spec.*

Sorghum ist eine Gattung innerhalb der Familie der Süßgräser (*Poaceae*) und ist nach Mais, Weizen, Reis und Gerste das fünftwichtigste Getreide der Welt (Aruna et al., 2018). Die einjährige Kurztagpflanze erinnert stark an den verwandten Mais, der ebenfalls zu den Süßgräsern gehört. *Sorghum* bildet zwittrige Blüten aus, die sich selbst bestäuben können. Die Vermehrung geschieht ausschließlich über Samen (Hasanuzzaman, 2019). Die große Vielfalt von *Sorghum* in Äthiopien ließ viele Wissenschaftler schlussfolgern, dass *Sorghum* in Äthiopien domestiziert wurde. Intensivere Analysen legen jedoch nahe, dass die enorme Diversität durch die geografische Lage, die einzigartige Topografie, sowie die komplexe soziale Geschichte Äthiopiens erklärt werden kann (Stemler, Harlan & de Wet, 1977). Jüngste archäobotanische Hinweise deuten außerdem darauf hin, dass das Ursprungszentrum von kultiviertem *Sorghum* in der ostsudanesischen Savanne liegen könnte (Aruna et al., 2018). Die wohl bekannteste, weltweit kultivierte Art der Gattung ist *Sorghum bicolor* (L.) MOENCH. Innerhalb der Art gibt es vielfältige Sorten, die zu unterschiedlichen Zwecken angebaut werden. Die Zuckerhirse zeichnet sich beispielsweise durch einen besonders hohen Zuckergehalt im Spross aus, weshalb sie zur Herstellung von Sirup verwendet wird. Zur Sirup-Herstellung wird vor allem der zuckerhaltige Saft benötigt. Die faserigen Überreste werden anschließend für die Tierernährung oder zur Produktion von Wärme und Strom genutzt. Abgesehen davon kann die gesamte pflanzliche Biomasse von *Sorghum* zur Gewinnung von Biokraftstoff verwendet werden. Als Lebensmittel hat *Sorghum* jedoch die größte Bedeutung. Weltweit sind 500 Millionen Menschen in mehr als 30 Ländern

auf Hirse als Grundnahrungsmittel angewiesen (Hasanuzzaman, 2019). In den Produktionsländern dient ein Großteil des erzeugten Sorghums als Nahrungsgrundlage vor Ort. Hier werden oft hochwachsende Sorten bevorzugt, da die langen Stängel und Blätter dort als Baumaterial oder Futtermittel genutzt werden (Mindaye et al., 2016). Nichtsdestotrotz kann die Zwergwüchsigkeit bei dürreresistenten Kulturpflanzen durchaus von großer Bedeutung sein. Die verringerte Pflanzenhöhe erhöht beispielsweise die Effizienz der Ressourcenallokation innerhalb der Pflanze und bietet schlichtweg weniger Oberfläche, über die Wasser verloren gehen kann (Kidanemariam W., 2019). Sorghum ist eine robuste Kulturpflanze, die dank ihres C4-Stoffwechsels Trockenheit und Hitzestress relativ gut tolerieren kann. Im Vergleich zum verwandten Mais ist Sorghum sogar noch dürreresistenter. Die verhältnismäßig kurze Vegetationsperiode, sowie geringe Nährstoffansprüche machen es als Kulturpflanze zusätzlich interessant (Taylor & Duodu, 2018). Trotzdem ist Trockenstress einer der Hauptfaktoren, der die Sorghum-Produktion in den semiariden Tropen limitiert (Wondimu et al., 2020). In Zeiten steigender Weltbevölkerung und schwindender Wasserressourcen spielt Sorghum besonders in den semiariden Gebieten Asiens, Afrikas und Lateinamerikas eine wichtige Rolle für die Ernährungssicherheit (Aruna et al., 2018). Es wird hauptsächlich in den tropischen und subtropischen Regionen von Afrika und Asien kultiviert, doch auch in Amerika und Australien wird Sorghum als Tierfutter immer häufiger angebaut (Taylor & Duodu, 2018). Während in den letzten Jahren vor allem an der Entwicklung populärer Kulturpflanzen wie Mais, Weizen, Reis und Sojabohnen gearbeitet wurde, gerieten Hirse und andere widerstandsfähige Nutzpflanzen in Vergessenheit. Einige traditionelle Nutzpflanzen können in tropischen und subtropischen Regionen nur bedingt kultiviert werden, da ihre Anpassungsfähigkeit an die Klimaveränderung begrenzt ist. Bei Weizen ist beispielsweise ab Temperaturen über 30 °C mit Ertragseinbußen zu rechnen (Hasanuzzaman, 2019). Hirse und andere kleinkörnige Getreidearten wie Quinoa, Chia und Amaranth können klimatischen Stress jedoch besser tolerieren und so auch mit stärkeren klimatischen Veränderungen zurechtkommen. Während diese Kulturen meist einen hohen Wasser- und Nährstoffbedarf haben, ist Hirse von Natur aus an trockene Standorte mit geringer Bodenfruchtbarkeit angepasst. Das tiefe Wurzelwerk und die kurze Vegetationszeit ermöglichen es ihm auch bei Niederschlägen von nur 300 mm zu wachsen (Hasanuzzaman, 2019). Eine gute Trockentoleranz bedeutet jedoch nicht, dass die Pflanzen unter Dürrestress auch hohe und stabile Erträge erzeugen können. Zu den Hauptzielen in der Sorghumzüchtung gehört deshalb nicht nur eine gesteigerte Trockentoleranz, sondern auch eine Verbesserung der Erträge unter trockenen Bedingungen (Kidanemariam W., 2019). Problematisch ist, dass mit Sorghum nur relativ geringe Erträge erzielt werden. Im Vergleich zu anderen wichtigen Getreidearten sind die Erträge von Sorghum mit einem globalen Mittel von 11,66 dt/ha (FAO, 2018) sehr niedrig. Das weltweite Ertragsmittel von Mais lag 2018 laut

FAO bei 59,24 dt/ha, das von Weizen bei 34,25 dt/ha. Ein großer Vorteil ist jedoch, dass Sorghum auch unter harten klimatischen Bedingungen zwar niedrigere, jedoch relativ zuverlässige Erträge liefern kann (Taylor & Duodu, 2018). In Zeiten des Klimawandels sind landwirtschaftliche Nutzpflanzen zunehmenden Belastungen durch abiotische Stressfaktoren, z.B. Dürren und extreme Temperaturereignisse ausgesetzt. Es ist also wichtiger denn je die Mechanismen stresstoleranter Pflanzen besser zu verstehen und zukunftsfähige Kulturpflanzen wie Sorghum weiterzuentwickeln (Hasanuzzaman, 2019).

2 Material und Methoden

Der gesamte Versuch erfolgte im Gewächshaus des Instituts für tropische Agrarwissenschaften, Fg. Wasserstress-Management bei Kulturpflanzen in den Tropen und Subtropen der Universität Hohenheim. Der Versuch begann am 20.06.2020 mit dem Vorkeimen der Samen und endete am 06.08.2020 mit der destruktiven Probennahme der letzten Pflanzen.

2.1 Versuchsplanung

Um die Reaktionen des Halbzwerghsorghums auf variable Umweltbedingungen zu untersuchen, wurde im Gewächshaus ein Versuch mit insgesamt vier Behandlungen angelegt. Untersucht wurden die Faktoren Bodentyp und Bodenwassergehalt mit jeweils zwei Faktorstufen. Zur Verfügung standen zwei sehr unterschiedliche Bodentypen: Ein schwerer Lehm Boden, sowie eine leichtere Komposterde. Für eine gute Jungpflanzenentwicklung wurden bei der Anzucht alle Behandlungen so bewässert, dass der Bodenwassergehalt bei 80 % der maximalen Feldkapazität lag. Bei der ersten Bewässerungsstufe wurden die Pflanzgefäße über den gesamten Versuchszeitraum so bewässert, dass der Bodenwassergehalt relativ konstant bei 80 % der Feldkapazität blieb. Bei der zweiten Bewässerungsstufe sollten die Pflanzen mit zunehmendem Trockenstress konfrontiert werden. Ab Beginn des Trockenstress erhielten diese Behandlungen deshalb überhaupt keine Wassergabe mehr. Der Versuch war mit vier Wiederholungen pro Behandlung angelegt.

Tabelle 1 Übersicht der vier Behandlungen

Bodentyp	Bodenwassergehalt	Bezeichnung
Lehm	80 % FK	L1
Lehm	abnehmend	L2
Kompost	80 % FK	K1
Kompost	abnehmend	K2

Über einen Zeitraum von 40 Tagen wurden zu verschiedenen Zeitpunkten insgesamt sechs destruktive Probennahmen vorgenommen. Die erste Probennahme erfolgte beim Einpflanzen der vorgezogenen Sorghum-Setzlinge in die zuvor auf 80 % FK bewässerten Röhren. Von den bewässerten Pflanzen wurden im Laufe des Versuchs noch zu zwei weiteren Zeitpunkten Proben genommen. Um die Entwicklung der trockengestressten Behandlungen bei abnehmender Bodenfeuchte besser beurteilen zu können, wurden hier in regelmäßigen Abständen drei weitere Zeitpunkte betrachtet.

2.2 Versuchsdurchführung

Zur besseren Analyse der Wurzeln, insbesondere der Wurzeltiefe, wurden 37,5 cm lange Kanalgrundrohre als Pflanzgefäße verwendet. Die standardisierten Kunststoffrohre hatten einen Innendurchmesser von 15 cm. Ein Pflanzgefäß bestand aus drei übereinanderliegenden Segmenten mit je 12,5 cm Höhe, sodass sich eine Gesamthöhe von 37,5 cm ergab. Die drei Segmente wurden mit Paketband oder Gaffer Tape zusammengeklebt, sodass sie bei der Ernte wieder voneinander getrennt werden konnten. Am untersten Segment wurde ein feinmaschiges Netz befestigt, das Netz wurde ebenfalls gut mit Tape befestigt. Jede Röhre erhielt einen passenden Untersetzer. Das Gesamtvolumen einer einzelnen Röhre betrug 6626,8 cm³. Insgesamt wurden 52 Röhren dieser Art vorbereitet. Davon wurden 48 bepflanzt, mithilfe der restlichen vier Rohre wurde die reine Evaporation der vier Behandlungen bestimmt.



Abbildung 3 Die 52 Pflanzgefäße vor Versuchsbeginn, davon je 26 pro Bodentyp. Alle Gefäße wurden auf einen Bodenwassergehalt von 80 % Feldkapazität bewässert und bis zum Einpflanzen der Sorghum-Jungpflanzen mit einem Untersetzer bedeckt.

Die Randomisierung der Pflanzgefäße erfolgte durch zufälliges Ziehen der beschrifteten Etiketten. Aus praktischen Gründen wurden die Röhren, die regelmäßig zu wiegen waren, auf derselben Seite platziert. Über den Röhren wurden in zwei Reihen insgesamt sechs Lampen à 400 Watt befestigt. Nach Berechnung des Bodenwassergehalts konnten alle Röhren mit der jeweiligen Bodenmasse (m_B) gefüllt werden. Für eine weitestgehend homogene Bodenstruktur wurde der Boden vor dem Einfüllen gesiebt (5 x 5 mm). Beginnend mit geringen Wassergaben wurden alle Pflanzgefäße Stück für Stück solange bewässert, bis sie ihr Gesamtgewicht (m_{gesamt}) erreicht hatten und der Boden zu 80 % wassergesättigt war. Damit kein Wasser über Evaporation verloren geht, wurden die Röhren stets mit einem Untersetzer bedeckt. Um mögliche Abweichungen von der berechneten Gesamtmasse zu überprüfen, wurden zum Versuchsbeginn alle Röhren gewogen. Der Mittelwert aller Röhren eines Bodentyps wurde als reale Gesamtmasse pro Pflanzgefäß betrachtet und diente als Richtwert für die Bewässerung. Während des Versuchs wurden alle zwei Tage jeweils die vier Pflanzgefäße jeder Behandlung gewogen, die für die letzte destruktive Probennahme vorgesehen waren. Die Differenz zwischen dem Richtwert und dem jeweiligen Mittelwert der Behandlung ergab den Gewichtsverlust und somit die nötige Bewässerungsmenge für 80 % FK. Die vier unbepflanzten Röhren zur Erfassung der Evaporation wurden separat gewogen und der jeweilige Gewichtsverlust direkt mit Wasser aufgefüllt. Zur Bewässerung wurde ein Dispenser verwendet.

2.3 Bodenwassergehalt

Tabelle 2 Berechnungen zur Ermittlung der Bodenmasse und Bewässerungsmenge. Für Angaben in Prozent kann der jeweilige Bodenwassergehalt w mit 100 multipliziert werden. Die Gesamtmasse m_{gesamt} diene als Richtwert für die Bewässerung auf 80 % FK.

Berechnungen	Legende
$w_A = (m_A - m_{Tr}) / m_A$	m_A = Ausgangsmasse des Bodens
$m_B = (\rho \times V) \times (1 + w_A)$	m_{FK} = Bodenmasse bei FK
$w_{FK} = (m_{FK} - m_{Tr}) / m_{FK}$	m_{Tr} = Trockenmasse des Bodens
$w_{80\% FK} = 0,8 \times w_{FK}$	w_A = Bodenwassergehalt im Ausgangszustand
$m_{80\% FK} = (\rho \times V) \times (1 + w_{80\% FK})$	w_{FK} = Bodenwassergehalt bei FK
$m_W = m_{80\% FK} - m_B$	$w_{80\% FK}$ = Bodenwassergehalt bei 80% FK
$m = m_B + m_{Röhre} + m_{\text{Untersetzer}}$	m_B = benötigte Bodenmasse pro Röhre
$m_{\text{gesamt}} = m + m_W$	$m_{80\% FK}$ = Bodenmasse bei 80% FK
	m_W = benötigte Wassermasse für 80% FK
	m = Masse pro Pflanzgefäß vor Bewässerung
	m_{gesamt} = Gesamtmasse pro Pflanzgefäß zum Versuchsstart

Um die benötigte Bodenmasse und die Bewässerungsmenge bestimmen zu können, musste zunächst das Trockengewicht, sowie die maximale Feldkapazität der beiden Bodentypen ermittelt werden. Für eine weitestgehend homogene Struktur wurden beide Bodentypen gesiebt (5 x 5 mm). Anschließend wurde je eine Röhre mit Boden befüllt und das Ausgangsgewicht (m_A) erfasst. Beide Röhren wurden anschließend solange bewässert, bis das Substrat vollständig wassergesättigt war und die identische Wassermenge unten wieder herauskam. In diesem Zustand war die maximale Feldkapazität erreicht und die Röhren wurden erneut gewogen (m_{FK}). Für die Berechnungen wurde jeweils das Gewicht der Röhre abgezogen und nur die reine Bodenmasse betrachtet.

Der Boden musste nun vollständig getrocknet werden. Hierfür wurde er in Aluschalen ($V = 2,5 \text{ l}$) umgefüllt und anschließend im Trockenschrank für ca. drei Tage bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. In trockenem Zustand wurde die Bodenmasse nochmals erfasst (m_{Tr}). Die Dichte wurde nicht aus der gesamten Bodenmasse berechnet, da ein derartig großes Bodenvolumen sich nur schwer komprimieren ließe und die Hohlräume somit zu einem größeren Fehler bei der Dichteberechnung führen würden. Zur Dichtebestimmung wurde deshalb ein 100 ml Becherglas verwendet. Dieses wurde mit dem vollständig getrockneten Boden befüllt und dieser soweit wie möglich komprimiert.

Aus der Ausgangs- und Trockenmasse wurde die Restfeuchte der beiden Bodentypen ermittelt. Die Restfeuchte bezeichnet den gravimetrischen Bodenwassergehalt der zwei Böden im Ausgangszustand (w_A). Aus der Dichte ρ , dem Gesamtvolumen der Röhre V und der Restfeuchte wurde die einzufüllende Bodenmasse (m_B) berechnet. Der Wassergehalt bei Feldkapazität (w_{FK}) ergab sich auf dieselbe Art und Weise. Aus diesem konnte wiederum die Wassermenge ermittelt werden, die für die Bewässerung des Ausgangsbodens auf 80 % Feldkapazität benötigt wurde (m_W). Vor der Bewässerung hatten alle Pflanzgefäße mit Bodeninhalt und Untersetzer die Masse m . Addierte man nun die Wassermenge m_W , so ergab sich die Gesamtmasse pro Pflanzgefäß zum Versuchsbeginn (m_{gesamt}). Während des Versuchs wurde stets so bewässert, dass diese Gesamtmasse erhalten blieb.

2.4 Pflanzenanzucht

Von dem Halbzwergsorghum lag sowohl nacktes, als auch ummanteltes Saatgut vor. Um die benötigte Samenanzahl für die spätere Aussaat einschätzen zu können, wurden vorab einfache Keimversuche durchgeführt. Die Aussaat erfolgte in luftdicht verschlossenen Keimschalen, die mit zweilagigem Filterpapier ausgekleidet waren. Das Saatgut wurde gleichmäßig auf dem Filterpapier verteilt und anschließend mit einer Sprühflasche gut befeuchtet. Die Samen sollten nicht im Wasser stehen, da dies die Keimfähigkeit vermindern kann. Für eine weitestgehend zuverlässige Einschätzung der Keimrate wurden je 100 Samen der beiden Saatgutvarianten für die Keimversuche verwendet. Nach drei Tagen wurde die Anzahl der gekeimten Samen festgehalten.

Für den Versuch wurden 180 nackte Samen verwendet. Diese wurden ebenso wie bei den Keimversuchen in einer luftdichten Keimschale auf zweilagigem Filterpapier zum Keimen gebracht. Später wurden insgesamt 56 Jungpflanzen benötigt. Nach zwei Tagen keimten die Samen und konnten in die mit dem jeweiligen Boden gefüllten Multitopfplatten versetzt werden, zur Sicherheit wurden 15 % mehr Keimlinge in die Multitopfplatten übernommen. Beim Einpflanzen in die Röhren konnten so möglichst einheitlich entwickelte Pflanzen ausgewählt werden. Die Multitopfplatten waren aus weichem Plastik, damit der gesamte Erdballen sich beim Einpflanzen leichter aus der Vertiefung lösen ließ. Die Pflanzen wuchsen vier Tage in den Multitopfplatten, bis das erste Laubblatt gut entwickelt war. Vier Jungpflanzen pro Bodentyp waren nun für die erste destruktive Probennahme vorgesehen. Die restlichen 48 Pflanzen, die am weitesten entwickelt waren, wurden mit dem gesamten Wurzel- und Erdballen in die vorbereiteten Röhren gepflanzt. Für einen guten Wachstumsstart wurden anschließend alle Jungpflanzen für zweieinhalb Wochen so

bewässert, dass der Bodenwassergehalt von 80 % FK erhalten blieb. Am 16. Tag nach dem Einpflanzen in die Röhren erhielten die Pflanzen der Trockenstress-Behandlung die letzte Wassergabe.

2.5 Messungen

2.5.1 Blattfläche

Die Blattfläche von Pflanzen lässt sich sehr einfach aus der Länge und Breite des Blattes, sowie einem spezifischen Anpassungsfaktor berechnen ($\text{Länge} \times \text{Breite} \times \text{Anpassungsfaktor} = \text{Blattfläche}$). Dieser Faktor beschreibt den Anteil, den das Blatt von der sich aus Länge und Breite ergebenden Fläche einnimmt. Sind die Maße des Blattes bekannt, kann der Faktor mithilfe der App „*easy leaf area*“ berechnet werden. Für die Blattflächenmessung am Tag der Pflanzung wurde jeweils nur die Länge und Breite der Blätter gemessen und der Anpassungsfaktor im Nachhinein mit der App ermittelt. Die Blattflächenbestimmung über die App funktionierte wie folgt: Auf einem weißen Hintergrund, z.B. einem Blatt Papier oder Karton, wurde ein vier Quadratzentimeter großes, rotes Quadrat platziert. Dieses rote Quadrat diente als Referenz und war durch den Kontrast zu den grünen Blättern gut von der App erkennbar. Benötigt wurde lediglich ein Foto des zu messenden Blattes vor dem weißen Hintergrund mit dem roten Quadrat. Bei der Messung wurde darauf geachtet, dass die Referenz und das zu messende Blatt möglichst in einer Ebene lagen. Die App lieferte die jeweilige Blattfläche in cm². Die Blattfläche geteilt durch das Produkt aus Länge und Breite ergab den Anpassungsfaktor für die Blattform des Sorghums.

Für alle übrigen Blattflächenmessungen stand das „*LiCor 3200 leaf area meter*“ zur Verfügung. Es wurde dafür verwendet, die Blattflächen abgetrennter Blätter schnell und genau zu messen. Über zwei gegenläufige, transparente Förderbänder wurden die Blätter durch das Gerät geschleust. Im Inneren befand sich ein Scanner, der mithilfe von LEDs und gepaarten Detektoren die Blattfläche der Blätter ermittelte. Die motorbetriebenen Förderbänder erlaubten eine hohe Durchlaufgeschwindigkeit und die einzelnen Blattflächen wurden automatisch summiert, sodass nicht jedes Blatt einzeln zu messen war. Pro Versuchspflanze wurden drei unterschiedliche Blattflächen erfasst. Die des jüngsten, voll entwickelten Blattes, der restlichen grünen Blätter, sowie der vertrockneten Blätter. Um Messungenauigkeiten zu vermeiden, wurde bei den Messungen darauf geachtet, dass die

zwei Förderbänder deckungsgleich verliefen. Die Blattanzahl pro Pflanze wurde ebenfalls festgehalten.

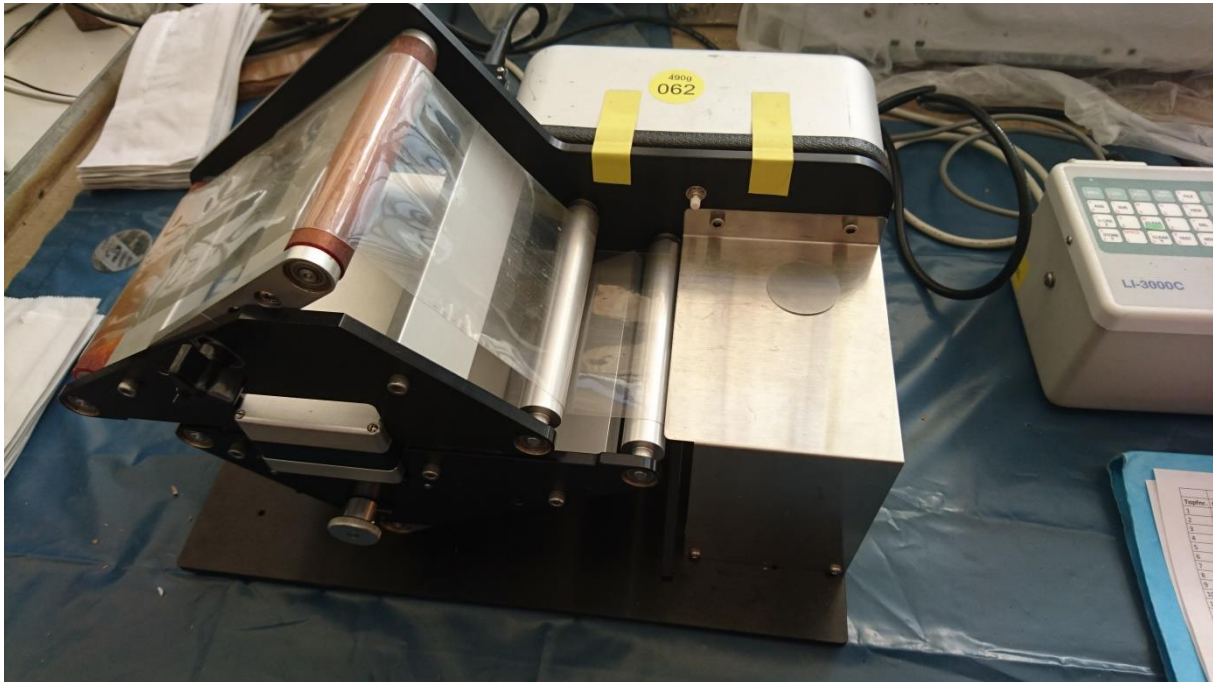


Abbildung 4 „LiCor 3200 leaf area meter“ zur Bestimmung der Blattfläche.

2.5.2 Trockenmasse

Die erste destruktive Probennahme erfolgte beim Umpflanzen aus den Multitopfplatten in die Röhren. Hier wurden lediglich Wurzeln, Blätter und Spross der Jungpflanzen mit einem Cutter voneinander getrennt. Bei allen weiteren Probennahmen wurden folgende Pflanzenteile separat gewonnen: Das jüngste, voll entwickelte Blatt, alle weiteren grünen Blätter, vertrocknete Blätter und der Spross inklusive des jüngsten, nicht voll entwickelten Blattes. Alle oberirdischen Pflanzenteile wurden in separate Butterbrottüten gefüllt, zwei Tage bei 60° C im Trockenschrank (*Firma Memmert*) getrocknet und anschließend bis zum Wiegen trocken aufbewahrt. Die Wurzeln aus den drei Bodensegmenten wurden ebenfalls getrennt voneinander gesammelt. Die Feinwurzeln mussten für die späteren Wurzelskans konserviert werden. Dazu wurden sie in 100 ml Plastikflaschen gefüllt und vollständig mit Ethanol (95 %) bedeckt. Die Flaschen wurden bis zu den Scans im Kühlschrank bei 5 ° C aufbewahrt. Die Stützwurzeln wurden ebenso wie Blätter und Spross in Butterbrottüten gefüllt und getrocknet. Am 18. Tag nach der Pflanzung wurden die ersten Pflanzen aus den Röhren geerntet. Da zu diesem Zeitpunkt noch keine Bewässerungsunterschiede bestanden, wurden nur jeweils vier Pflanzen pro Bodentyp benötigt. Von den bewässerten Pflanzen

wurden außerdem an den Tagen 29 und 40, von den Pflanzen unter Trockenstress an den Tagen 24, 35 und 41 weitere Proben genommen. Vor dem Wiegen der Trockenmasse wurden alle Proben nochmals im Trockenschrank bei 60 °C getrocknet. Die Proben kühlten in einem Exsikkator ab und wurden anschließend mit einer Feinwaage (*Firma Sartorius*) gewogen. Die Bestimmung der Trockenmasse aller Pflanzenteile erfolgte nach abgeschlossener Wurzelanalyse.

2.5.3 Wurzelanalyse

Um an die Wurzeln zu gelangen, wurde das Klebeband, das die einzelnen Segmente miteinander verband, mit einem Cutter durchtrennt. Um die Bodensegmente ebenfalls voneinander zu trennen, wurden eine Drahtschlinge und eine flache Kehrschaufel verwendet. Anschließend wurde jedes Segment einzeln in einem wassergefüllten Eimer eingeweicht. Zum Wurzelauswaschen bewährte sich folgende Konstruktion: In eine Schubkarre wurde eine Gipservanne gestellt und darauf erst ein feineres, dann das zuvor verwendete 5 x 5 mm Bodensieb platziert. Die eingeweichten Bodensegmente wurden eins nach dem anderen auf das obere Sieb gekippt und der Eimer nochmals mit Wasser ausgeschwenkt. Mit einem Wasserschlauch mit Zerstäuber wurden die Wurzeln nun von der restlichen Erde befreit. Anschließend wurden die Wurzeln mit einer Pinzette von der Ober- und Unterseite des oberen Siebs abgesammelt. Die Erde, die sich auf dem feineren Sieb gesammelt hatte, wurde nur grob nach weiteren Wurzeln durchsucht. Die Wurzeln jedes Bodensegments wurden in einem Wassereimer gesammelt und dort nochmals gesäubert, bevor sie in Ethanol aufbewahrt wurden.

Zur genaueren Analyse der Wurzeln wurde mit der Software „WinRHIZO (2013e) Regent Instruments Canada Inc.“ gearbeitet. Mithilfe eines Scanners und dem Treiber „Epson Scan“ wurde die Wurzel als Bilddatei erfasst und durch die Software anschließend detaillierter betrachtet. Im Inneren des Scanners befand sich ein rechteckiges, durchsichtiges Tray mit einem ca. 2 cm hohen Rand. Das Tray wurde mit Wasser gefüllt, sodass der gesamte Boden bedeckt war. Für jedes Wurzelsegment wurde ein separater Scan durchgeführt. Dafür wurde die gesamte Wurzel mit einer Pinzette aus der Plastikflasche gezogen und das Ethanol ebenfalls in das Tray gekippt. Mithilfe von Pinzette und Präpariernadel wurde das Wurzelknäuel entwirrt, sodass die einzelnen Wurzeln möglichst nicht mehr übereinanderlagen. Währenddessen wurden weitere Bodenpartikel entfernt, die beim Auswaschen der Wurzeln übrig geblieben waren. War die Wurzel soweit ausgebreitet und gesäubert, konnte der Scan durchgeführt werden. Die Analyse der Wurzelscans mit

WinRHIZO erfolgte erst, nachdem alle Scans abgeschlossen waren. Die Einstellungen für die Scans wurden wie folgt gewählt: *Professional Modus, Positive Film, 8-Bit Grayscale, 400 dpi, Zoom 100*. Anschließend wurde der gesamte Inhalt des Trays durch ein feines Sieb gekippt und die Wurzel darin kurz ausgedrückt. Die Wurzeln wurden zusätzlich mit Papiertüchern trocken getupft, in Butterbrottüten gefüllt und zwei bis drei Tage bei 60 °C im Trockenschrank getrocknet. Vor dem nächsten Scan wurde das Tray kurz mit Wasser ausgespült und sorgfältig abgetrocknet. Vor der eigentlichen Analyse wurden die gespeicherten Bilddateien so zugeschnitten, dass das Tray am Rand nicht mehr sichtbar war. Um die Luftbläschen auf den Scans ebenfalls zu entfernen, wurde die Helligkeit auf zehn erhöht. Anschließend konnte die Analyse mit *WinRHIZO* durchgeführt werden. Diese lieferte Ergebnisse zu folgenden Parametern: Höhe und Breite der analysierten Region, gesamte Wurzellänge, -oberfläche und -volumen, sowie den durchschnittlichen Wurzeldurchmesser. Außerdem wurde die Anzahl der Wurzelspitzen, Gabelungen und Kreuzungen erfasst.

2.6 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung, sowie die Erstellung aller Grafiken erfolgte mit *SigmaPlot 12.5*. Zur Analyse wurde hauptsächlich eine zweifaktorielle Varianzanalyse (*Two Way ANOVA*) mit den Faktoren Bodentyp und Bewässerungsstufe durchgeführt. Getestet wurde mit einem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$.

3 Ergebnisse

3.1 Bodenwassergehalt

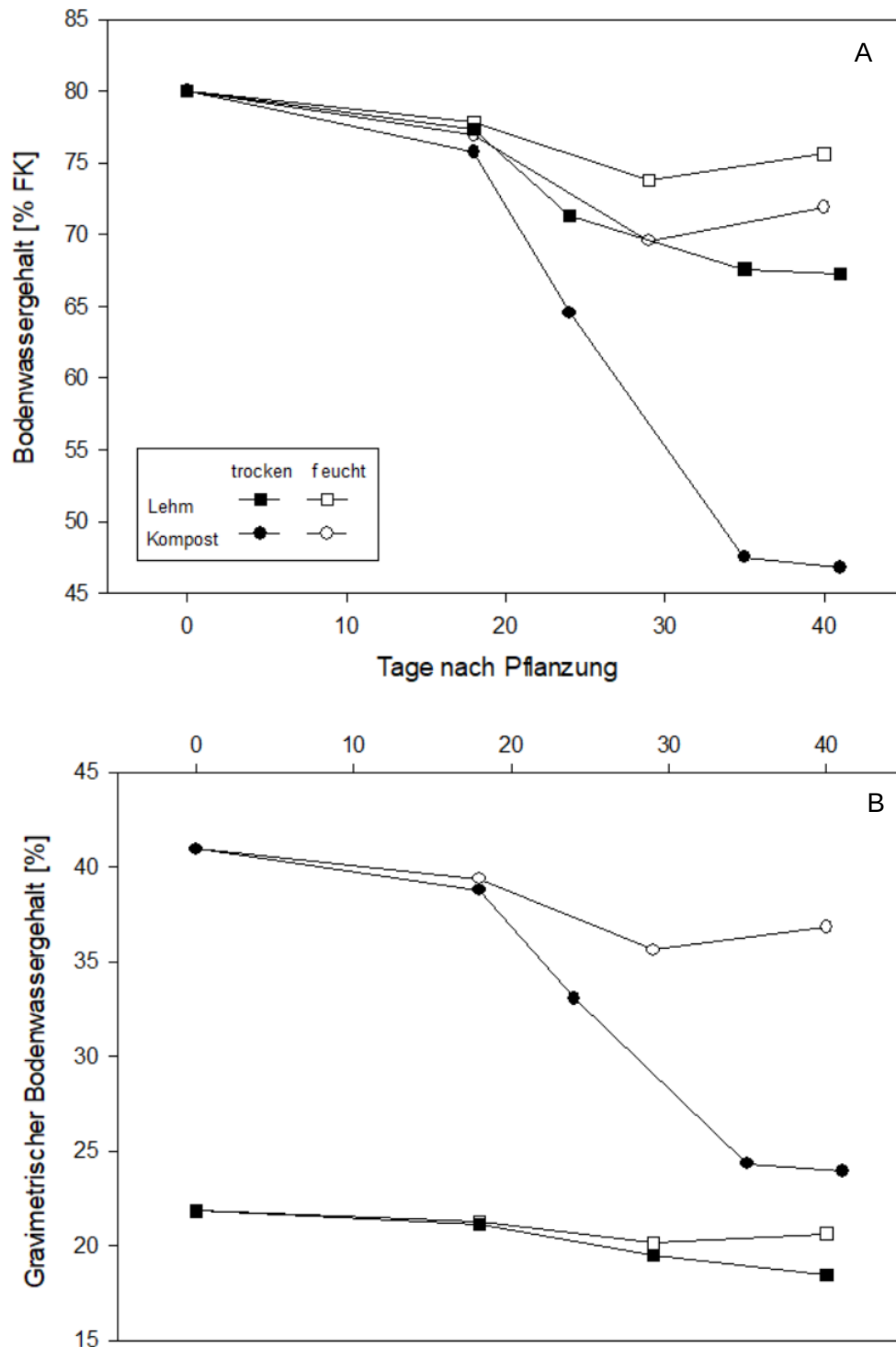


Abbildung 5 Entwicklung des Bodenwassergehalts der vier Behandlungen. Beginn des Trockenstresses an Tag 18 nach der Pflanzung. In Diagramm A der Bodenwassergehalt als prozentualer Anteil des Wassers, das bei maximaler Wassersättigung (Feldkapazität) im Boden enthalten ist. In Diagramm B der gravimetrische Bodenwassergehalt in Prozent.

Abbildung 5 zeigt die Entwicklung des Bodenwassergehalts der vier Behandlungen. In Grafik A ist der Bodenwassergehalt als prozentualer Anteil des Wassergehalts bei Feldkapazität angegeben, Grafik B zeigt den gravimetrischen Bodenwassergehalt in Prozent. Bei maximaler Wassersättigung (Feldkapazität) enthält der Lehm Boden 27,3 %, die Komposterde 51,2 % Wasser. Zu Beginn des Versuchs wurden alle Versuchsgefäße einheitlich auf 80% Feldkapazität bewässert. Beim Lehm Boden entspricht das dem gravimetrischen Bodenwassergehalt von 21,8 %, bei der Komposterde 41 %. Nach dem Einpflanzen wurden alle Sämlinge 16 Tage lang so bewässert, dass der Bodenwassergehalt von 80 % Feldkapazität erhalten blieb. Am 18. Tag nach der Pflanzung setzte die Bewässerung der trockengestressten Behandlung das erste Mal aus, ab diesem Zeitpunkt wurde nur noch die feuchte Behandlung bewässert. Zwischen den beiden Bodentypen ist ein eindeutiger Unterschied zu beobachten. Bei der Komposterde nimmt der Bodenwassergehalt ab diesem Zeitpunkt rasant ab und sinkt zum Ende des Versuchszeitraums auf unter 50 % Feldkapazität, das entspricht einem gravimetrischen Bodenwassergehalt von ca. 24 %. Beim Lehm Boden ist keine derart drastische Abnahme im Bodenwassergehalt zu beobachten. Zum Versuchsende enthielt der Lehm Boden immer noch über 65 % des Wassers, das er bei maximaler Sättigung halten konnte. Allerdings entspricht das einem gravimetrischen Bodenwassergehalt von nur ca. 18 %.

3.2 Trockenmasse und Partitionierung

3.2.1 Gesamttrockenmasse

In Abbildung 6 ist die durchschnittliche Gesamttrockenmasse der vier Behandlungen im Laufe des Versuchszeitraums dargestellt. Es sind sowohl Unterschiede zwischen den Bewässerungsstufen, als auch zwischen den Bodentypen zu erkennen. Bei fortlaufender Bewässerung steigt die Biomasse über den Versuchszeitraum immer steiler an. Zwischen den Pflanzen der verschiedenen Bodentypen besteht ein leichter Wachstumsunterschied, sodass die Pflanzen in der Komposterde bis zum Versuchsende ca. 16 % mehr Trockenmasse ausbilden konnten, als die Pflanzen im Lehm Boden. Die trockengestressten Pflanzen konnten im Vergleich dazu nur einen Bruchteil der Biomasse entwickeln. Im Lehm Boden entstanden so 76 %, in der Komposterde 53 % weniger Trockenmasse, als bei den bewässerten Pflanzen im selben Boden. Auch der Unterschied zwischen den Bodentypen wurde unter Trockenstress verstärkt. Im Lehm Boden entwickelten die Pflanzen durchschnittlich 45 % weniger Trockenmasse, als die Pflanzen in der Komposterde. Die Varianzanalyse der Gesamttrockenmasse vom Versuchsende (Tag 40 und 41) zeigte

folgende Ergebnisse: Es gibt einen signifikanten Unterschied zwischen Lehm Boden und Komposterde ($P = 0,002$). Auch der Unterschied zwischen den Bewässerungsstufen ist größer, als unter Berücksichtigung der verschiedenen Bodentypen zu erwarten wäre. Hier liegt ebenfalls ein signifikanter Unterschied vor ($P < 0,001$). Die Wirkung der verschiedenen Bodentypen hängt jedoch nicht davon ab, welche Bewässerungsstufe vorliegt. Es gibt keine signifikanten Wechselwirkungen zwischen Bodentyp und Bewässerung ($P = 0,414$).

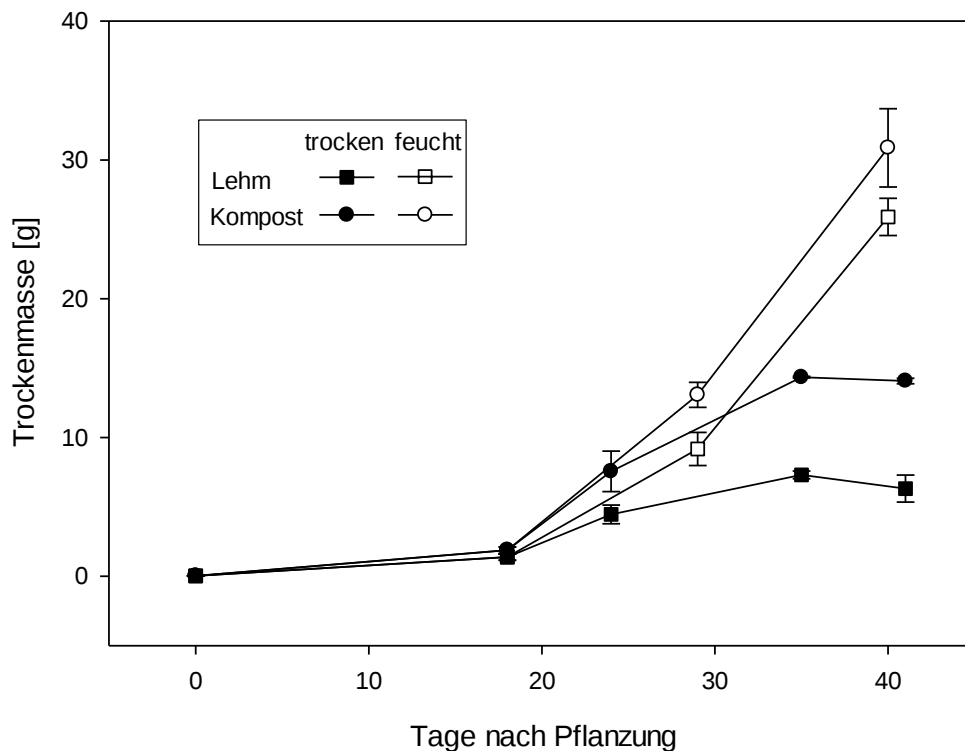


Abbildung 6 Entwicklung der Gesamttrockenmasse mit Standardfehler beginnend mit dem Tag der Pflanzung. Die Behandlungen sind wie folgt gekennzeichnet: Lehm Boden mit Quadraten, Komposterde mit Kreisen, dauerhafte Bewässerung auf 80 % FK in Weiß und Trockenstress in Schwarz.

3.2.2 Wurzel-Spross-Verhältnis

Das Wurzel-Spross-Verhältnis wird aus der Trockenmasse der Wurzeln und der Gesamttrockenmasse berechnet. Abbildung 7 zeigt, wie sich das Wurzel-Spross-Verhältnis der vier Behandlungen nach Behandlungsbeginn entwickelte. Der erste Datensatz stammt vom ersten Tag mit ausbleibender Bewässerung (Tag 18 nach der Pflanzung). Auf den ersten Blick fällt auf, dass das Wurzel-Spross-Verhältnis der Pflanzen im Lehm Boden zu diesem Zeitpunkt deutlich größer war, als bei den Pflanzen in Komposterde. Im Lehm Boden

bildeten die Sorghumpflanzen also im Verhältnis zur Gesamtmasse mehr Wurzelmasse aus. Im Laufe des Versuchs blieb das Wurzel-Spross-Verhältnis bei beiden Bewässerungsstufen des Lehm Bodens relativ konstant, nur bei der bewässerten Behandlung sank es zeitweise geringfügig ab. Die Pflanzen in Komposterde hatten zu Beginn ein relativ geringes Wurzel-Spross-Verhältnis, nur etwa 15 % der Gesamttrockenmasse waren Wurzeln. Bei der trockengestressten Behandlung stieg das Wurzel-Spross-Verhältnis relativ steil an. Bei der voll bewässerten Variante kann diese Tendenz ebenfalls, jedoch deutlich zeitversetzt beobachtet werden. Zum Ende des Versuchs lag das mittlere Wurzel-Spross-Verhältnis aller vier Behandlungen bei ungefähr 0,25. Zu diesem Zeitpunkt bestanden keine signifikanten Unterschiede mehr zwischen dem Wurzel-Spross-Verhältnis der verschiedenen Behandlungen.

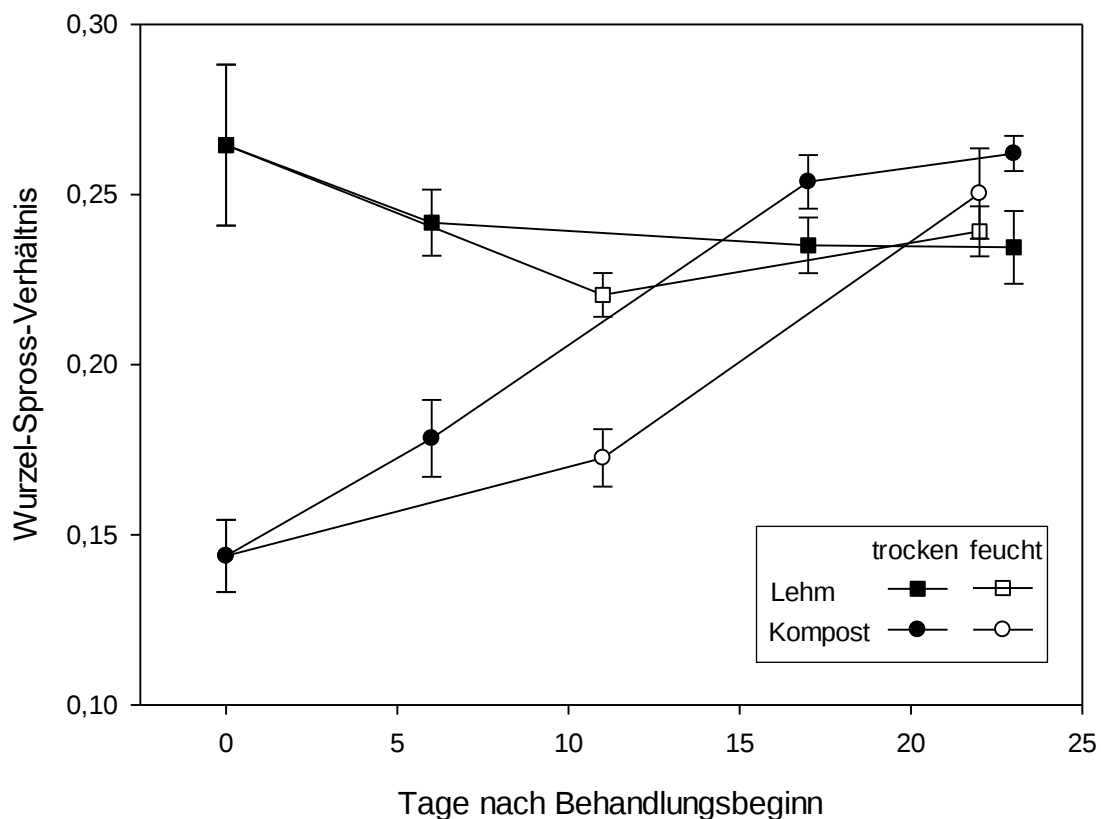


Abbildung 7 Wurzel-Spross-Verhältnis ($TM_{\text{Wurzel}} / TM_{\text{Gesamt}}$) der vier Behandlungen mit Standardfehlern. Dargestellt ist der Zeitraum zwischen Behandlungsbeginn (Tag 18 nach der Pflanzung) und Versuchsende (Tag 40 und 41 nach der Pflanzung).

3.2.3 Partitionierung der Trockenmasse

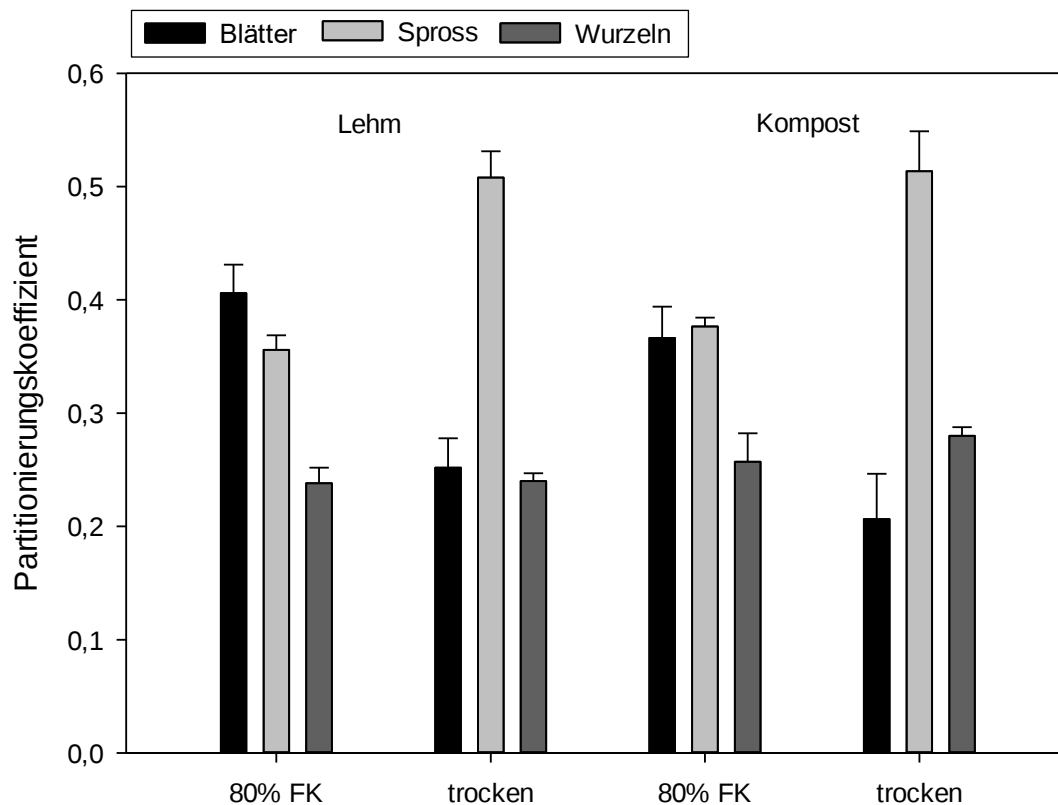


Abbildung 8 Partitionierung der Gesamttrockenmasse. Der Partitionierungskoeffizient beschreibt den jeweiligen Anteil von Blättern, Spross und Wurzeln am Gesamttrockenmassezuwachs zwischen Behandlungsbeginn (Tag 18 nach der Pflanzung) und Versuchsende (Tag 40 und 41).

Auf den ersten Blick fällt auf, dass die Pflanzen unter Trockenstress besonders viel Biomasse innerhalb des Sprosses aufgebaut haben. Unabhängig vom Bodentyp investierten die gestressten Pflanzen ca. 50 % ihrer neu gebildeten Biomasse in das Sprosswachstum. Unter bewässerten Bedingungen entsprach der Biomassezuwachs innerhalb des Sprosses nur zwischen 35 – 40 %. Die Varianzanalyse zeigt eindeutig signifikante Unterschiede zwischen den Bewässerungsstufen ($P < 0,001$), sowie keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bodentypen. Betrachtet man die Blätter, so fallen ebenfalls Unterschiede zwischen den Bewässerungsstufen, sowie kleinere Unterschiede zwischen den zwei Bodentypen auf. Bei Bewässerung auf 80 % FK lag der Anteil der Blätter am Gesamtzuwachs durchschnittlich bei mehr als 35 %, unter Trockenstress hingegen bei weniger als 25 %. Im Lehm Boden war der Anteil der gebildeten Blattmasse bei beiden Bewässerungsstufen etwas größer als in der Komposterde. Es bestehen signifikante Unterschiede zwischen den zwei Bewässerungsstufen ($P < 0,001$) und den Bodentypen ($P =$

0,043), wobei der P-Wert zum Vergleich der Bodentypen sehr nahe am Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ liegt. Beim Vergleich des Wurzelmassezuwachses sind auf den ersten Blick keine großen Unterschiede zwischen den Bewässerungsstufen zu erkennen. Auch die Varianzanalyse ergab keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Bewässerung, jedoch zwischen den Bodentypen ($P = 0,010$). Bei keiner der Analysen konnte eine signifikante Wechselwirkung zwischen Bodentyp und Bewässerung festgestellt werden.

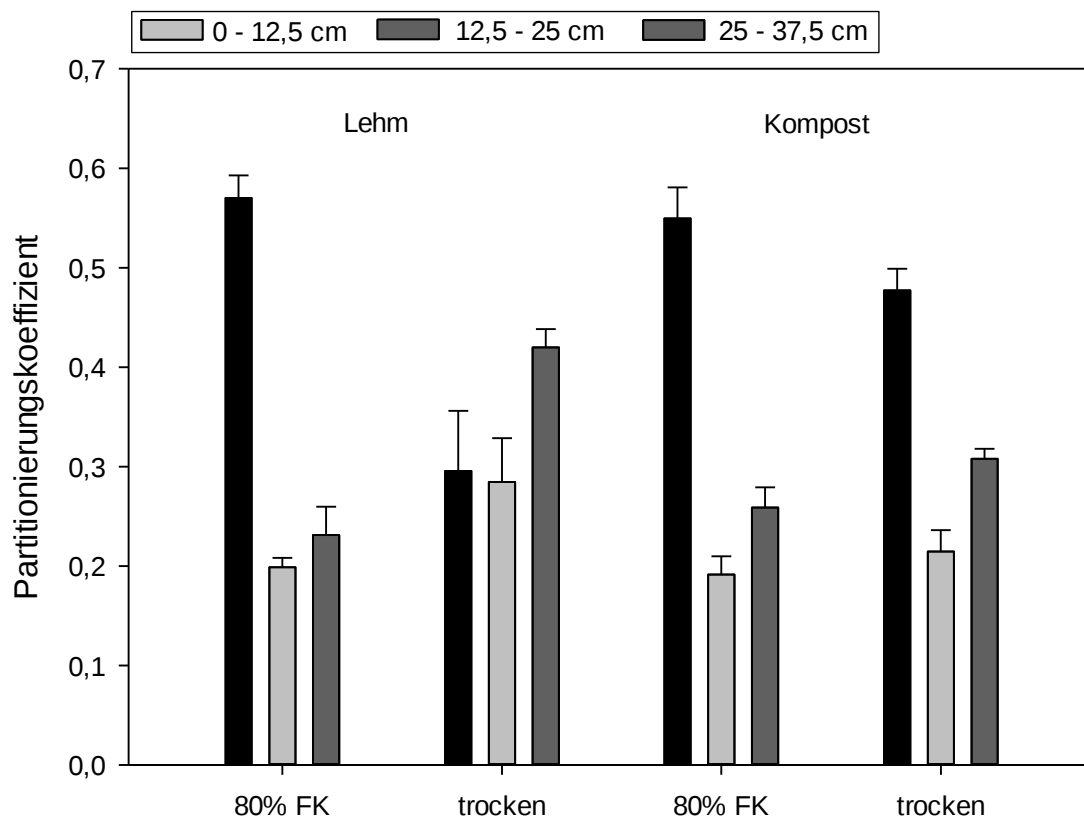


Abbildung 9 Partitionierung der gesamten Wurzeltrockenmasse. Der Partitionierungskoeffizient bezieht sich auf den Anteil flacher (0 - 12,5 cm), mittlerer (12,5 - 25 cm) und tiefer Wurzeln (25 – 37,5 cm) am Gesamtzuwachs der Wurzelbiomasse zwischen Behandlungsbeginn (Tag 18) und Versuchsende (Tag 40 und 41).

In Abbildung 9 bezieht sich der Partitionierungskoeffizient auf den Anteil der flachen, mittleren und tiefen Wurzeln am Gesamtzuwachs der Wurzelbiomasse. Der Zuwachs wurde wie bei der Gesamttrockenmasse für den Zeitraum zwischen Behandlungsbeginn und Versuchsende berechnet. Die Masse der Fein- und Stützwurzeln wird in dieser Darstellung nicht separat, sondern als Gesamtmasse innerhalb eines Bodenkompiments betrachtet. Vergleicht man die vier Behandlungen hinsichtlich ihres Anteils flacher Wurzeln am

gesamten Wurzelmassezuwachs, so bestehen signifikante Interaktionen zwischen Bodentyp und Bewässerung ($P < 0,001$). Die paarweisen Vergleiche ergaben folgende Ergebnisse: Innerhalb der Bodentypen bildeten die Pflanzen unter Trockenstress signifikant weniger Wurzeln im obersten Bodensegment aus. Dabei hatten die unterschiedlichen Wassergaben beim Lehm ($P < 0,001$) eine stärkere Auswirkung als bei der Komposterde ($P = 0,036$). Unter voll bewässerten Bedingungen bestanden keine Unterschiede zwischen den Bodentypen ($P = 0,517$), bei den trockengestressten Pflanzen hatte der Bodentyp hingegen einen stark signifikanten Einfluss auf das Wurzelwachstum im obersten Kompartiment ($P < 0,001$). Im Lehmboden bildeten die trockengestressten Pflanzen deutlich weniger flache Wurzeln, als in der Komposterde bei gleicher Bewässerung. Betrachtet man den Wurzelzuwachs im mittleren Bodensegment, so kann keine Interaktion zwischen Bodentyp und Bewässerung nachgewiesen werden. Es bestehen jedoch signifikante Unterschiede zwischen den Bodentypen und den Bewässerungsstufen. Dabei hatte die Bewässerung ($P = 0,004$) eine stärkere Auswirkung auf das Wurzelwachstum, als der jeweilige Bodentyp ($P = 0,028$). Beim Vergleich des Wurzelzuwachses innerhalb der tiefsten Bodenschicht ergaben sich wiederum Interaktionen zwischen Boden und Bewässerung. Die Bewässerungsstufe hatte sowohl beim Lehmboden ($P < 0,001$), als auch bei der Komposterde ($P = 0,012$) einen signifikanten Einfluss auf das Wurzelwachstum. In beiden Bodentypen entwickelten die Pflanzen unter Trockenstress verhältnismäßig mehr tiefe Wurzeln, als unter bewässerten Bedingungen. Bei den trockengestressten Pflanzen konnten zudem signifikante Unterschiede zwischen den Bodentypen festgestellt werden ($P < 0,001$). Im Lehmboden war der Anteil tiefer Wurzeln ca. zehn Prozent größer als in der Komposterde. Innerhalb der bewässerten Pflanzen wurde allerdings kein signifikanter Unterschied zwischen den Bodentypen nachgewiesen ($P = 0,122$).

Abbildung 10 zeigt den Anteil der flachen, mittleren und tiefen Feinwurzeln am Gesamtzuwachs der Feinwurzeln zwischen Behandlungsbeginn und Versuchsende. Im Gegensatz zur vorherigen Darstellung werden hier nur die Feinwurzeln ohne die dickeren Stützwurzeln betrachtet. Bei der Betrachtung der flachen Wurzeln im obersten Bodensegment konnten signifikante Interaktionen zwischen Boden und Bewässerung nachgewiesen werden ($P = 0,021$). Die paarweisen Vergleiche zeigten folgendes Ergebnis: Innerhalb der Bewässerungsstufen hatte der Boden keinen Einfluss auf den Wurzelzuwachs im obersten Bodensegment. Bei den Pflanzen in Komposterde hatte die Bewässerung ebenfalls keinen signifikanten Einfluss ($P = 0,145$). Im Lehmboden bildeten die Pflanzen unter Trockenstress jedoch deutlich weniger Wurzeln im obersten Segment, als unter bewässerten Bedingungen. Hier besteht ein signifikanter Unterschied zwischen den Bewässerungsstufen ($P < 0,001$). Der Feinwurzelzuwachs im mittleren Bodensegment war

bei allen vier Behandlungen ungefähr gleich groß. Die Varianzanalyse der Feinwurzeln im mittleren Bodensegment ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bodentypen ($P = 0,710$) und Bewässerungsstufen ($P = 0,506$). Im untersten Bodensegment ist die Betrachtung der Feinwurzeln besonders interessant. Sofort fällt auf, dass die Sorghumpflanzen unter Trockenstress deutlich mehr Wurzeln in der untersten Bodenschicht ausbildeten, als unter bewässerten Bedingungen. Bei beiden Bodentypen besteht ein signifikanter Unterschied zwischen den Bewässerungsstufen ($P < 0,001$), zwischen den Bodentypen wurde hingegen kein Unterschied nachgewiesen.

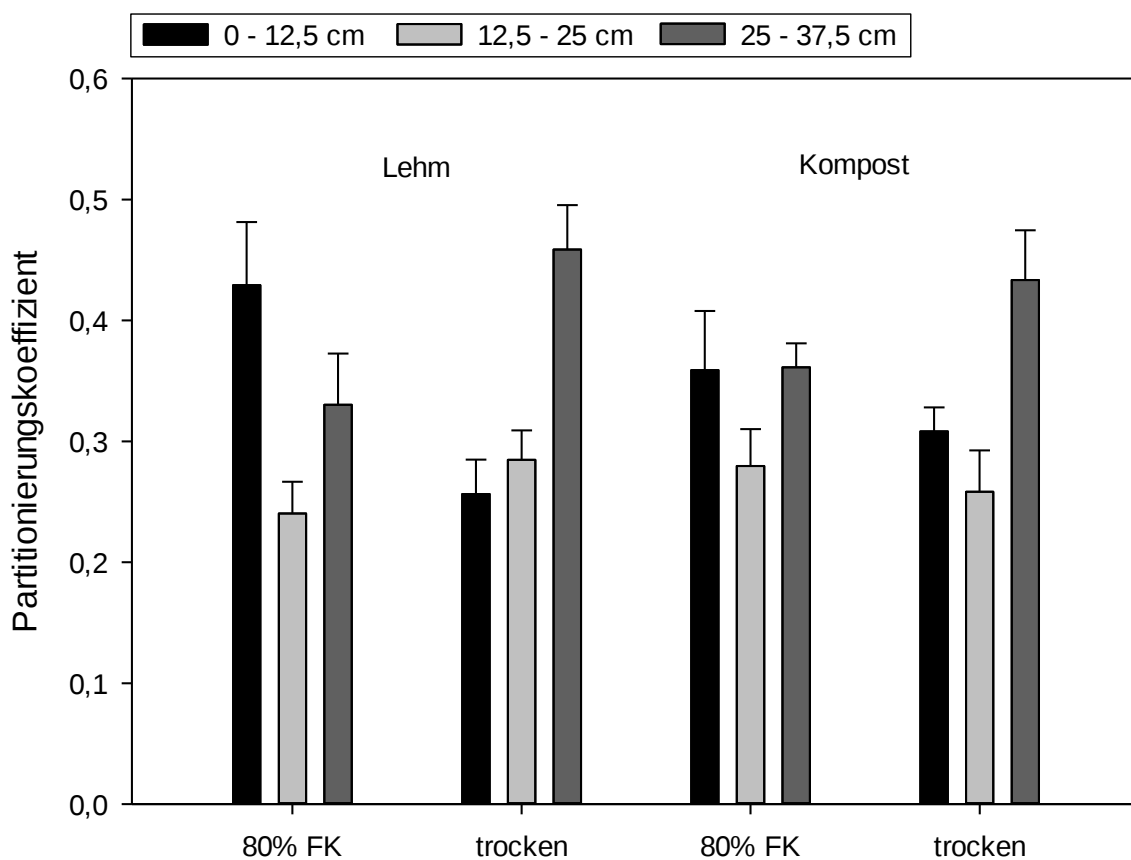


Abbildung 10 Partitionierung der Feinwurzel-Trockenmasse. Der Partitionierungskoeffizient bezieht sich auf den Anteil flacher (0 - 12,5 cm), mittlerer (12,5 - 25 cm) und tiefer Feinwurzeln (25 – 37,5 cm) am Gesamtzuwachs der Feinwurzelbiomasse zwischen Behandlungsbeginn (Tag 18) und Versuchsende (Tag 40, 41).

3.3 Blattfläche

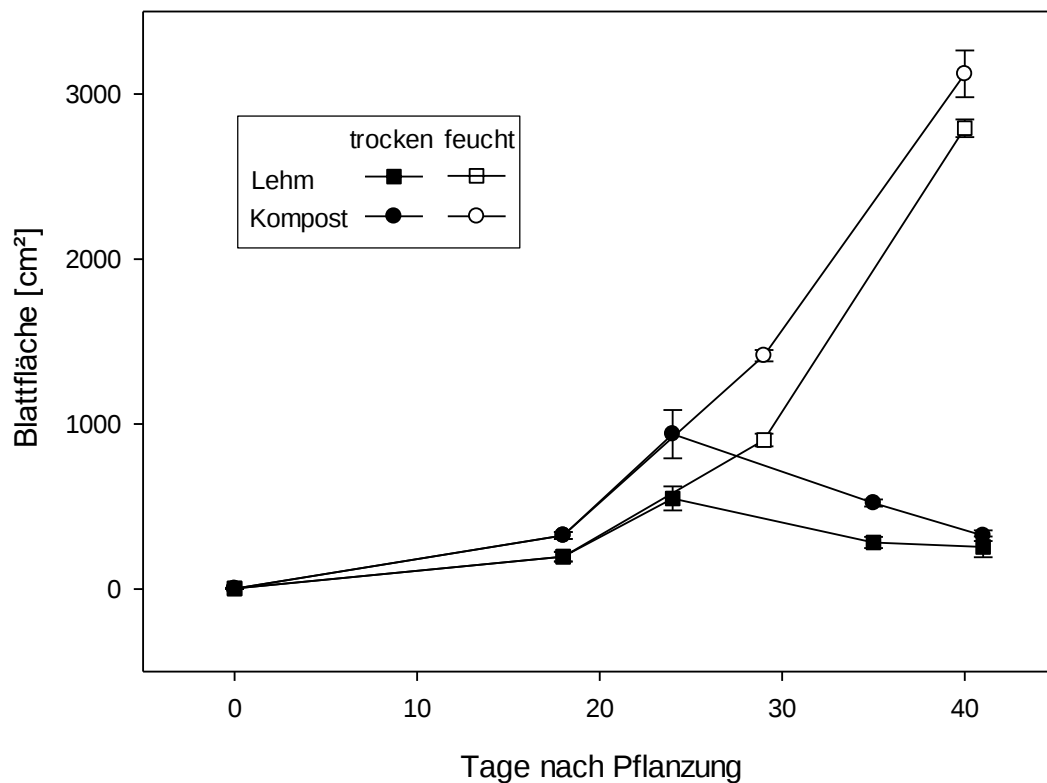


Abbildung 11 Entwicklung der durchschnittlichen Gesamtblattfläche der vier Behandlungen mit Standardfehler. Dargestellt ist der gesamte Versuchszeitraum beginnend mit dem Einpflanzen der Jungpflanzen. Beginn des Trockenstresses an Tag 18 nach der Pflanzung.

Abbildung 11 zeigt die durchschnittliche Blattfläche der vier Behandlungen zum jeweiligen Erntezeitpunkt der Pflanzen. Die Blattfläche der bewässerten Pflanzen stieg im Laufe des Versuchs immer stärker an und lag nach 40 Tagen bei ca. 3000 cm². Dabei war die Blattfläche der Pflanzen im Lehmboden rund 330 cm² kleiner, als die der Pflanzen in Komposterde. Bei den trockengestressten Pflanzen stieg die Blattfläche in den Tagen nach der letzten Bewässerung noch nahezu identisch zur bewässerten Behandlung an. Bei den Messungen an Tag 24, sechs Tage nach Beginn des Trockenstress, hatten die Pflanzen in Komposterde durchschnittlich 400 cm² mehr Blattfläche ausgebildet als im Lehm. Anschließend wurde die Blattfläche unter Trockenstress jedoch stetig kleiner und auch der Unterschied zwischen den Bodentypen schrumpfte.



Abbildung 12 Die Sorghumpflanzen zum Behandlungsbeginn an Tag 18 nach der Pflanzung (A), sowie zum Versuchsende (B, C). Foto B zeigt die Pflanzen, die auf 80 % FK bewässert wurden (Ernte an Tag 40). Foto C zeigt die Trockenstress-Behandlung (Ernte an Tag 41).

Abbildung 12 zeigt die Sorghumpflanzen zu unterschiedlichen Zeitpunkten. Bis zum Behandlungsbeginn an Tag 18 wurden alle Pflanzen auf 80 % Feldkapazität bewässert, sodass sie sich zu Beginn einheitlich entwickeln konnten (Foto A). Bereits zu diesem Zeitpunkt sahen die Pflanzen in der Komposterde kräftiger aus, als die im Lehm Boden. Zum Versuchsende an Tag 40 und 41 gab es immer noch visuelle Unterschiede zwischen den Bodentypen. Es fiel vor allem die dickere Sprossachse der Pflanzen in Komposterde auf. Die trockengestressten Pflanzen waren zum Zeitpunkt der letzten Ernte nahezu vollständig

vertrocknet und die Blätter waren sehr stark eingerollt. Lediglich eine Wiederholung der Pflanzen im Lehm Boden hatte zu diesem Zeitpunkt noch grüne Blattfläche.

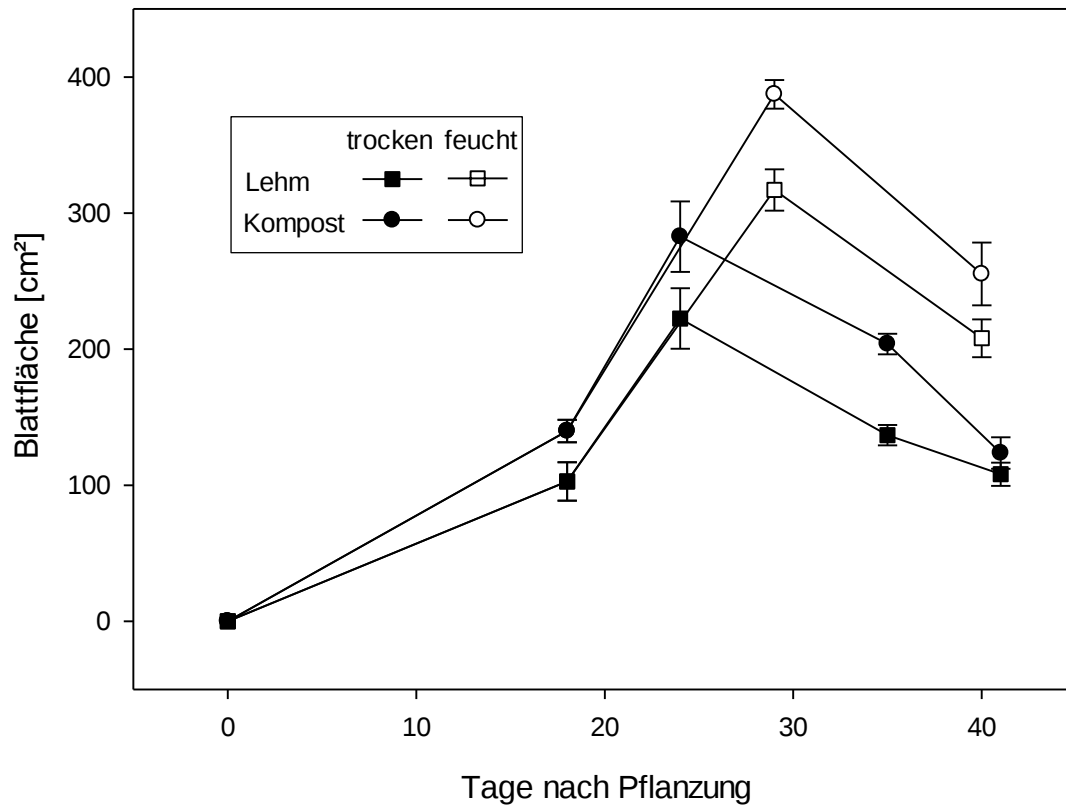


Abbildung 13 Durchschnittliche Blattfläche der jüngsten, voll entwickelten Blätter der vier Behandlungen mit Standardfehler. Dargestellt ist der gesamte Versuchszeitraum beginnend mit dem Einpflanzen der Jungpflanzen. Beginn des Trockenstresses an Tag 18 nach der Pflanzung.

In Abbildung 13 ist die durchschnittliche Blattfläche der jüngsten, voll entwickelten Blätter dargestellt. Bis zu Tag 18 bestanden keine Bewässerungsunterschiede, alle Pflanzen wurden gleichermaßen auf 80 % FK bewässert. Hinsichtlich der Bodentypen sind jedoch schon zu diesem Zeitpunkt Unterschiede sichtbar. Die Pflanzen in der Komposterde bildeten im Schnitt größere Blätter aus als im Lehm Boden. In den ersten sechs Tagen nach Beginn des Trockenstress entwickelten sich die Blattflächen der trockengestressten Pflanzen noch nahezu identisch zu den bewässerten. In der Komposterde war die Blattfläche nach diesen sechs Tagen durchschnittlich 60 cm² größer als im Lehm Boden. Anschließend wurden die neu gebildeten Blätter unter Trockenstress wieder kleiner. Bei den bewässerten Pflanzen lässt sich noch bis zu Tag 29 eine gesteigerte Blattfläche beobachten, danach bildeten die Pflanzen auch hier kleinere Blätter aus.

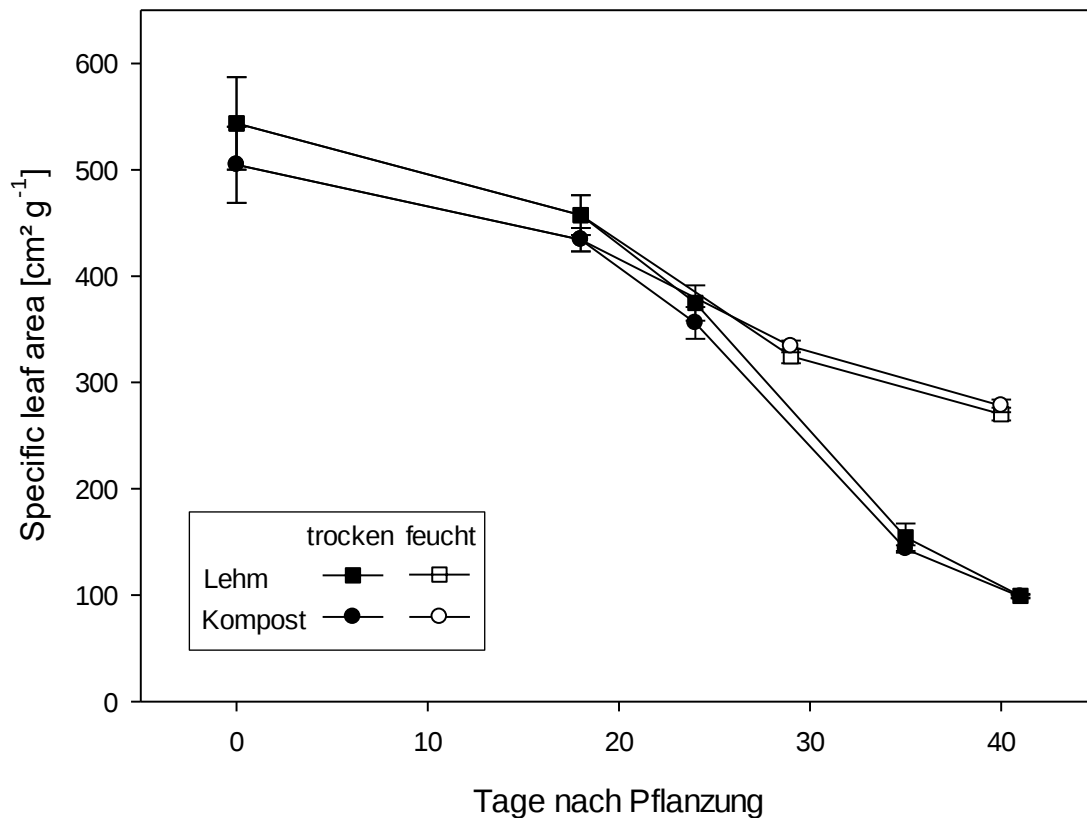


Abbildung 14 Spezifische Blattfläche (SLA = *specific leaf area*) in $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$. Die SLA beschreibt das Verhältnis zwischen Blattfläche und Trockenmasse. Dargestellt sind alle vier Behandlungen über den gesamten Versuchszeitraum.

Abbildung 14 stellt die Entwicklung der spezifischen Blattfläche der vier Behandlungen über den gesamten Versuchszeitraum dar. Die spezifische Blattfläche beschreibt das Verhältnis zwischen Blattfläche und Blatttrockenmasse und dient daher als Maß für die Dicke der Blätter. Zu Beginn des Versuchs war die SLA mit durchschnittlich $500 - 550 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$ am höchsten, die Blattfläche war also im Verhältnis zur Trockensubstanz relativ groß. Bei allen Behandlungen sank die SLA im Laufe des Versuchszeitraums ab, bei den trockengestressten Pflanzen stärker als bei den bewässerten. Zum Versuchsende hatten die bewässerten Pflanzen beider Bodentypen eine spezifische Blattfläche von ca. $280 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$. Unter Trockenstress wurde die SLA sogar auf $100 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$ reduziert, die Blätter waren also verhältnismäßig dicker. Zwischen den Bewässerungsstufen bestand zu diesem Zeitpunkt ein eindeutig signifikanter Unterschied ($P < 0,001$), innerhalb der Bewässerungsstufen war die spezifische Blattfläche bei beiden Bodentypen nahezu identisch.

3.4 Transpiration

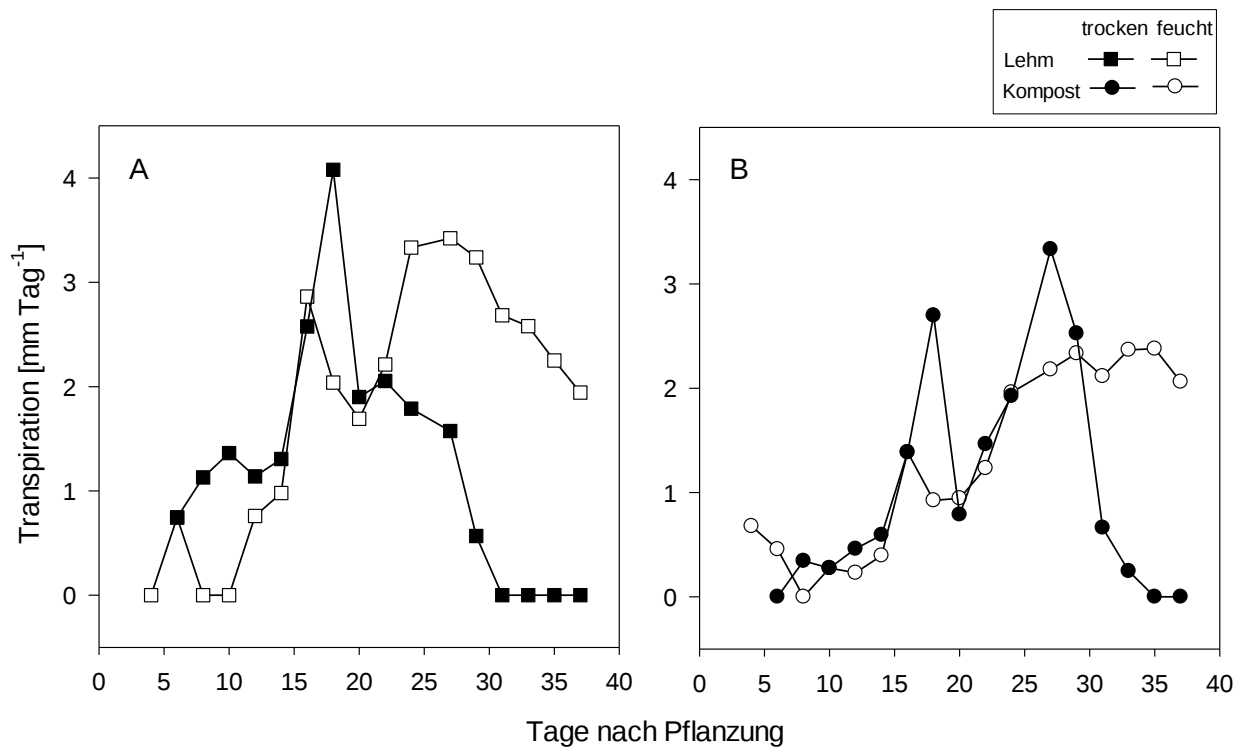


Abbildung 15 Transpirationsraten der vier Behandlungen in mm pro Tag. Beginn des Trockenstresses an Tag 18 nach der Pflanzung. Grafik A zeigt die Pflanzen im Lehm Boden, Grafik B die Pflanzen in der Komposterde. Trockenstress in Schwarz, Bewässerung auf 80 % FK in Weiß.

Abbildung 15 zeigt die Transpirationsraten der vier Behandlungen im Laufe des Versuchszeitraums. Die Transpiration ist hierbei in mm pro Tag, also in Liter pro Quadratmeter und Tag angegeben. Beim Lehm Boden sticht vor allem der Peak an Tag 18 ins Auge, der erstaunlicherweise bei der trockenen Behandlung deutlich größer ist als bei der feuchten, wobei zu diesem Zeitpunkt noch keine Bewässerungsunterschiede bestanden. Erst an Tag 18 blieb die erste Bewässerung der Trockenstress-Behandlung aus. Anschließend stieg die Transpirationsrate der trockengestressten Pflanzen im Lehm Boden nicht mehr über 2 mm Tag⁻¹ und kam nach 13 Tagen Trockenstress zum Erliegen. In der Komposterde ist ein ähnlicher Peak an Tag 18 zu beobachten, jedoch transpirierten die Pflanzen hier ca. 1,4 mm weniger pro Tag als im Lehm Boden. Neun Tage später zeigte sich bei den Pflanzen in der Komposterde ein zweites Maximum, anschließend sank auch hier die Transpirationsrate stark ab und kam nach 17 Tagen Trockenstress zum Erliegen. Unter bewässerten Bedingungen schwankte die Transpirationsrate der Pflanzen in Komposterde ab Tag 25 zwischen 2 – 2,5 mm Tag⁻¹. Im Lehm Boden stieg sie zu diesem Zeitpunkt auf über 3 mm Tag⁻¹ an und sank in den folgenden zehn Tagen auf ca. 2 mm Tag⁻¹ ab.

Tabelle 3 Produktivität der Transpiration in g Trockenmasse pro kg transpiriertem Wasser. Werte, die signifikant voneinander verschieden sind, sind mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet.

Behandlung	Transpirationseffizienz [g kg ⁻¹]
Lehm feucht	4,95 ^a
Lehm trocken	6,81 ^b
Kompost feucht	4,92 ^a
Kompost trocken	7,07 ^b

Die Transpirationseffizienz (TE) beschreibt die Biomasseproduktion von Pflanzen im Verhältnis zum transpirierten Wasser. Hierbei wird die Gesamttrockenmasse mit der kumulativen Transpiration des gesamten Versuchszeitraums ins Verhältnis gesetzt. Unter bewässerten Bedingungen war die Transpirationseffizienz bei beiden Bodentypen nahezu identisch, die Pflanzen bildeten ca. fünf Gramm Trockenmasse pro Kilogramm transpiriertem Wasser aus. Bei Trockenstress ließ sich eine deutlich gesteigerte Transpirationseffizienz feststellen. Die Pflanzen haben im Vergleich zu den bewässerten deutlich mehr Biomasse im Verhältnis zum transpirierten Wasser ausgebildet. Im Lehm Boden war die TE auf 6,81 g kg⁻¹, in der Komposterde sogar auf 7,07 g kg⁻¹ gesteigert. In beiden Bodentypen war die Effizienzsteigerung höchst signifikant ($P = 0,001$; $P < 0,001$). Zwischen den Bodentypen konnten keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen werden.

3.5 Wurzelanalyse

Abbildung 16 zeigt die Entwicklung der durchschnittlichen Gesamtwurzellänge, die das Sorghum unter den verschiedenen Bedingungen entwickeln konnte. In den ersten sechs Tagen ohne Wassergabe entwickelten sich die Wurzeln aller Behandlungen nahezu identisch, bis dahin hatten die Pflanzen ca. zehn Meter Feinwurzeln pro Topf gebildet. In den folgenden zehn Tagen stagnierte das Wurzelwachstum der trockengestressten Pflanzen weitestgehend und stieg dann nochmals auf ca. 12 – 14 m an. Bei der bewässerten Behandlung stieg die Wurzellänge über den gesamten Zeitraum kontinuierlich an und lag bei beiden Bodentypen zum Ende des Versuchs bei über 20 Metern. Verglichen mit der bewässerten Behandlung war die Wurzellänge der Pflanzen unter Trockenstress zum Versuchsende ca. 40 % kürzer. Es bestehen signifikante Unterschiede zwischen den Bewässerungsstufen ($P < 0,001$), jedoch keine zwischen den Bodentypen. Die

Durchwurzelungsintensität (Wurzellänge pro Bodenvolumen) lag unter bewässerten Bedingungen bei durchschnittlich $3,12 \text{ cm cm}^{-3}$ (Lehm) und $3,24 \text{ cm cm}^{-3}$ (Kompost). Unter Trockenstress war sie auf $1,85 \text{ cm cm}^{-3}$ beim Lehm und $2,05 \text{ cm cm}^{-3}$ bei der Komposterde verringert.

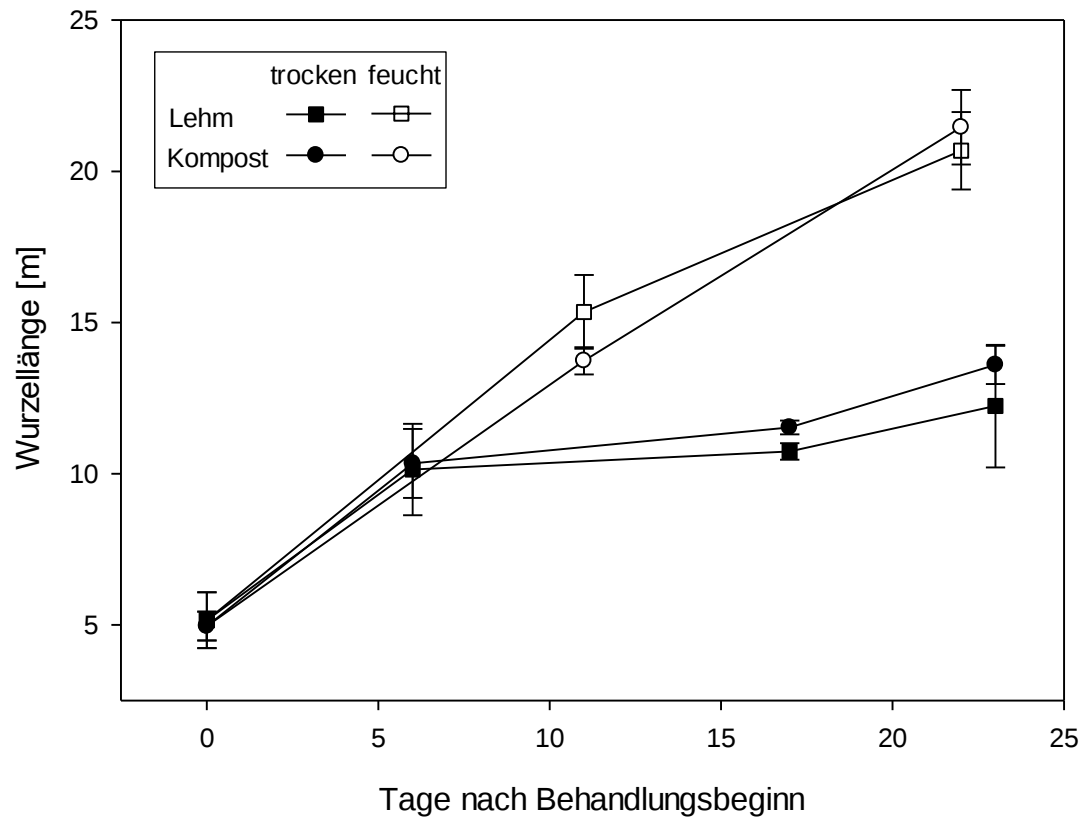


Abbildung 16 Gesamtwurzellänge der vier Behandlungen in Metern mit Standardfehler. Dargestellt ist der Zeitraum zwischen Behandlungsbeginn (Tag 18 nach der Pflanzung) und Versuchsende (Tag 40 und 41 nach der Pflanzung).

A (1)

Behandlungsbeginn



B (1)

Versuchsende
(Trockenstress)



C (1)

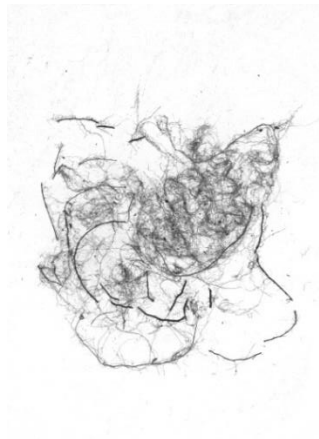
Versuchsende
(80 % FK)



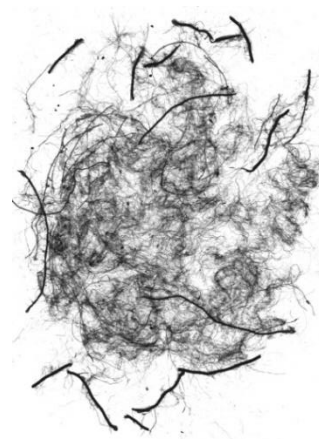
A (2)



B (2)



C (2)



A (3)



B (3)



C (3)

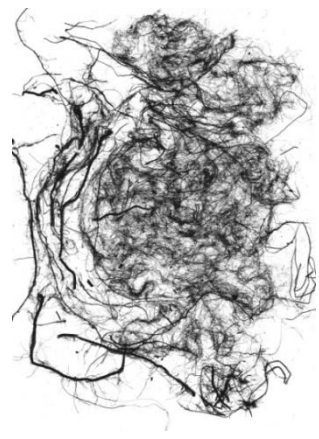
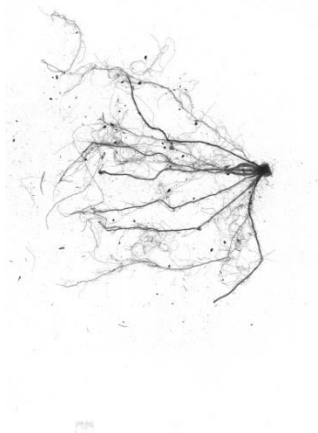


Abbildung 17 Wurzelscans der Pflanzen im Lehm Boden. Gezeigt sind jeweils die flachen (1: 0 - 12,5 cm), mittleren (2: 12,5 - 25 cm) und tiefen Wurzeln (3: 25 - 37,5 cm) zum Behandlungsbeginn (A), sowie zum Versuchsende bei Trockenstress (B) und Bewässerung (C).

A (1)

Behandlungsbeginn



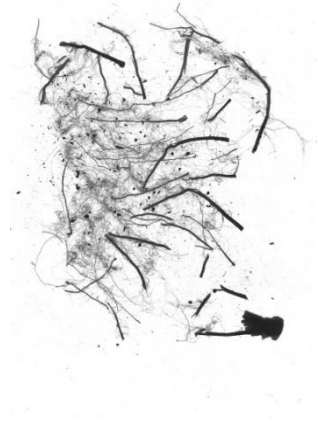
B (1)

Versuchsende
(Trockenstress)



C (1)

Versuchsende
(80 % FK)



A (2)



B (2)



C (2)



A (3)



B (3)



C (3)



Abbildung 18 Wurzelskans der Pflanzen in Komposterde. Gezeigt sind jeweils die flachen (1: 0 - 12,5 cm), mittleren (2: 12,5 - 25 cm) und tiefen Wurzeln (3: 25 - 37,5 cm) zum Behandlungsbeginn (A), sowie zum Versuchsende bei Trockenstress (B) und Bewässerung (C).

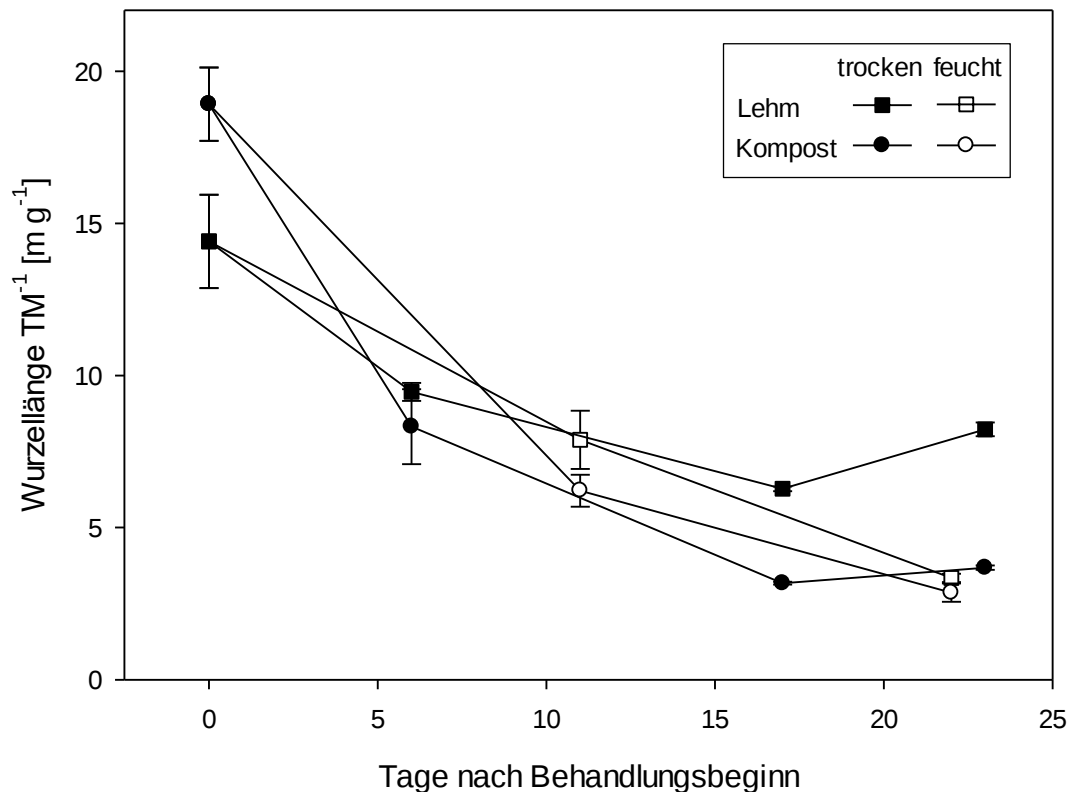


Abbildung 19 Wurzellänge pro Wurzeltrockenmasse (m g^{-1}) der vier Behandlungen mit Standardfehler. Dargestellt ist der Zeitraum zwischen Behandlungsbeginn (Tag 18 nach der Pflanzung) und Versuchsende (Tag 40 und 41 nach der Pflanzung).

In Abbildung 19 ist die Wurzellänge im Verhältnis zur Wurzeltrockenmasse dargestellt und dient als Maß für die Wurzeldicke. Zum Behandlungsbeginn bestanden bereits signifikante Unterschiede zwischen den Bodentypen ($P = 0,007$). In der Komposterde bildeten die Versuchspflanzen bis zu diesem Zeitpunkt durchschnittlich 19 m g^{-1} , im Lehm Boden nur ca. $14,5 \text{ m g}^{-1}$. Die Wurzeln in der Komposterde waren also verhältnismäßig länger und dünner. Die Unterschiede zwischen den Bodentypen verringerten sich im Laufe des Versuchszeitraums, generell nahm das Verhältnis zwischen Wurzellänge und Trockenmasse bei allen Behandlungen mit der Zeit ab und es wurden dickere Wurzeln gebildet. Bei den Pflanzen unter Trockenstress ist zum Ende des Versuchs nochmals eine leichte Steigung zu erkennen, welche beim Lehm Boden stärker ausgeprägt ist als bei der Komposterde. Bei den zuletzt erhobenen Daten ergaben sich Wechselwirkungen zwischen Bodentyp und Bewässerung. Zu diesem Zeitpunkt bestanden innerhalb der bewässerten Behandlung keine Bodenunterschiede mehr ($P = 0,119$). Innerhalb der Trockenstress-Behandlung konnten hingegen höchst signifikante Unterschiede zwischen den Bodentypen nachgewiesen werden ($P < 0,001$). Im Gegensatz zum Behandlungsbeginn waren jedoch die Wurzeln im

Lehmboden verhältnismäßig dünner als die in der Komposterde. Es fällt auf, dass die Bewässerungsunterschiede beim Lehmboden einen deutlich stärkeren Effekt hatten als bei der Komposterde. Es konnten jedoch sowohl beim Lehmboden ($P < 0,001$), als auch bei der Komposterde ($P = 0,015$) signifikante Unterschiede hinsichtlich der Bewässerung festgestellt werden.

4 Diskussion

Ziel dieser Arbeit war es, die Reaktionen eines zwergwüchsigen Sorghums (Saatgut aus Laikipia, Kenia) auf variable Wasserverfügbarkeit zu untersuchen. Betrachtet wurden vor allem das Wachstum der verschiedenen Pflanzenorgane, sowie die Biomasseverteilung innerhalb der Pflanze. Ein besonderer Fokus lag außerdem auf dem Wurzelwachstum, weshalb zum Vergleich zwei sehr unterschiedliche Bodentypen gewählt wurden.

4.1 Wachstum und Partitionierung

Das Wachstum von Pflanzen hängt unmittelbar von deren Wasserverfügbarkeit ab. Zellen können sich nur strecken, wenn sie ausreichend mit Wasser gefüllt sind und dieser Innendruck den Reiz zur Expansion gibt. Bei ungenügender Wasserverfügbarkeit vermindert sich der Turgordruck in der Zelle und die Zellstreckungsrate sinkt (Hsiao & Acevedo, 1974). So ist es nur logisch zu erwarten, dass Pflanzen unter Trockenstress generell weniger wachsen und somit weniger Biomasse aufbauen. Betrachtet man die Gesamttrockenmasse, die die Sorghumpflanzen unter Trockenstress entwickelten, bestätigt sich diese These. In der Komposterde bildeten die Pflanzen durchschnittlich 53,2 % weniger Trockenmasse, als unter bewässerten Bedingungen. Im Lehmboden war die Trockenmasse sogar um 75,9 % verringert. Die Pflanzen in der Komposterde waren also generell weniger stark vom Trockenstress betroffen, als die im Lehmboden. Betrachtet man die einzelnen Pflanzenorgane, lässt sich Folgendes beobachten: Die Trockenmasse der Blätter war verglichen mit der bewässerten Variante um 82,5 % beim Kompost und um 70,4 % beim Lehmboden verringert. Im Vergleich dazu war die Trockenmasse im Bereich der Sprossachse beim Kompost lediglich 38,1 %, beim Lehmboden allerdings 68,6 % kleiner. Die Wurzeltrockenmasse war bei der Komposterde um 49,5 % und beim Lehm um 76,2 %

verringert. Es fällt auf, dass die Trockenmasse beim Lehm Boden in allen Pflanzenorganen ungefähr gleich stark reduziert war, im Bereich der Wurzeln sogar etwas stärker als bei Spross und Blättern. Bei den Pflanzen, die in der Komposterde wuchsen, sind hingegen eindeutige Unterschiede zwischen den Pflanzenorganen zu erkennen. Hier war die Trockenmasse der Blätter mit Abstand am stärksten verringert. Im Bereich der Wurzeln war die Trockenmasse nur um etwa die Hälfte, beim Spross sogar noch weniger verkleinert. Hier bestätigt sich wiederum, dass die Pflanzen in der Komposterde besser mit dem Stress umgehen und sich an ihn anpassen konnten. Um die Transpiration einzuschränken, wurde das Blattwachstum am stärksten verringert. Dieser Anteil konnte stattdessen in Wurzeln und Spross investiert werden.

Geraten Pflanzen unter Trockenstress, müssen sie möglichst für weiteren Wassernachschub sorgen und gleichzeitig ihren Wasserverlust minimieren. Mittels *osmotic-adjustment* ist es ihnen möglich, den Wassereinstrom in die Pflanze zu fördern und das vorhandene Wasser innerhalb der Pflanze zu steuern (Girma & Krieg, 1992). So kann gezielt Wasser in die Wurzeln oder in den Spross verlagert werden, damit diese weiterwachsen können und das Wachstum nicht vollständig stagniert. Speziell das Wurzelwachstum muss zumindest zu einem gewissen Teil erhalten bleiben, da Wurzeln ständig wachsen müssen, um Wasser aufnehmen zu können. Als Maß für diese Allokation innerhalb der Pflanze wurde hier der Partitionierungskoeffizient (*partitioning coefficient*) berechnet. Dieser gibt an, welchen Anteil Blätter, Spross und Wurzeln jeweils am Biomassezuwachs der bewässerten und trockengestressten Pflanzen hatten. Der Partitionierungskoeffizient zeigte, dass die Pflanzen bei beiden Bewässerungsstufen einen ähnlich großen Anteil in das Wurzelwachstum investierten. Im Bereich des Sprosses fallen hingegen eindeutige Unterschiede auf. In beiden Bodentypen haben die Pflanzen ihr Sprosswachstum gleichermaßen auf 50 % des gesamten Biomassezuwachses gesteigert. Bei den bewässerten Pflanzen war der Anteil des Sprosses an der neugebildeten Trockenmasse mit 35 – 40 % signifikant geringer. Es ist denkbar, dass die Pflanzen auf diese Weise ihre Wasserleitung verbessern konnten. Die zusätzliche Biomasse im Bereich des Leitsystems macht es stabiler und somit widerstandsfähiger gegen Kavitation, sodass auch bei hoher Saugspannung der Wasserfaden innerhalb der Pflanze bestehen bleibt (Larcher, 2001). Außerdem zeigte sich, dass die Pflanzen unter Trockenstress über 10 % weniger Biomasse in die Blätter investierten, als unter bewässerten Bedingungen. Eine weitere Möglichkeit die Trockenmassenpartitionierung von Pflanzen zu betrachten, ist das Spross-Wurzel-Verhältnis ($SRR = \text{shoot root ratio}$). Die Betrachtung des SRR zeigt zum Behandlungsbeginn deutliche Unterschiede zwischen den Bodentypen. Im Lehm Boden nehmen die Wurzeln über 25 % der Gesamtbiomasse ein, während sie in der Komposterde gerade einmal 15 % ausmachen.

Dies kann möglicherweise durch das Porenvolumen der Bodentypen erklärt werden. Der Lehm Boden hat verhältnismäßig feinere Poren, die von Pflanzenwurzeln weniger leicht erschlossen und entleert werden können. Die Pflanzen müssen folglich mehr Wurzeln ausbilden, um ausreichend Wasser zur Verfügung zu haben. Die groben Poren in der Komposterde sorgen hingegen für eine gute, einfache Wasseraufnahme in die Pflanze. Da die Pflanze bereits durch eine verhältnismäßig geringe Wurzelmasse genügend Wasser zur Verfügung hat, kann sie in die oberirdischen Pflanzenorgane investieren. Ein erhöhtes Wurzel-Spross-Verhältnis muss nicht zwangsläufig bedeuten, dass das Wurzelwachstum verstärkt wurde. Die Veränderung kann ebenfalls auf ein verringertes Wachstum von Blättern und Spross zurückgeführt werden (Patakas, 2012). Zum Behandlungsbeginn ließ sich dieser Unterschied zwischen den Pflanzen in den verschiedenen Bodentypen mit bloßem Auge erkennen. Die Pflanzen in der Komposterde hatten zu diesem Zeitpunkt schon kräftigere Blätter und Stängel, als die im Lehm Boden. Dies erklärt wiederum den geringeren Anteil der Wurzelmasse. Im Laufe des Versuchszeitraums nähert sich das SRR aller Behandlungen aneinander an, sodass hier keine klaren Aussagen hinsichtlich der Auswirkung des Wassermangels getroffen werden können. Lediglich bei der Komposterde fällt der frühere Anstieg des SRR bei den trockengestressten Pflanzen im Vergleich zu den bewässerten auf. Dieser könnte eventuell mit dem abnehmenden Bodenwassergehalt und somit mit der Notwendigkeit zum Erschließen neuer Bodenbereiche in Verbindung gebracht werden. Allerdings reicht diese Beobachtung nicht aus, um diesbezüglich eine klare Aussage treffen zu können. Zum Zeitpunkt der letzte Ernte (Tag 40) begannen die bewässerten Pflanzen bereits ihre Sprossachse zu strecken, um in die Blüte zu gehen. Im Rahmen dieses Versuches wurden keine Daten zu generativen Organen erhoben. Um die Bedeutung des Zwergsorghums für die Züchtung besser einschätzen zu können, ist der Kornertrag allerdings von großer Bedeutung. Eine gute Trockentoleranz bedeutet nämlich nicht, dass die Pflanzen unter Dürrestress auch hohe und stabile Erträge erzeugen können. Zu den Hauptzielen in der Sorghumzüchtung gehört deshalb nicht nur eine gesteigerte Trockentoleranz, sondern auch bessere Erträge unter trockenen Bedingungen (Kidanemariam W., 2019). Hinsichtlich der Dürre-resistenz könnte das Zwergsorghum für die Züchtung durchaus interessant sein. Durch die reduzierte Pflanzenhöhe sind auch die Transportwege innerhalb der Pflanze verkürzt, sodass Wasser und osmotisch aktive Stoffe leichter in der Pflanze verlagert werden können.

4.2 Blattfläche und Transpiration

Unter Trockenstress müssen Pflanzen möglichst schnell ihre Transpiration minimieren. Das erreichen sie in erster Linie durch das Schließen der Stomata, langfristig können sie ihre transpirierende Oberfläche durch Blattrollen oder die Ausbildung kleinerer Blätter zusätzlich verringern. Während des Versuchs fiel auf, dass die Pflanzen im Lehm schon früher eine starke Stressreaktion zeigten. Im Lehmboden zeigten sich nach sechs Tagen Trockenstress die ersten eingerollten Blätter, nach acht Tagen waren die Blätter bereits sehr stark eingerollt. Bei den Pflanzen in der Komposterde rollten sich die Blätter erst zwei Tage später ein, bis dahin sahen sie noch sehr kräftig aus. Auch die gemessenen Blattflächen zeigen, dass die trockengestressten Pflanzen nach sechs Tagen ohne Wassergabe begannen ihre Blattfläche zu minimieren. Zum Versuchsende entsprach die Blattfläche, die sich unter Trockenstress entwickelte, nur ca. 10 % derer bei bewässerten Bedingungen. Beim Lehmboden war die Blattfläche 90,9 %, bei der Komposterde 89,5 % kleiner als unter Bewässerung. Vergleicht man nun die verminderte Blattfläche mit der Trockenmasse der Blätter, lässt sich Folgendes feststellen: Die Trockenmasse der Blätter war verglichen mit der bewässerten Variante beim Lehmboden um 70,4 %, bei der Komposterde um 82,5 % verringert. Obwohl die Blattfläche durch den Trockenstress bei beiden Bodentypen gleich stark reduziert wurde, ist die Trockenmasse in der Komposterde um fast zehn Prozent mehr zurückgegangen, als im Lehmboden. Um dieser Beobachtung näher auf den Grund zu gehen, kann man die spezifische Blattfläche (SLA) der Blätter betrachten. Die spezifische Blattfläche beschreibt das Verhältnis zwischen Blattfläche und Trockenmasse und ist daher ein Maß für die Dicke der Blätter. Zwischen den Bodentypen bestehen zum Versuchsende keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der spezifischen Blattfläche. Die SLA der bewässerten Pflanzen ist allerdings fast dreimal so groß wie bei den Pflanzen unter Trockenstress. Unter Trockenstress war die Blattflächen im Verhältnis zur Trockenmasse also vergleichsweise kleiner, als bei Bewässerung. Ein vermindertes Oberflächen-Volumen-Verhältnis trägt dazu bei, die Transpiration der Blätter zu minimieren (Adams & Terashima, 2018). Allerdings lässt sich nicht sagen, inwiefern die verminderte SLA auf das Blattrollen oder eine tatsächlich morphologische Verdickung der Blätter zurückzuführen ist. Bei den Datenerhebungen wurden die Blattflächen der jüngsten, voll entwickelten Blätter separat gemessen. So lässt sich besser nachvollziehen, ob die Pflanzen unter Trockenstress tatsächlich kleinere Blätter bildeten. Es fällt auf, dass die Blattflächen aller Behandlungen zum Versuchsende absinken. Bei den Pflanzen unter Trockenstress steigt die Blattfläche der jüngsten Blätter nur in den ersten Tagen nach der letzten Bewässerung an. Anschließend werden die Blattflächen wieder kleiner. Im Gegensatz zur vorher betrachteten gesamten

Blattfläche, hat die Oberflächenreduktion hier jedoch anfangs nur bedingt etwas mit dem Einrollen bzw. Vertrocknen zu tun, da die jüngsten Blätter an der Pflanze als letztes betroffen waren. Es lässt sich nicht sagen, in welchem Maß das Einrollen der Blätter oder die morphologische Reduktion der Blattfläche dafür verantwortlich ist. Auch bei den bewässerten Pflanzen wurden zum Versuchsende verringerte Blattflächen gemessen. Hier ist die Verkleinerung jedoch nicht auf das Einrollen der Blätter zurückzuführen, Grund für die verkleinerten Blätter war höchstwahrscheinlich der Entwicklungsvorsprung. Die bewässerten Pflanzen streckten zu diesem Zeitpunkt bereits ihre Sprossachse, um in die Blüte zu gehen. Die Pflanzen begannen also ihre Ressourcen mehr in die Bildung generativer Organe zu investieren und weniger in die Vergrößerung der Assimilationsfläche. Am Versuchsende waren die Blattflächen der jüngsten Blätter unter Trockenstress etwa halb so groß wie unter bewässerten Bedingungen.

Der Wasserverlust über die Transpiration ist sehr stark von der Umwelt abhängig. Auch wenn im Gewächshaus möglichst konstante Bedingungen geschaffen werden, hat die Temperatur und Sonneneinstrahlung trotzdem einen erheblichen Einfluss. Bei den Transpirationsraten im Versuchsverlauf fällt vor allem ein Peak an Tag 18 auf. Zu dieser Zeit (Mitte Juli) war das Wetter sehr heiß, sodass auch die Temperaturen im Gewächshaus und die Transpiration dementsprechend sehr hoch waren. Durch Regenschauer wurde es für zwei Tage kühler, sodass die Pflanzen auch weniger verdunsteten, anschließend stieg die Temperatur wieder an. An dieser Stelle unterscheiden sich die trockengestressten Pflanzen hinsichtlich der verschiedenen Bodentypen deutlich. Während die Transpiration der Pflanzen im Lehm ab diesem Zeitpunkt nur noch abnimmt, steigt sie in der Komposterde erneut an. Diese Beobachtung kann unterschiedliche Ursachen haben. Allgemein wuchsen die Pflanzen in der Komposterde robuster, wodurch sie besser mit dem Trockenstress umgehen konnten. Außerdem ist der Lehmboden deutlich schwerer als die Komposterde und enthält daher mehr Feinporen. In den Feinporen können schwere Böden zwar Wasser gut speichern, es ist allerdings nicht pflanzenverfügbar (Totwasser). Diese schlechtere Wasserverfügbarkeit könnte einer der möglichen Gründe sein, wieso die Pflanzen im Lehmboden dem Dürrestress schneller erlagen. Bei beiden Böden zeigte sich jedoch, dass die Pflanzen unter Trockenstress ihre Transpirationseffizienz (TE) signifikant erhöhen konnten. Die trockengestressten Pflanzen konnten also mehr Biomasse im Verhältnis zum transpierten Wasser ausbilden. Im Lehmboden war die TE von $4,95 \text{ g kg}^{-1}$ bei Bewässerung auf $6,81 \text{ g kg}^{-1}$ unter Trockenstress gesteigert. In der Komposterde konnte die Effizienz von $4,92 \text{ g kg}^{-1}$ zu $7,07 \text{ g kg}^{-1}$ verbessert werden. Bodenunterschiede waren hier nicht signifikant.

4.3 Boden und Wurzelwachstum

Zum Versuchsende war die Wurzellänge der Pflanzen unter Trockenstress ca. 40 % kürzer, als bei den bewässerten Pflanzen. Zwar ist es Pflanzen möglich, bei geringer Wasserverfügbarkeit das Wurzelwachstum zu begünstigen, dieses kann jedoch nicht in gleichem Maße aufrechterhalten werden wie unter optimaler Wasserverfügbarkeit. Vergleicht man die beiden Bodentypen hinsichtlich der entstandenen Wurzellänge, so bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen Lehm Boden und Komposterde. Die Pflanzen konnten in beiden Bodentypen ähnlich lange Wurzeln entwickeln, bei der Trockenmasse der Wurzeln gab es jedoch signifikante Unterschiede zwischen den Bodentypen. Im Lehm Boden bildeten die Pflanzen weniger Wurzelmasse als in der Komposterde, unter Trockenheit war der Unterschied sogar noch verstärkt. Bei nahezu identischer Wurzellänge und geringerer Trockenmasse müssten die Wurzel im Lehm also im Vergleich zur Komposterde dünner gewesen sein. Um diese Beobachtung näher zu untersuchen, wurde die Wurzellänge mit der Trockenmasse ins Verhältnis gesetzt (Wurzellänge TM^{-1}). Zum Versuchsbeginn waren die Wurzeln in der Komposterde vergleichsweise dünner, bei der nächsten Probennahme sechs Tage später bestand dieser Unterschied jedoch schon nicht mehr. Die Analyse der Daten vom Versuchsende ergaben signifikante Wechselwirkungen zwischen Bodentyp und Bewässerung. Zu diesem Zeitpunkt war nur die trockene Behandlung im Lehm Boden signifikant von den anderen verschieden. In der Komposterde (trockene und feuchte Behandlung), sowie bei der feuchten Behandlung im Lehm Boden waren die Wurzeln zum Versuchsende ähnlich dick. Nur die trockengestressten Pflanzen, die im Lehm Boden wuchsen, entwickelten vergleichsweise dünnere Wurzeln. Diese Beobachtung ist höchst interessant, wenn man sich die Eigenschaften schwerer Böden vor Augen führt. Schwere Böden schrumpfen bei Entwässerung, sodass die Teilchen näher zusammentreten und das Porenvolumen sinkt. Sinkt das Porenvolumen, so müssen auch die Wurzeln dünner wachsen, um in die Poren eindringen zu können. Nimmt der Anteil grober Poren sehr stark ab, so kann der Boden nur noch schlecht durchwurzelt werden, teilweise kommt es sogar zu Luftmangel (Stahr *et al.*, 2016). Die Durchwurzelungsintensität (Wurzellänge pro Bodenvolumen) lag unter bewässerten Bedingungen bei durchschnittlich $3,12 \text{ cm cm}^{-3}$ (Lehm) und $3,24 \text{ cm cm}^{-3}$ (Kompost). Unter Trockenstress war sie auf $1,85 \text{ cm cm}^{-3}$ beim Lehm und $2,05 \text{ cm cm}^{-3}$ bei der Komposterde verringert. Hier sind nur die Bewässerungsunterschiede signifikant, die Bodenunterschiede hingegen nicht. Weder die Wurzellänge, noch die Durchwurzelungsintensität war beim Lehm Boden im Vergleich zur Komposterde signifikant verringert. Diese Beobachtung ist durchaus erstaunlich, da der Lehm Boden mit einer Dichte von ca. $1,33 \text{ g cm}^{-3}$ mehr als doppelt so dicht ist wie die

Komposterde mit $0,6 \text{ g cm}^{-3}$. Außerdem kam es beim Lehm schon sehr früh zu einer Verschlämmung der Bodenoberfläche, wodurch das Gießwasser nur sehr schlecht versickern konnte und die Bodendurchlüftung höchstwahrscheinlich deutlich geringer war, als bei der Komposterde. Obwohl beide Bodentypen zu Beginn auf 80 % Feldkapazität bewässert wurden, waren die gravimetrischen Bodenwassergehalte doch sehr verschieden. Die Komposterde enthielt zu diesem Zeitpunkt mit 41 % einen fast doppelt so großen Anteil Wasser wie der Lehmboden mit 21,8 %. Selbst nach 20 Tagen ohne Bewässerung war der Wasseranteil in der Komposterde immer noch größer als im bewässerten Lehmboden. Dies hängt vermutlich mit der Dichte der Teilchen zusammen. Da der Lehmboden relativ dicht ist, entspricht die gleiche Menge Wasser im Lehmboden einem kleineren Massenanteil, als bei der Komposterde. Betrachtet man den volumetrischen Bodenwassergehalt, so enthält der Lehmboden mit 33,2 % sogar einen größeren Wasseranteil, als die Komposterde mit 25,1 %. Allerdings hat der Lehmboden auch einen größeren Totwasseranteil, der nicht pflanzenverfügbar ist.

Abgesehen von der veränderten Wurzelmorphologie macht es für Pflanzen unter Dürrestress generell Sinn, mehr Wurzeln in tieferen Bodenschichten auszubilden, um dort neue Wasserreserven zu erschließen. Man würde also erwarten, dass die trockengestressten Sorghumpflanzen im Vergleich zu den bewässerten mehr Wurzeln im untersten Bodenkompartment bildeten. Um dieser These auf den Grund zu gehen, wurde auch für die Wurzeln ein Partitionierungskoeffizient berechnet. Der Partitionierungskoeffizient bezieht sich hierbei auf den Anteil flacher (0 - 12,5 cm), mittlerer (12,5 - 25 cm) und tiefer Wurzeln (25 – 37,5 cm) am Gesamtzuwachs der Wurzelbiomasse zwischen Behandlungsbeginn und Versuchsende. Sofort fällt auf, dass die Pflanzen unter Trockenstress deutlich weniger Wurzeln in der obersten Bodenschicht entwickelten. Im Lehmboden war der Anteil flacher Wurzeln fast um die Hälfte reduziert. Unter Bewässerung befanden sich 57 % der neu gebildeten Wurzeln in der obersten Bodenschicht, unter Trockenstress nur etwa 30 %. Dafür entstanden im untersten Bodenkompartment unter Trockenheit mit 42 % fast doppelt so viele Wurzeln wie bei der feuchten Behandlung mit 23 %. Auch bei den Pflanzen in der Komposterde sind diese Unterschiede zu erkennen, allerdings sind sie weniger stark ausgeprägt. In der obersten Schicht war der Wurzelzuwachs lediglich von 55 % (feucht) auf 47,4 % (trocken) verringert und auch im untersten Kompartiment bildeten die Pflanzen unter Trockenstress nur etwa 5 % mehr Wurzeln aus. Im Vergleich zur Komposterde war der Wurzelzuwachs im unteren Lehmboden ca. zehn Prozent größer. Dieser Unterschied hängt möglicherweise damit zusammen, dass die Pflanzen in der Komposterde deutlich mehr sprossbürtige Stützwurzeln entwickelten. Diese Adventivwurzeln befanden sich hauptsächlich in der obersten Bodenschicht. Nichtsdestotrotz entwickelten die

trockengestressten Pflanzen in beiden Böden signifikant mehr Wurzeln in der tiefsten Bodenschicht. Diese Tatsache verstärkt sich nochmal, wenn man den Partitionierungskoeffizient ausschließlich für die Feinwurzeln berechnet. Im Gegensatz zu den dickeren Stützwurzeln, sind die Feinwurzeln für die Wasseraufnahme bestimmt und spielen deshalb eine wichtigere Rolle bei den Pflanzen unter Trockenstress. Sofort fällt auf, dass bei den trocken-gestressten Pflanzen der Anteil tiefer Wurzeln mit Abstand am größten war. Im Lehm-boden entstanden 45,9 % der neuen Feinwurzeln im Unterboden, in der Komposterde 43,3 %. Bei Bewässerung waren es nur etwa 33 % im Lehm und 36,1 % im Kompost. Im Lehm-boden war zudem der Anteil flacher Feinwurzeln unter Trockenstress signifikant verringert. Allgemein war es wirklich unerwartet, wie tief die Wurzeln des Sorghums innerhalb von kürzester Zeit wuchsen. Bei der ersten Ernte, 18 Tage nach dem Einpflanzen in die Röhren, befanden sich bereits einige Wurzeln in der untersten Schicht der 37,5 cm tiefen Töpfe.

4.4 Mögliche Fehlerquellen und Verbesserungsvorschläge

Trotz der kontrollierten Bedingungen im Gewächshaus gab es Unterschiede hinsichtlich verschiedener Faktoren. Die Pflanzen in der Mitte wurden beispielsweise von allen Seiten mit dem Licht der Lampen versorgt, die am Rand nur von einer Seite. Die trocken-gestressten Pflanzen, die in der Mitte standen, sahen verhältnismäßig bleicher aus als die am Rand. Die Töpfe der verschiedenen Behandlungen wurden allerdings zufällig verteilt, sodass die Strahlungs- und Temperaturunterschied sich auf alle Behandlungen gleichermaßen auswirkten. Die Röhren, die regelmäßig gewogen wurden, standen aus praktischen Gründen alle auf derselben Seite und nicht mittig.

Abiotische Stressfaktoren umfassen eine Vielzahl von klimatischen Faktoren, darunter Strahlung, Temperatur und Wasserverfügbarkeit. In der Realität tritt selten ein Stressfaktor isoliert auf. So ist eine Dürre beispielsweise meist mit starker Strahlung und Überhitzung verbunden. Die Stressreaktion der Pflanze ist also nicht alleine auf den Wassermangel zurückzuführen, sondern viel mehr auf eine Kombination verschiedener Stressoren (Larcher, 2001). Deshalb wäre auch zu erwarten, dass eine Stressreaktion unter den jeweiligen klimatischen Einflüssen im Freiland anders ausfällt, als unter kontrollierten Bedingungen im Gewächshaus. Man könnte erwarten, dass die Stressreaktion im Freiland noch stärker ausfallen würde, da zusätzlich zur Trockenheit noch stärkerer Strahlungsstress auf die Pflanzen einwirken würde. Allerdings wäre das Wurzelwachstum nicht in der Tiefe begrenzt, sodass tiefere, wasserhaltige Bodenschichten erschlossen werden könnten. Da der Versuch

im Juli im Gewächshaus stattfand, waren die Temperaturen tagsüber sehr hoch. Es wäre interessant gewesen, die Temperatur im Gewächshaus im Laufe des Versuchs aufzuzeichnen. Mehr Daten hinsichtlich Temperatur und Einstrahlung würden helfen, die Stressreaktion besser einordnen zu können. Der anhaltende Trockenstress war sehr stark, hier würde es sich anbieten, eine intermediäre Bewässerungsstufe einzubeziehen.

Die Wurzelanalyse mit *WhinRHIZO* bietet sehr viele Möglichkeiten. Allerdings ist die Analyse deutlich sinnvoller, wenn weniger Wurzeln vorhanden sind. Die große Wurzelmenge der einzelnen Proben ließ keine detaillierte Untersuchung der Wurzelmorphologie, z.B. Anzahl der Achsen, Gabelungen und Wurzelspitzen zu. Außerdem war es trotz großer Bemühungen nicht möglich, die einzelnen Wurzelgefüge in zufriedenstellendem Maße zu entwirren. Der Lehm Boden eignet sich relativ gut für intensive Wurzelanalyse, da die Wurzeln sich gut von den Bodenresten befreien lassen. Die Komposterde ist mit ihren vielen grobkörnigen Bodenpartikeln für Wurzelanalysen allerdings eher weniger geeignet. Die Wurzeln verwuchsen mit den Partikeln, sodass es kaum möglich war saubere Wurzelproben zu erhalten. Durch die unterschiedliche Zusammensetzung der zwei Bodentypen könnten die Wurzeltrockenmasse und Wurzellänge eventuell etwas verfälscht sein. Die Wurzeln aus der Komposterde enthielten nach sorgfältiger Reinigung immer noch mehr Bodenpartikel, als die aus dem Lehm Boden.

4.5 Fazit und Ausblick

Das Halbzwerghsorghum zeigte einige entscheidende Anpassungen an den simulierten Dürrestress. Unter Trockenheit investierten die Pflanzen ca. 10 % weniger Trockenmasse in die Blätter, welche sie im Bereich des Sprosses einlagerten. Der Wurzelmassezuwachs hatte bei Bewässerung jedoch einen ähnlich großen Anteil wie unter Trockenstress. Nach sechs bis acht Tagen begannen die trockengestressten Pflanzen ihre Blattfläche durch Blattrollen zu verkleinern. Auf diese Weise konnten die Pflanzen ihre Transpiration über die Blätter minimieren. In beiden Böden war es dem Sorghum möglich, seine Transpirationseffizienz (Trockenmassezuwachs pro transpiriertes Wasser) unter Trockenstress signifikant zu steigern. Betrachtet man die Wurzel, so stellt man fest, dass in beiden Bodentypen ähnlich lange Wurzeln gebildet werden konnten. Unter Trockenstress entstanden im Lehm Boden jedoch deutlich dünnere Wurzeln. In beiden Böden entwickelten die Pflanzen während des Trockenstress signifikant weniger Wurzeln im obersten Bodenkompartment, dafür mehr in der untersten Bodenschicht. Der Anteil tiefer Feinwurzeln war unter Trockenstress bei beiden Böden etwa zehn Prozent größer, als unter bewässerten Bedingungen. Zusammenfassend

lässt sich sagen, dass das Sorghum trotz der großen Bodenunterschiede nahezu die gleichen Stressreaktionen hinsichtlich Trockenmasseverteilung, Blattfläche und Wurzeltiefe zeigte. Um die Stressreaktion des Halbzwerghsorghums auch auf physiologischer Ebene besser verstehen zu können, wäre es interessant die Konzentration von Phytohormonen, insbesondere Abszisinsäure zu unterschiedlichen Zeitpunkten zu messen. Aufgrund der niedrigen Pflanzenhöhe eignet sich die Sorte vermutlich eher für die Erzeugung als Nahrungsmittel und weniger für die Energiegewinnung. Daher würde sich die Untersuchung der generativen Organe auf Ertrag und Inhaltsstoffe in weiteren Versuchen anbieten. Auf diese Weise kann die Bedeutung des Halbzwerghsorghums für die Züchtung in Zukunft besser bewertet werden.

Literaturverzeichnis

- Ejeta, G. & Grenier, C. (2005). Sorghum and its weedy hybrids. *Crop Fertility and Volunteerism*, 123-136.
- Kadereit, J.W., Körner, C., Kost, B. & Sonnewald, U. (2014). *Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Larcher, W. (2001). *Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt* (6. Auflage). Ulmer, Stuttgart.
- Aruna, C., Visarada, K. B. R. S., Bhat, B. Venkatesh & Tonapi, Vilas A. (2018). Breeding sorghum for diverse end uses. Woodhead Publishing, Cambridge.
- Wondimu, Z., Bantte, K., Paterson, A.H., Worku, W. (2020). Agro-morphological diversity of Ethiopian sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] landraces under water limited environments. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 67 (8), 2149-2160.
- Schmitt, A. (2019). *Blattmorphologische Anpassungen an atmosphärischen und bodenbürtigen Trockenstress bei *Jatropha curcas**. Bachelorarbeit.
- Stahr, K., Kandeler, E., Herrmann, L., Streck, T. (2016). *Bodenkunde und Standortlehre* (3. Auflage). Ulmer, Stuttgart.
- Patakas, A. (2012). Abiotic Stress-Induced Morphological and Anatomical Changes in Plants. In: *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability* (ed. Ahmad, P., Prasad, M.N.V). Springer Science+Business Media, New York.
- Sage, R.S., Monson, R.K. (1999). *C₄ Plant Biology*. Academic Press, San Diego.
- Hasanuzzaman, M. (2019). *Agronomic Crops – Volume 1: Production Technologies*. Springer Nature Singapore Pte Ltd, Singapore.
- Taylor, J.R.N., Duodu, K.G. (2018). *Sorghum and Millets: Chemistry, Technology and Nutritional Attributes* (2nd edition). Woodhead Publishing & AACC International Press, Duxford, Cambridge, Kidlington.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E. (1974). Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. *Agricultural Meteorology*. 14 (1-2), 59-84.

- Westgate, M.E., Boyer, J.S. (1985). Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. *Planta*. 164 (4), 540-549.
- Robertson, J.M., Hubick, K.T., Yeung, E.C., Reid, D.M. (1990). Developmental responses to drought and abscisic acid in sunflower roots: I. Root growth, apical anatomy, osmotic adjustment. *Journal of Experimental Botany*. 41 (3), 325-327.
- Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses. II. Water, radiation, salt, and other stresses* (2nd edition). Academic Press, New York.
- Goldstein, D.S., Kopin, I.J. (2007). Evolution of concepts of stress. *Stress: The International Journal on the Biology of Stress*. 10 (2), 109-120.
- David, L., Harmon, A.C., Chen, S. (2019). Plant immune responses - from guard cells and local responses to systemic defense against bacterial pathogens. *Plant Signaling and Behavior*. 14 (5), e1588667.
- Kathpalia, R. & Bhatla, S.C. (2018). Plant Water Relations. In: *Plant Physiology, Development and Metabolism* (ed. Bhatla, S.C. & A. Lal, M.). Springer Singapore, Singapore, pp. 3–36.
- Girma, F.S., Krieg, D.R., (1992). Osmotic Adjustment in Sorghum, I. Mechanisms of Diurnal Osmotic Potential Changes. *Plant Physiology*. 99 (2), 577-582.
- Kirkham, M.B. (2014). *Principles of Soil and Plant Water Relations* (2nd edition). Academic Press, Oxford, Amsterdam, Waltham, San Diego.
- Kidanemaryam, W. (2019). Review on Mechanisms of Drought Tolerance in Sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) Basis and Breeding Methods. *Academic Research Journal of Agricultural Science and Research*. 7 (2), 87-99.
- Adams, W.W., Terashima, I. (eds.) (2018). *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis*. Springer International Publishing, Cham.
- Stemler, A.B.L., Harlan, J.R. & de Wet, J.M.J. (1977). The sorghums of ethiopia. *Economic Botany*, 31 (446).
- MindayeTaye T., MaceEmma S., Godwinlan D. & JordanDavid R. (2016). Heterosis in locally adapted sorghum genotypes and potential of hybrids for increased productivity in contrasting environments in Ethiopia. *The Crop Journal at Science Direct*. 4 (6), 479–489.

Danksagung

In erster Linie möchte ich Prof. Dr. Folkard Asch für die Betreuung meiner Arbeit und die moralische Unterstützung dabei danken. Ein weiteres großes Dankeschön gebührt Julia Asch für ihre zuverlässige und gewissenhafte Unterstützung bei jeglichen Fragen und Bitten. Außerdem möchte ich mich bei meinem Hiwi Marc für seine Hilfe im Gewächshaus und die lustige Zeit bedanken. Auch Shimul soll an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben. Allgemein bedanke ich mich für die nette zwischenmenschliche Art aller Beteiligten im Institut für tropische Agrarwissenschaften und die Möglichkeit, diese Erfahrung zu machen und an ihr zu wachsen. Zu guter Letzt danke ich meiner Familie, ohne die mein Bachelorstudium nicht möglich gewesen wäre.