

Regeneration nach Trockenstress und morphologische Anpassung an Wassermangel bei fünf Arten von Futtergräsern

L. Breitsameter¹, N. Wrage², J. Isselstein¹

¹ ABTEILUNG GRASLANDWISSENSCHAFT, DEPARTMENT FÜR NUTZPFLANZENWISSENSCHAFTEN, GEORG-AUGUST-UNIVERSITÄT GÖTTINGEN, v.-Siebold-Straße 8, 37075 Göttingen;
Email: lbreits@agr.uni-goettingen.de

² HOCHSCHULE RHEIN-WAAL, FAKULTÄT LIFE SCIENCES, Landwehr 4, 47533 Kleve

1. Einleitung und Problemstellung

Die Produktivität des Grünlands ist in hohem Maße von der Wasserverfügbarkeit abhängig. Daher ist es für die Gestaltung einer nachhaltigen Grünlandwirtschaft wichtig, die Auswirkungen veränderter Niederschlagsmuster auf die Leistungsfähigkeit der Bestände zu kennen.

Untersuchungen zu den Folgen verringerten Niederschlags für Ertrag und Leistungsfähigkeit von Wirtschaftsgrünland in Mitteleuropa sind bereits in unterschiedlicher Form durchgeführt worden. Dabei wurden im Wesentlichen die Ertragsbildung auf dem Skalenniveau der Parzelle, und zelluläre Veränderungen in der Einzelpflanze betrachtet (VOGEL *et al.* 2012, MILBAU *et al.* 2005). Untersuchungen zu durch Trockenstress bedingten Veränderungen der Bestände auf einem dazwischen liegenden Skalenniveau, beispielsweise durch morphologische Veränderungen der Einzelpflanze, sind dagegen seltener. Gerade diese Daten sind wichtig, um die Einwirkung von Trockenstress auf den Pflanzenbestand umfassend bewerten zu können.

Für die vorliegende Studie wurden in einem Gefäßversuch unter Gewächshausbedingungen die morphologischen Veränderungen von fünf wirtschaftlich wichtigen Arten von Futtergräsern untersucht, welche durch eine Periode starken Wassermangels verursacht werden. Ferner wurde das Wachstum der Pflanzen in einer auf den Wassermangel folgenden Regenerationsphase mit guter Wasserversorgung quantifiziert. Dabei wurden die Zielgrößen Triebanzahl, Anzahl neu initiiertes und entfaltetes Blätter und projizierte Blattfläche pro Pflanze analysiert. Zudem wurde die lebende oberirdische Biomasse pro Gefäß als Schätzgröße für den Ertrag ermittelt.

2. Material und Methoden

Im Rahmen des Experiments wurden fünf Arten untersucht: *Dactylis glomerata* Horizont, *Festuca arundinacea* Kora, *F. rubra*. Tagera, *Lolium perenne* Premium und *Poa pratensis* Lato. Die Pflanzen wurden als Monokulturen in PVC-Röhren von 10,4 cm Durchmesser und 30 cm Höhe in einem homogenen 92:8 Sand:Vermiculit-Gemisch (Korngröße < 2 mm) kultiviert. Jeweils zehn Pflanzen einer Art wurden als Keimlinge pro Gefäß pikiert. Die Nährstoffversorgung erfolgte über Zugabe von Rorison-Lösung (HENDRY und GRIME 1993). Der Versuchsaufbau umfasste insgesamt 100 Gefäße in vier randomisierten Blöcken, wobei von jeder Pflanzenart fünf Gefäße pro Block aufgestellt wurden. Während einer Etablierungsphase wurden alle Gefäße gut mit Wasser versorgt. Alle Pflanzen wurden 7 Wochen nach dem Pikieren auf 2 cm Höhe geschnitten. Am Ende der Etablierungsphase – 11 Wochen nach dem Pikieren –

wurde die gesamte ober- und unterirdische Biomasse eines Gefäßes pro Pflanzenart und Block destruktiv geerntet (Ergebnisse werden hier nicht gezeigt), die verbleibenden Pflanzen wurden auf 2 cm Höhe geschnitten.

In den darauf folgenden 5,5 Wochen wurden jeweils zwei Gefäße pro Art und Block weiterhin ausreichend mit Wasser versorgt (Kontrolle; ca. 70 % pflanzenverfügbarer Wassergehalt des Bodens), in den anderen zwei Gefäßen wurde der verfügbare Bodenwassergehalt auf ca. 10 % reduziert und durch Zugießen entsprechender Wassermengen konstant gehalten. Nach Ablauf der 5,5 Wochen Behandlungszeit wurde jeweils ein Kontroll-Gefäß und ein Gefäß mit Wassermangel-Behandlung pro Pflanzenart und Block destruktiv beerntet, indem die gesamte oberirdische Biomasse abgeschnitten wurde (Ernte „TS“). Die Anzahl der Triebe aller geernteten Pflanzen wurde durch Auszählen bestimmt. Je Pflanze wurde ein Trieb zufällig ausgewählt, alle grünen Blätter abgetrennt und die gesamte Blattfläche durch Einscannen und Bildanalyse mithilfe der Software WinRhizo (Regent Instruments) quantifiziert. Die Blätter, welche eine intakte (nicht abgeschnittene) Blattspitze aufwiesen, wurden gezählt. Sie werden als „während der Behandlungsphase initiierte und entfaltete Blätter“ zusammengefasst, da nicht bestimmt werden konnte, ob sie zum Zeitpunkt der vorausgehenden Ernte wegen ihrer geringen Länge von dem Schnitt auf 2 cm Höhe nicht erfasst worden waren, oder ob sie erst nach diesem Zeitpunkt gebildet wurden. Die gesamte oberirdische Biomasse aller beernteten Gefäße wurde bei 60°C 48 Stunden lang getrocknet, anschließend in grüne und tote Anteile sortiert und diese separat gewogen.

Der Aufwuchs der verbliebenen zwei Gefäße pro Art und Block (jeweils ein Gefäß mit vorausgehender Trockenstress-Behandlung und eine Kontrolle) wurde auf 2 cm Höhe geschnitten. Während einer Regenerationsphase von 5,5 Wochen wurden alle Gefäße ausreichend mit Wasser versorgt (ca. 70% pflanzenverfügbarer Wassergehalt des Bodens). Nach Ablauf dieser Zeitspanne wurden alle verbleibenden Gefäße in gleicher Weise wie bei der vorhergehenden Probenahme destruktiv beerntet (Ernte „REG“).

Die statistische Datenauswertung erfolgte mithilfe der Software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011). Die Daten wurden auf Normalverteilung hin überprüft und für die Analyse nicht transformiert. Intraspezifische Unterschiede in den Mittelwerten der vier Zielgrößen zwischen den Behandlungen wurden für jeden Erntetermin separat mittels t-Test (95 % Konfidenzintervall) untersucht.

3. Ergebnisse und Diskussion

Die Werte für die vier betrachteten Zielgrößen grüne oberirdische Biomasse pro Gefäß, sowie projizierte Blattfläche, Anzahl initiiertes und entfaltetes Blätter und Anzahl der Triebe pro Pflanze sind in Tabelle 1 gezeigt. Im Einzelnen lassen sich die Ergebnisse wie folgt zusammenfassen:

Grüne oberirdische Biomasse pro Gefäß

Wasserlimitierung führte bei allen untersuchten Arten zu einer signifikanten ($P < 0,01$) Reduktion der grünen oberirdischen Biomasse im Vergleich zu den gut mit Wasser versorgten Kontrollpflanzen. Bei der Ernte nach einer Regenerationsphase von 5,5 Wochen bei guter Wasserversorgung war dagegen mit Ausnahme von *D. glomerata* ($P = 0,04$) bei keiner Art eine im Vergleich zur Kontrolle signifikant gerin-

gere Biomasse bei den Pflanzen zu beobachten, die zuvor Wasserlimitierung ausgesetzt worden waren.

Blattfläche pro Pflanze

Am Ende der 5,5-wöchigen Trockenstressperiode war die projizierte Blattfläche der Einzelpflanzen bei allen fünf Arten signifikant ($P < 0,05$) geringer als bei der nicht behandelten Kontrolle. Während der Regenerationsphase bei guter Wasserversorgung entwickelten sich die untersuchten Arten im Hinblick auf diese Zielgröße in unterschiedlicher Weise: Bei *D. glomerata* und *F. arundinacea* war die Blattfläche pro Pflanze im Vergleich zu der der Kontrollpflanzen signifikant ($P < 0,01$) größer. Bei *F. rubra*, *L. perenne* und *P. pratensis* bestanden dagegen keine signifikanten Unterschiede in der Blattfläche pro Pflanze zwischen den behandelten und den Kontrollpflanzen.

Anzahl initiiertes und entfaltetes Blätter pro Pflanze

Die Anzahl der während der Trockenstressphase initiierten und entfaltenen Blätter war bei den behandelten Pflanzen signifikant ($P < 0,05$) geringer als bei den Kontrollpflanzen. Während der Regenerationsphase zeigten sich auch in Bezug auf diese Zielgröße Unterschiede zwischen den Arten. Bei *D. glomerata* und *F. rubra* unterschieden sich behandelte und Kontrollpflanzen nicht signifikant. Dies steht im Gegensatz zu den anderen Arten, bei denen die zuvor Wasserlimitierung ausgesetzten Pflanzen signifikant mehr ($P < 0,05$) Blätter bildeten als die Kontrollen.

Wurde die Summe der initiierten und entfaltenen Blätter für jede Art über Behandlungs- und Regenerationsphase zusammen gebildet, so unterscheiden sich die Werte der behandelten und der Kontrollpflanzen bei keiner der betrachteten Arten signifikant voneinander.

Anzahl der Triebe pro Pflanze

Lediglich bei *P. pratensis* war die Anzahl der Triebe pro Pflanze nach einer Trockenstressperiode von 5,5 Wochen im Vergleich zu den Kontrollpflanzen signifikant ($P < 0,05$) reduziert. Nach der 5,5-wöchigen Regenerationsphase bei guter Wasserversorgung war bei keiner der untersuchten Arten ein signifikanter Unterschied in der Triebanzahl zwischen zuvor behandelten und Kontrollpflanzen nachweisbar. Bei *L. perenne* und *P. pratensis* war eine marginal signifikante Tendenz zu einer reduzierten Triebanzahl bei den zuvor mit Trockenstress behandelten Pflanzen im Vergleich zur Kontrolle erkennbar ($P = 0,05$).

Aus diesen Ergebnissen lässt sich ableiten, dass in Hinblick auf den Ertrag während der auf Trockenstress folgenden Periode mit guter Wasserversorgung bei vier der fünf betrachteten Arten keine signifikanten Unterschiede zwischen Kontrolle und behandelten Pflanzen festgestellt werden konnten. Lediglich bei *D. glomerata* war bei den zuvor Wasserlimitierung ausgesetzten Kulturen ein statistisch nachweisbar reduzierter Ertrag im Vergleich zur Kontrolle feststellbar. Bei der Mehrheit der untersuchten Arten beschränkte sich also der durch Wasserlimitierung verursachte Ertragsausfall auf die Trockenstressperiode, und es waren durch eine einzelne Phase der Wasserlimitierung keine über die Trockenstressperiode hinaus reichenden signifikanten Ertragsauswirkungen der Wasserlimitierung feststellbar.

In Bezug auf die betrachteten morphologischen Zielgrößen Triebanzahl, Anzahl initiiert und entfalteter Blätter und projizierte Blattfläche pro Pflanze konnte dagegen festgestellt werden, dass sich Anpassungen an die Wasserlimitierung bei den untersuchten Arten in verschiedener Ausprägung und in unterschiedlichem Ausmaß auch während der Regenerationsphase bei guter Wasserversorgung manifestierten.

Auf die beiden morphologischen Blattparameter hatte Trockenstress bei allen untersuchten Arten eine signifikant negative Wirkung. Diese war allerdings bis zum Ende der Regenerationsphase bei allen Arten aufgehoben, und bei einem Teil der Arten war bei den zuvor Wasserlimitierung ausgesetzten Pflanzen sowohl die projizierte Blattfläche als auch die Anzahl der entfalteten Blätter größer als die der Kontrolle. Es fand somit in Bezug auf diese Parameter bereits in der direkt auf den Trockenstress folgenden Periode bei guter Wasserversorgung eine vollständige Kompensation beziehungsweise eine Überkompensation der unter Trockenstress erfolgten Anpassungen statt.

Die Beobachtung, dass bei einer der fünf Arten am Ende der Trockenstressphase die Triebzahl der behandelten Pflanzen signifikant geringer war als die der Kontrolle, und bei zwei Arten diese Tendenz nach der Regenerationsphase marginal signifikant ($P = 0,05$) war, deutet darauf hin, dass die Triebanzahl eine morphologische Größe ist, welche im Vergleich zu den betrachteten Blattparametern eine relativ geringe Plastizität aufweist, und eine Kompensation der unter Trockenstress erfolgten Anpassung vergleichsweise langsamer als bei Blattparametern erfolgt. Wiederholte Phasen der Wasserlimitierung in geringem zeitlichem Abstand könnten somit zu einer langfristigen Reduktion der Triebdichte des Bestands führen (BUSSO und RICHARDS 1995).

Tab. 1: Grüne oberirdische Biomasse [g Trockenmasse/Gefäß], Anzahl initiiert und entfalteter Blätter, projizierte Blattfläche pro Pflanze [cm^2] und Triebanzahl pro Pflanze der untersuchten Arten bei Trockenstressbehandlung (W-) und guter Wasserversorgung (Kontrolle) zum Erntezeitpunkt direkt am Ende einer Trockenstressperiode von 5,5 Wochen (TS), sowie zum Erntezeitpunkt nach einer auf die Trockenstressbehandlung folgenden Regenerationsphase von 5,5 Wochen bei guter Wasserversorgung (REG). Signifikante intraspezifische Unterschiede innerhalb eines Erntezeitpunkts sind mit Buchstaben gekennzeichnet, Signifikanz der Unterschiede ermittelt durch t-Test (95% Konfidenzintervall) ***: $P < 0,001$; **: $0,001 < P < 0,01$; *: $0,01 < P < 0,05$

	TS			REG		
	Kontrolle (K)	W-	Verhältnis W- zu K	Kontrolle (K)	W-	Verhältnis W- zu K
Biomasse						
[g TM/Gefäß]						
<i>Dactylis glomerata</i>	1,39 ^b ***	0,70 ^a	0,50	0,79 ^B *	0,72 ^A	0,91
<i>Festuca arundinacea</i>	1,28 ^b **	0,61 ^a	0,48	0,92	0,95	1,03
<i>Festuca rubra</i>	0,97 ^b ***	0,51 ^a	0,52	0,59	0,46	0,78
<i>Lolium perenne</i>	1,15 ^b ***	0,61 ^a	0,53	0,79	0,72	0,91
<i>Poa pratensis</i>	1,02 ^b ***	0,52 ^a	0,51	0,71	0,69	0,97
Triebzahl pro Pflanze						
<i>Dactylis glomerata</i>	4,8	3,7	0,77	4,2	3,6	0,62
<i>Festuca arundinacea</i>	5,1	4,9	0,96	4,8	5,8	1,21
<i>Festuca rubra</i>	12,6	11,4	0,90	13,0	8,2	0,63

Posterbeiträge: Sektion Freie Themen

<i>Lolium perenne</i>	6,5	5,8	0,89	6,3	4,4	0,69
<i>Poa pratensis</i>	6,0 ^{b*}	4,5 ^a	0,75	7,9	3,5	0,44

Anzahl entfalteter Blätter
pro Pflanze

<i>Dactylis glomerata</i>	1,48 ^{b*}	1,00 ^a	0,68	1,10	1,48	1,34
<i>Festuca arundinacea</i>	1,50 ^{b*}	0,93 ^a	0,62	1,05 ^{a*}	1,58 ^b	1,50
<i>Festuca rubra</i>	1,95 ^{b*}	1,42 ^a	0,73	1,33	1,73	1,30
<i>Lolium perenne</i>	2,25 ^{b*}	1,56 ^a	0,70	1,30 ^{a**}	1,82 ^b	1,40
<i>Poa pratensis</i>	1,84 ^{b**}	1,43 ^a	0,72	1,35 ^{a**}	1,82 ^b	1,35

Projizierte Blattfläche pro
Pflanze [cm²]

<i>Dactylis glomerata</i>	18,64 ^{b *}	11,28 ^a	0,91	13,06 ^{A *}	22,69 ^B	1,74
<i>Festuca arundinacea</i>	13,89 ^{b **}	5,62 ^a	0,40	10,00 ^{A ***}	14,67 ^B	1,47
<i>Festuca rubra</i>	9,67 ^{b **}	5,19 ^a	0,54	5,83	6,23	1,07
<i>Lolium perenne</i>	13,75 ^{b *}	7,99 ^a	0,58	10,15	11,00	1,08
<i>Poa pratensis</i>	20,11 ^b ***	12,26 ^a	0,61	17,16	17,41	1,01

4. Schlussfolgerungen

Aus den Ergebnissen der vorliegenden Studie lässt sich ableiten, dass mit Ausnahme von *D. glomerata* bei den fünf untersuchten Arten von Futtergräsern Ertragseinbußen in Folge von Trockenstress lediglich während der Periode der Wasserlimitierung eintreten, und keine anhaltenden Mindererträge während der auf Trockenstress folgenden Zeit bei guter Wasserversorgung zu erwarten sind. Durch die Wasserlimitierung werden bei allen Arten signifikante morphologische Anpassungen in Bezug auf die Blattparameter bedingt, welche bei guter Wasserversorgung binnen kurzer Zeit kompensiert oder überkompensiert werden. Die Anpassung in Bezug auf die Anzahl der Triebe erscheint dagegen als weniger plastisch, wodurch eine durch Trockenstress reduzierte Triebanzahl bei einigen Arten auch während der auf Wasserlimitierung folgenden Regenerationsphase nicht ausgeglichen wurde.

Literatur

- BUSSO, C.A., RICHARDS, J.H. (1995): Drought and clipping effects on tiller demography and growth of two tussock grasses in Utah. *Journal of Arid Environments* 29, 239–251
- HENDRY, G.A.F., GRIME, J.P. (Hrsg.) (1993): *Methods in Comparative Plant Ecology. A Laboratory Manual*. Chapman & Hall Verlag, London [u. a.]
- MILBAU, A., SCHEERLINCK, L.; REHEUL, D., de CAUWER, B., NIJS, I. (2005): Ecophysiological and morphological parameters related to survival in grass species exposed to an extreme climatic event. *Physiologia Plantarum* 125, 500–512
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2011): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- VOGEL, A., SCHERER-LORENZEN, M., WEIGELT, A. (2012): Grassland Resistance and Resilience after Drought Depends on Management Intensity and Species Richness. *PloS One* 7, e36992