

Masterarbeit

im Studiengang Agrarwissenschaften

Untersuchungen zur Parametrisierung eines Wurzelsystem-Architektur-Modells für Sommergerste (*Hordeum vulgare* L.)

1. Prüfer: Prof. Dr. H. Kage

2. Prüfer: Priv. Doz. Dr. K. Sieling

Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung

- Acker- und Pflanzenbau -

Agrarwissenschaftliche Fakultät

Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

„The reason we know relatively little about root architecture is that it is difficult to observe, quantify, and interpret.”

(Lynch, 1995)

Inhaltsverzeichnis

INHALTSVERZEICHNIS	I
ABBILDUNGSVERZEICHNIS	V
TABELLENVERZEICHNIS	VI
ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	VII
1. Einleitung	1
2. Begriffserläuterungen und Definitionen	5
2.1. Erläuterungen zum Begriff Wurzelsystem-Architektur	5
2.2. Begriffsdefinitionen	6
3. Wurzelsystem-Architektur und ihre Modellierung - ein Überblick	8
3.1. Einflussfaktoren der Wurzelsystem-Architektur	8
3.2. Modellierung der Wurzelsystem-Architektur	9
4. Material und Methoden	12
4.1. Versuchsanlage und praktische Durchführung	12
4.1.1. Versuchskonzeption	12
4.1.2. Klimadaten	16
4.1.3. Probenahme	19
4.2. Datenerhebung am Pflanzenmaterial	20
4.2.1. Digitalisieren der Wurzel	20
4.2.2. Analyse der Wurzelbilder	21
4.2.3. Gemessene und abgeleitete Pflanzenmerkmale	22
4.3. Modellbeschreibung	25
4.4. Statistik und weitere Berechnungen	29
5. Ergebnisse und Diskussion	30
5.1. Entwicklung und Wachstums der Gesamtpflanzen	30
5.2. Wachstum und Entwicklung des Wurzelsystems	35
5.2.1. Bildung, Verzweigung und Längenwachstum der Wurzel – Ergebnisse und Modellparametrisierung	35
5.2.1.1. Bildung und Verzweigung der Wurzeln	35
5.2.1.2. Längenwachstum der Wurzeln	43
5.3. Vor- und Nachteile des Längenwachstums- und Verzweigungsmodells	49

6. Zusammenfassung	53
7. Literatur	55
ANHANG	VI

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1:	a) Einteilung der Wurzelglieder einer Wurzel in die Ordnungen b) Unterteilung der Achse und einer Wurzel 1. Ord in basale Nichtverzweigungszone, Verzweigungszone und apikale Nichtverzweigungszone	7
Abb. 2:	Täglich mittlere photosynthetischaktive Photonenflussdichte über die Versuchsdauer	17
Abb. 3:	Verlauf der Tagesmitteltemperaturen der Luft	17
Abb. 4:	Temperatursumme über die Versuchsdauer	18
Abb. 5:	Analyse eines Schwarzweißbildes eines 13 Tage alten Sommergerstenwurzelsystems mit WinRhizo 2003b	22
Abb. 6:	Entwicklungsstadien der Versuchspflanzen, täglich ab Aussaat	30
Abb. 7:	Beziehung zwischen den gemessenen und berechneten Trockenmasse der Gesamtpflanze und der Temperatursumme	32
Abb. 8:	Beziehung zwischen logarithmierter Spross-Trockenmasse und Wurzel-Trockenmasse	34
Abb. 9:	Anzahl der Wurzelglieder des Gesamtwurzelsystems und der unterschiedlichen Ordnungen zu den einzelnen Ernteterminen	36
Abb. 10:	Beziehung zwischen der Anzahl an Wurzeln 0. Ord und der Temperatursumme	39
Abb. 11:	Beziehung zwischen mittlere Wurzelgliedlänge der Wurzeln 1. Ord und der Temperatursumme	40
Abb. 12:	Beziehung zwischen mittlerer Länge der VZ Wurzeln 0. Ord und 1. Ord und der Temperatursumme	42
Abb. 13:	Beziehung zwischen Länge der Wurzeln 0. Ord und der Temperatursumme	45
Abb. 14:	Wachstumsraten der Wurzeln 0. und 1. Ord sowie der dazugehörigen Wachstumsraten der VZ bezogen auf die Temperatursumme	47
Abb. 15:	Vergleich zwischen den gemessenen und mit dem Modell berechneten Längen des Gesamtwurzelsystems sowie der Längen der unterschiedlichen Ordnungen	48

Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	Nährstoffkonzentration der eingesetzten Nährlösung	15
Tab. 2:	Übersicht über den zeitlichen Ablauf des Versuchs inklusive Probenahme	19
Tab. 3:	Gemessene und abgeleitete Pflanzenmerkmale, zugrunde liegende Methodik und Zeitpunkte der Datenerhebung	23
Tab. 4:	Variationskoeffizienten der Anzahl an Wurzelgliedern einzelner Erntetermine unterteilt in Gesamtwurzelsystem, 0. Ord, 1. Ord, 2. Ord	37
Tab. 5:	Aus den Daten des Nährlösungsversuches geschätzte Parameter der Wurzelverzweigung	43

Abkürzungsverzeichnis

aNVZ	Apikale Nichtverzweigungszone
bNVZ	Basale Nichtverzweigungszone
Ord (0., 1., 2.)	Ordnung (0., 1., 2.)
T	Erntetermin
TM	Trockenmasse
TS	Temperatursumme
VZ	Verzweigungszone
W	Wiederholung

1. Einleitung

Ziel und Rahmenbedingungen

Die vorliegende Arbeit hat zum Ziel Daten zum Wachstum und zur Entwicklung von juvenilen Sommergerstenwurzel (*Hordeum vulgare* L.) in hoher zeitlicher Auflösung zu erheben sowie wichtige Parameter des Wachstums und der Entwicklung der Wurzelsysteme abzuleiten und für Sommergerste zu quantifizieren. Des Weiteren sollten Methodiken zur Strukturanalyse von Wurzeln etabliert und verbessert werden. Die Zielsetzung dieser Arbeit steht im Kontext von, derzeit von Mitarbeitern der Abteilung Acker- und Pflanzenbau des Institutes für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der CAU, Kiel, durchgeführten Arbeiten zur Erstellung eines dynamischen Wurzelsystem-Architektur-Modells für Sommergerste. Die in dieser Arbeit erhobenen Daten und Parameter sollen zur Parametrisierung des dort entwickelten Modells dienen.

Die Notwendigkeit eigens hierfür Datensätze zu erheben, liegt in der Tatsache begründet, dass kaum zeitlich hochaufgelöste und ausreichend detaillierte Daten zur Dynamik der Wurzelsystem-Architektur (insbesondere von Sommergerste) in der Literatur vorliegen (Hackett und Rose 1972a). Ein zeitlicher Schwerpunkt der Arbeiten zur Wurzelarchitektur von Gerste lag in den 60er und 70er Jahren (May *et al.* 1965 und 1967, Hackett 1968, 1969 und 1971, Hackett und Rose 1972a und b, Wahbi und Gregory, 1988). Bis in die neuere Zeit (auch für andere Kulturarten) wurde zusätzlich nur wenig detailliertes Datenmaterial vorgelegt, so dass einige dieser Arbeiten immer noch zur Evaluierung von Wurzelsystem-Architekturmodellen herangezogen werden (siehe Pagès und Kervella 1990).

Die methodischen Probleme bei der Arbeit mit Wurzeln sind vielfältig und immer noch aktuell (Lynch 1995, Pagès und Bengough 1997, Bauhus und Messier 1999, Hoad *et al.* 2001). Um das erforderliche Datenmaterial mit hinreichender quantitativer Genauigkeit erstellen zu können, scheint es aus diesem Grund unumgänglich, methodische Vereinfachungen zur Erfassung der Wurzelsysteme hinzunehmen. Zwei oft und auch in dieser Arbeit gewählte Vereinfachungen sind: Erstens, die Wahl einer Nährlösungskultur als ein homogenes Wachstumsmedium, obwohl damit einhergehende Probleme der Übertragbarkeit der Ergebnisse auf in Boden gewachsene Pflanzen bekannt sind. Die damit verbundenen Probleme können laut Wahbi und Gregory (1988) ein verändertes Längenwachstum einzelner Wurzelglieder, veränderte Wurzeldurchmesser sowie die veränderte Bildung von Seitenwurzeln sein. Zweitens, die Arbeit mit ausschließlich jungem Pflanzenmaterial, was zu

einer unvollständigen Beschreibung der Entwicklung des Wurzelsystems führt, da z.B. Wachstum von Seitenwurzeln höherer Ordnung nur kaum und Prozesse wie Seneszenz von Wurzelgliedern gar nicht beschrieben werden können. Der Vorteil von jungen Pflanzen, die in homogenem Medium wachsen, ist jedoch, dass deren Wurzeln weitestgehend zerstörungsfrei extrahiert werden können (Lynch, 1995) und eine Analyse der Wurzeln, z.B. in Hinblick auf die Einteilung der Wurzelglieder in ihre Ordnungsklassen, möglich ist. Pagès und Kervella (1990) verweisen darauf, dass vollständige Datensätze von zusammenhängenden Wurzelsystemen nur an jungen in einfachen Medien gewachsen Pflanzen erhoben werden könnten. Vor diesem Hintergrund wurde ein Nährlösungsversuch in einem Gewächshaus der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel an Sommergerstenpflanzen über einen Zeitraum von 21 Tagen durchgeführt.

Relevanz der Thematik

Das Wachstum des Sprosses und der Wurzel ist eng miteinander gekoppelt. Diese Kopplung ist vor allem durch die Funktionen bedingt, die den oberirdischen und unterirdischen Organen zukommen. Auf der einen Seite steht die Versorgung der Gesamtpflanze mit Assimilaten, die durch die photosynthetischen Prozesse im Spross geleistet wird, und auf der anderen Seite steht die Bereitstellung von Wasser und Nährstoffen durch das Wurzelsystem (Hoad *et al.* 2001). Neben diesen Wurzelfunktionen stellt die Verankerung der Pflanze im Boden eine weitere wichtige Aufgabe des Wurzelsystems dar.

Die Wurzelarchitektur hat gerade auf diese primären Funktionen des Wurzelsystems einen großen Einfluss und ist somit eine wichtige Eigenschaft für die Produktivität der Pflanze (Lynch, 1995). Erstens bedingt die Wurzelsystem-Architektur die räumliche Verteilung der Wurzeln im Bodenraum. Diese räumliche Verteilung sowie ihre zeitabhängige Variation kann gerade in jungen Wachstumsphasen von Bedeutung für das Pflanzenwachstum sein, da hier die Nährstoffaufnahme durch deren Transport durch die Bodenmatrix und das Aneignungsvermögen der Wurzeln limitiert ist (Pagès 2002). Die Wichtigkeit der räumlichen Verteilung von Wurzeln hängt aber auch von der Mobilität der Nährstoffe ab und nimmt mit steigender Immobilität der Nährstoffe zu (Hackett, 1969). Des Weiteren ist die räumliche Verteilung von Wurzeln auch für die Verankerungsfunktion von Bedeutung. Zweitens beschreibt die Wurzelsystem-Architektur die Verbindung der unterschiedlichen Wurzelkomponenten (z.B. Wurzelglieder unterschiedlicher Ordnung) und deren Eigenschaften (z.B. Wurzeldurchmesser) untereinander (Pagès, 2002). Gerade diese unterschiedlichen Eigenschaften der Wurzelkomponenten und deren Anordnung im Wurzelsystem können einen großen Einfluss auf die Nährstoffaufnahme haben (Waisel und

Eshel, 2002). Auch für den Transport von Nährstoffen und Wasser innerhalb der Pflanze sowie für die Leitfähigkeit ist die strukturelle Anordnung der Wurzelkomponenten und ihrer Eigenschaften, wie z.B. die Länge oder Durchmesser, wichtig. Nach Doussan et al. (2003) sollten Wurzelsysteme und somit auch deren Architektur als eine Einheit von Wurzelkomponenten mit morphologisch und physiologisch - wenn auch koordiniert - variierenden Eigenschaften gesehen werden. Nach Waisel und Eshel (2002) sind aus einem landwirtschaftlichen Blickwinkel gerade die Unterschiede der Eigenschaften von Wurzelkomponenten sowie die Breite der Heterogenität sehr wichtig, denn sie beeinflussen die funktionale Effizienz des gesamten Wurzelsystems. Auch Pagès (2002) sieht eine deutliche Beziehung zwischen Wurzelarchitektur und Wurzelfunktion, und verweist auf die zeitliche Dynamik, der für diese Beziehung wichtigen Eigenschaften. Diese Dynamik der Wurzelkomponenten macht die Untersuchung und Interpretation der Wurzelsystem-Architektur schwierig. Kombinierte Architektur- und Funktionsmodelle können hierbei helfen, die ausgeprägten Beziehungen zwischen der Bildung der einzelnen Wurzelkomponenten, deren architektonischen Position im Wurzelsystem und ihrer Funktionen aufzuklären.

Die Erhebung von Daten zur Quantifizierung der Heterogenität sowie der zeitlichen Dynamik von Wurzelsystemen, ist also eine unerlässliche Arbeit zur Beschreibung des Wurzelsystems und seiner Architektur, deren Eigenschaften einen großen Einfluss auf die Funktionen der einzelnen Komponenten sowie des Gesamtwurzelsystems haben.

Struktur der Arbeit

Zuerst werden einige begriffliche Definitionen und Erläuterungen zu Wurzelsystemen und deren Komponenten sowie zur Wurzelsystem-Architektur vorgenommen (Kapitel 2). Daran anschließend wird eine kurze Einführung in die Wurzelsystemarchitektur und in deren Modellierung gegeben sowie ein Wurzellängenwachstums- und Verzweigungsmodell nach Hackett und Rose (1972a) vorgestellt (Kapitel 3). Dieses Modell wurde in leicht abgewandelter Form Werkzeug benutzt, um Parameter zur Bildung und Verzweigung sowie zum Längenwachstum von Sommergerstenwurzeln abzuleiten bzw. zu quantifizieren. Danach wird auf die verwendete Methodik eingegangen (Kapitel 4). Anschließend werden die Ergebnisse des Nährlösungsversuches bezüglich der drei oben genannten Prozesse vorgestellt und die Vorgehensweise bei der Parametrisierung des Modells erläutert. Die Modellparameter sowie die ihnen zugrundeliegenden Annahmen werden direkt in Verbindung mit den vorliegenden Ergebnissen diskutiert. Zum Abschluss der Arbeit erfolgt eine Bewertung der Modellkonzeption (Kapitel 5).

Über die skizzierte Vorgehensweise sollen also folgende Aspekte erarbeitet werden: Erstens, Erhebung von Daten zur Beschreibung der Entwicklung und des Wachstums von juvenilen Sommergerstenwurzelsystemen im Allgemeinen. Zweitens, die Beschreibung der Wurzelbildungs-, Wurzelverzweigungs- und der Längenwachstumsprozesse, in Form einer Parametrisierung des Modells nach Hackett und Rose (1972a), welches an sich oder seine Parameter wieder in einvollständiges Wurzelsystem-Architektur-Modell integriert werden könnten.

2. Begriffserläuterungen und Definitionen

2.1. Erläuterungen zum Begriff Wurzelsystem-Architektur

Die folgenden Erläuterungen sind, wenn nicht anders erwähnt, aus Lynch (1995) entnommen und teilweise leicht verändert worden. Auf die Begriffsdefinitionen wird in diesem Abschnitt in solcher Ausführlichkeit eingegangen, da der Begriff „Wurzelsystem-Architektur“ in der Vergangenheit auf unterschiedliche Weise zur Beschreibung von Wurzelsystemen benutzt wurde. Der Begriff „Architektur“ bezogen auf biologische Objekte bezeichnet die räumliche Anordnung einer komplexen Ansammlung von Untereinheiten, in deren Folge die resultierende Gesamtanordnung eine funktionale Bedeutung hat. Der Begriff *Wurzelmorphologie* bezieht sich auf die Eigenschaften eines einzelnen Wurzelglieds, also z.B. auf das Vorhandensein von Wurzelhaaren, auf den Wurzeldurchmesser, die Wurzellänge oder die Beschreibung der Wurzelspitze. Der Begriff *Topologie* im engeren Sinne beschreibt ausschließlich wie einzelne Wurzeln miteinander durch Verzweigung verbunden sind, also aus welchem Elternsegment welches Tochtersegment entspringt und wie weit dieses von der Wurzelbasis entfernt ist (Fitter, 2002). Im weiteren Sinne gehören hierzu aber auch Größen wie die Zuordnung der Wurzelglieder zu den Ordnungsklassen, die Länge der Verzweigungszonen und die Verzweigungsdichten. *Wurzelverteilung* bezieht sich auf die Verteilung von Wurzeln im Bodenraum und wird z.B. über das Vorhandensein von Wurzeln z.B. in einer (gedachten) Gitterstruktur oder einem räumlichen Gradienten quantifiziert. Meist wird eine Beziehung zwischen Wurzelmasse oder –länge zu z.B. Bodentiefe oder Entfernung zum Spross aufgestellt. Die *Wurzelarchitektur* beschreibt nun die räumliche Anordnung eines Wurzelsystems und seiner verschiedenen Komponenten. Die Wurzelarchitektur ist damit ein Oberbegriff zur Topologie und zur Wurzelverteilung und diese beide können über die Architektur beschreiben. Die Wurzelarchitektur jedoch lässt sich nicht aus der Topologie oder der Wurzelverteilung allein beschreiben.

In der Literatur wird oft noch eine weitere Definition des Begriffes Wurzelarchitektur verwendet. Pagès (2002) ordnet dem Begriff Architektur zwei komplementäre Bedeutungen zu: *Form* bzw. *Gestalt* (engl. *shape*) und *Struktur*. Form bezieht sich auf die Geometrie des Wurzelsystems und kann hier mit der Wurzelsystemverteilung im Raum gleichgesetzt werden. Struktur hingegen ist ein Begriff, der sich auf die Unterscheidung der Wurzelkomponenten innerhalb des Wurzelsystems bezieht, und somit die Topologie beinhaltet.

2.2. Begriffsdefinitionen

Da die Nomenklatur zur Beschreibung von Wurzelsystemen in der Literatur nicht eindeutig ist, werden die grundlegenden Begriffe, die in dieser Arbeit Verwendung finden, hier kurz erläutert. Die gegebenen Definitionen, falls nicht anders erwähnt, sind aus Hackett (1968) sowie Hackett und Rose (1972a) übernommen.

Als *Wurzelsystem* wird die Gesamtheit aller Wurzeln einer Pflanze bezeichnet. Ein Wurzelsystem lässt sich in die nächst tiefere Systemebene der *Wurzelordnungen* einteilen. Hierbei wird jeder Wurzelzylinder, der sich direkt aus dem Samen oder den Trieben entwickelt, als *Achse* oder synonym als *Wurzel 0. Ordnung (0. Ord)* bezeichnet. Wurzeln 0. Ord lassen sich weiterhin nach dem Ort ihrer Entstehung unterteilen, wobei samenbürtige Wurzeln hier als *Seminalwurzeln* und sprossbürtige als *Nodalwurzeln* bezeichnet werden. Die sich aus Achsen entwickelnden Wurzelzylinder werden *Wurzeln 1. Ordnung (1. Ord)* genannt. Von ihnen können wiederum Wurzeln abzweigen, die als *Wurzeln 2. Ordnung (2. Ord)* bezeichnet werden (siehe Abbildung 1a). Wurzeln 1. und 2. Ord lassen sich unter dem Oberbegriff *Seitenwurzeln* zusammenfassen. Jede Achse mit ihren assoziierten Seitenwurzeln ist eine *Wurzel*. Die einzelne Achse oder Seitenwurzel wird als *Wurzelglied* bezeichnet. Wurzelglieder bestehen aus *Segmenten*. Diese sind jeweils die Wurzelabschnitte zwischen zwei Verzweigungen, oder zwischen Verzweigung und Wurzelspitze oder auch zwischen Verzweigung und Wurzelbasis. Letzteres kann nur bei Wurzeln 0. Ord auftreten. Des Weiteren werden Achsen sowie Wurzeln 1. Ord in Verzweigungs- und Nichtverzweigungszonen eingeteilt, sofern Wurzeln der nächst höheren Ordnung schon vorhanden sind. Nach Pagès und Kervella (1990) wird zwischen *Verzweigungszone (VZ)* und *apikaler Nichtverzweigungszone (aNvZ)* unterschieden. Dies wird in der vorliegenden Arbeit zusätzlich durch eine *basale Nichtverzweigungszone (bNVZ)* (siehe Lungley, 1973 und Pagès 1989) ergänzt, da diese bei allen untersuchten Pflanzen beobachtet werden konnte (Abbildung 1b). Alle Systemebenen innerhalb des Wurzelsystems (z.B. Segment, VZ, Ordnung) werden unter dem Sammelbegriff *Wurzelkomponenten* zusammengefasst (Pagès, 2002).

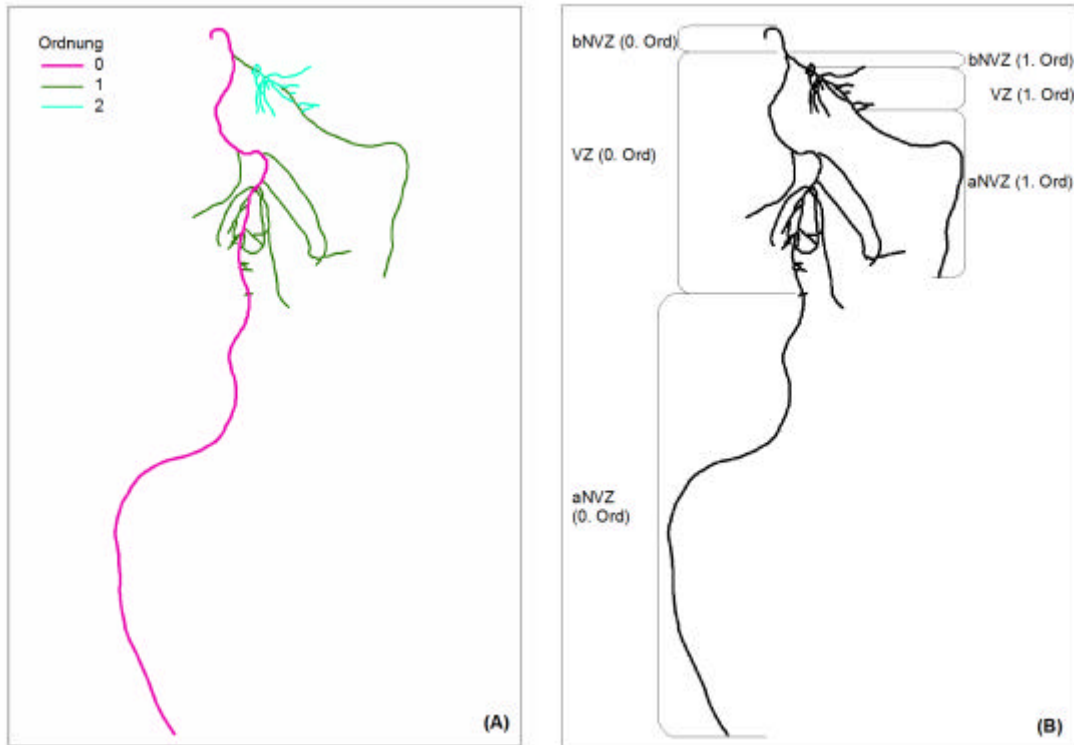


Abb. 1: a) Einteilung der Wurzelglieder einer Wurzel in die Ordnungen 0, 1, 2; b) Unterteilung der Achse und einer Wurzel 1. Ord in basale Nichtverzweigungszone (bNVZ), Verzweigungszone (VZ) und apikale Nichtverzweigungszone (aNvZ)

3. Wurzelsystem-Architektur und ihre Modellierung - ein Überblick

3.1. Einflussfaktoren der Wurzelsystem-Architektur

Ein Wurzelsystem besteht aus vielen Wurzelkomponenten, die sich in ihren Eigenschaften stark von einander unterscheiden. So weisen z.B. Wurzeln 0. Ordnung eine vorwiegend vertikale Wachstumsrichtung, ein verstärktes Längenwachstum und größere Wurzeldurchmesser im Gegensatz zu Seitenwurzeln höherer Ordnung auf. Diese wachsen stärker horizontal und machen den größten Teil der Wurzelsystemoberflächen aus (Waisel und Eshel, 2002).

Heterogenität ist aber nicht ausschließlich eine Funktion der Abstammung der Wurzelkomponenten, sondern ebenso eine Funktion der unterschiedlichen Einflussfaktoren, denen Wurzel unterliegen. Wurzelsysteme interagieren sehr stark mit ihrer Umwelt, dem Boden. Sie entwickeln sich und funktionieren in diesem Raum sehr hoher Variabilität (Nährstoffverteilung, Lagerungsdichte, usw) mit einer genetisch vordeterminierten Reaktionsbreite. Lokal reagieren die einzelnen Wurzelkomponenten - oder auf noch niedrigerer Ebene, die Wachstumsgewebe - auf die benachbarten Bodenkomponenten (Clausnitzer und Hopmans, 1994). Diese Interaktion bedingt die Plastizität von Wurzelsystemen und damit der Wurzelarchitektur.

Aber nicht nur exogene Beziehungen des Wurzelsystems sind von Bedeutung für die Wurzelarchitektur, sondern auch endogene (Pagès, 2002). Vor allem ist hier die Interaktion zwischen Spross und Wurzel zu nennen, die durch das Konzept des funktionalen Gleichgewichts beschrieben werden kann (van Noordwijk und Willing, 1987). Die These, dass die Assimilatverteilung das Wachstum und die Eigenschaften des Wurzelsystems beeinflusst, ist allgemein akzeptiert. So kann eine verminderte Allokation von Photosyntheseprodukten in das Wurzelsystem zu reduziertem Massenzuwachs und Gesamtlängenwachstum führen. Assimilatlimitierung hat aber auch einen direkten Einfluss auf einzelne Wurzelsystemkomponenten und deren Eigenschaften, wie Verzweigungs- und Wachstumsraten, und somit einen direkten Einfluss auf die Architektur des Wurzelsystems (Aguirrezabal et al. 1993). Die Kohlenstoffverteilung spielt ebenso eine wichtige Rolle bei den Interaktionen einzelner Wurzelkomponenten untereinander (Bidele 2000). Waisel und Eshel (2002) vermuten, dass die Kontrolle der Kohlenhydratpartitionierung zwischen den unterschiedlichen Komponenten eines Wurzelsystems durch die Kombination aus dem Abstand zwischen Senke und Quelle und

dem jeweiligen Verzweigungsniveau bedingt ist. Unterschiedliche Komponenten des Wurzelsystems weisen dabei aber auch einen unterschiedlich hohen Bedarf auf, der bei wachsenden Komponenten besonders hoch ist. Insgesamt wird durch diese exogenen und endogenen Interaktionen eine enorme Heterogenität der Wurzelkomponenten hervorgerufen, die von erheblicher Bedeutung für die Funktion von Wurzelsystemen ist und die es mit Hilfe der Analyse der Wurzelsystem-Architektur zu beschreiben gilt.

3.2. Modellierung der Wurzelsystem-Architektur

Das Grundprinzip von Modellen zur Beschreibung der Wurzelsystem-Architektur im Allgemeinen besteht darin, mit möglichst einfachen Regeln das Wurzelsystem und die ihm zu Grunde liegenden dynamischen Prozesse zu beschreiben. Dieser Ansatz resultiert aus der Beobachtung, dass ein Teil der Komplexität durch eine limitierte Anzahl an Wurzelkomponenten und dynamischen Prozessen, die viele Male in Raum und Zeit wiederholt werden und einige quantitative Unterschiede aufweisen, hervorgerufen wird. Die Plastizität des Wurzelsystems steht dieser klaren Organisation der grundsätzlichen Prozesse und der relativen Homogenität der Strukturkomponenten gegenüber (Pagès, 2002).

Die ersten Wurzelsystemmodelle wurden entwickelt, um eine Komponente der Wasser- und Nährstoffaufnahme abzubilden, und enthielten wenig Informationen über das Wurzelsystem als solches (Klepper und Rickman, 1990). Die Beschreibung des Wurzelsystemwachstums erfolgte zunächst über Parameter der vertikalen Penetration (Wurzeltiefe) bzw. der vertikalen Verteilung von Wurzellängen, meist über die Darstellung der Wurzellängendichte abgetragen gegen die Bodentiefe, also einem eindimensionalen Wurzellängendichten-Profil (Wang und Smith, 2004). Die Wurzellängendichte ist in Verbindung mit dem Wurzelsystem eine sehr aggregierte Größe, die neben anderen Nachteilen (z.B. hohe Abhängigkeit vom Boden, nicht immer proportional zur Aufnahmeaktivität (Klepper und Rickman, 1990)) die Wurzelsystementwicklung nicht darstellen kann (Pagès, 1999). Immer dann, wenn die Entwicklung des Wurzelsystems und die ihr zugrundeliegenden Prozesse (dargestellt durch Parameter wie z.B. Wachstumsrate, Wachstumsrichtung oder Verzweigungsparameter) beschrieben werden sollen, reichen statische oder stark aggregierte Parameter, wie Wurzeltiefe und Wurzellängendichte nicht aus und führen zu einer Übersimplifizierung (Pagès, 2002).

Gerade aber die zeitlichen und räumlichen Veränderungen der Wurzelarchitektur und ihrer Komponenten geben Aufschluss über die Funktionsweisen von Wurzelsystemen (siehe Kapitel 1). Nach Lynch (1995) ist die Wurzelsystem-Architektur das Resultat aus fünf verschiedenen Prozessen. Erstens das Längenwachstum einzelner Achsen, zweitens das Erscheinen von Seitenwurzeln an diesen Achsen, drittens die Richtung des Längenwachstums, viertens die Seneszenz von Wurzelgliedern und fünftens die Plastizität, also die Reaktionsbreite des Wurzelsystems oder auch der genannten Prozesse unter wechselnden Umweltbedingungen. Wird aber die Annahme zu Grunde gelegt, dass das zu untersuchende Pflanzenmaterial ausschließlich aus junge, in einem homogenen Medium gewachsenen Pflanzen besteht, so sind nach Pagès (2002) nur noch drei grundsätzliche Prozesse für die Entwicklung und das Wachstum des Wurzelsystems entscheidend. Erstens, die Entstehung (englisch *emission*), also die Bildung von Wurzeln 0. Ord; zweitens, die Verzweigung, womit die Produktion von lateralen Wurzeln höherer Ordnung gemeint ist und drittens, das axiale Wachstum, das zur Verlängerung schon vorhandener Wurzelglieder führt. Hierbei sind die Parameter der Wachstumsrichtung (z.B. Insertionswinkel, Geotropismusvektor) dem Längenwachstumsprozessen untergeordnet. Bei juvenilem Pflanzenmaterial muss der Prozess der Seneszenz sowie der Mortalität nicht mit berücksichtigt werden. Durch das Wachstum der Wurzeln in einem homogenem Medium, kann auch die Variabilität von Wurzelkomponenten zur Vereinfachung vernachlässigt werden, da die Umweltbedingungen, z.B. in einer Nährlösungskultur, für die Wurzeln relativ stabil sind.

Hackett und Rose (1972a), sowie Lungley (1973), waren laut Pagès (2002) die Ersten, die dynamische Architekturmodelle erstellten. Für die Beschreibung von interagierenden Mechanismen ist es nötig eine klare Hierarchie, also eine adäquate Einteilung des Wurzelsystems in Komponenten mit ähnlichen Eigenschaften, zugrunde zu legen. Hackett und Rose (1972a) unterteilten die Wurzelglieder ausschließlich in ihre Ordnungsklassen, was, laut Rose (1983), als Entwicklungsmodell zu bezeichnen ist. Spätere Autoren nahmen oft spezifischere Einteilungen der Wurzelglieder oder Segmente nach Ordnungen und nach - sie weiter auf eine homogenere Gruppe reduzierende - Eigenschaften, wie z.B. die (apikalen) Durchmesser, vor. Um eine dynamische Simulation durchzuführen, reicht es aber nicht aus nur Komponenten zu identifizieren. Es müssen darüber hinaus deren Verbindungen untereinander sowie die Prozesse, die zu Veränderungen der Komponenten und ihrer Beziehungen führen, in das Modell integriert werden (Pagès, 2002). Bei Hackett und Rose (1972a) waren dies die drei oben genannten Prozess (Bildung, Verzweigung und Längenwachstum), wobei jedoch die Integration von Parametern zur Beschreibung der Wachstumsrichtung ausblieb. Das Modell beschreibt quantitativ die Entwicklung eines

Wurzelsystems, aber erklärt die zugrunde liegenden Mechanismen nicht (Rose, 1983). Es geht von zeitlich konstantem und über das Wurzelsystem einheitlichem Wachstum der Ordnungsklassen aus (Hackett und Rose, 1972a). Das bedeutet z.B., dass die Berechnung des Längenwachstums nur über einen einzelnen Parameter pro Ordnung erfolgt (Pagès, 2002). Somit können Variationen zwischen den Wurzelgliedern einer Ordnung nicht simuliert werden. Ebenso werden alle Aspekte der Interaktion zwischen Wurzeln und Boden sowie zwischen Wurzeln und Spross ausgeklammert.

Es gibt zahlreiche Beispiele späterer dynamischer Modelle, die zumindest einigen Teilaspekte dieser Interaktionen integriert haben (siehe z.B. Bidet *et al.* 2000). Auf diese wird hier aber nicht weiter eingegangen. Auch die Darstellung der Dreidimensionalität des Wurzelsystems und deren dynamische Veränderung wird in neueren Modellen von z.B. Diggle (1988) sowie Pagès und Jourdan (1991) geleistet.

Das Modell von Hackett und Rose (1972a) ist ein reines Längenwachstums- und Verzweigungsmodell und kann zwar dynamische Prozesse der Wurzelsystementwicklung, aber nicht die gesamte Wurzelsystem-Architektur beschreiben. Jedoch sind die hier verwendeten Parameter, wie z.B. Längenwachstumsraten der Wurzelglieder, Verzweigungsdichten oder Entstehungszeitpunkte einzelner Wurzelordnungen meistens auch in dynamischen Wurzelsystem-Architektur-Modellen integriert. Somit können die Daten, die für das Modell nach Hackett und Rose (1972a) in der vorliegenden Arbeit zur Parametrisierung gedient haben, zum selben Zweck in das von Mitarbeitern des Institutes für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Abteilung Acker- und Pflanzenbau der CAU Kiel, integriert werden.

4. Material und Methoden

4.1. Versuchsanlage und praktische Durchführung

Der Versuch zur Untersuchung von Wurzelwachstum und -entwicklung der Sommergerste (*Hordeum vulgare* L.) wurde als Nährlösungsversuch in einem Gewächshaus der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel im Herbst 2005 durchgeführt.

4.1.1. Versuchskonzeption

Die Versuchsdauer betrug 21 Tage (20. September bis 11 Oktober 2005). Die Kultivierung der Sommergerstenpflanzen (Sorte Barke) erfolgte in drei Phasen: Quellen und Vorkeimen, Sandkultur und Nährlösungskultur. Die Einteilung der Kultivierung in drei Phasen wurde durchgeführt, um eine sichere Etablierung der Versuchspflanzen zu gewährleisten und um den Selektionsprozess des Pflanzenmaterials zu erleichtern. Zur guten Etablierung gehörte die Sicherstellung einer für den Keimprozess und das Wachstum der Keimlinge erforderlichen ausreichenden Wasser- sowie Sauerstoffversorgung, weshalb das Vorkeimen in Vorkeimboxen und das Wachstum der Keimlinge in Sand durchgeführt wurde. Tabelle 2 ist die zeitliche Abfolge dieser Versuchsphasen zu entnehmen.

Der Versuch wurde einzig durch den Faktor Probenahmetermin (T) variiert. Durch Gesamtpflanzenernte an 10 Terminen (T1-T10) wurde eine hohe zeitliche Auflösung der Datenerhebung gewährleistet. Bei je acht Wiederholungen (W) ergab sich ein Probenumfang von 80 Proben (1x10x8). Die hohe Anzahl an W war notwendig, da laut Böhm (1979) die Variabilität von jungen Getreidepflanzen - auch der ,die in Nährlösungskultur wachsen - sehr hoch sein kann. Der Versuch wurde in einer randomisierten Blockanlage angelegt.

Quellen und Vorkeimen

Das Saatgut stammte direkt vom Züchter und war mit einem üblichen Handelspräparat gebeizt. Ca. 600 Samen wurden am 20.09.05 über Nacht in einer 10mM CaSO₄-Lösung vorgequollen und danach in abgedunkelte Keimboxen überführt. Die Boxen waren mit s-förmig gefaltetem Cellulosepapier ausgelegt, um eine hohe

Kontaktfläche von Samen und Cellulosepapier herzustellen. Dieses wurde ebenfalls mit 10mM CaSO₄-Lösung ständig feucht gehalten. Am dritten Tag nach Aussaat (T1) wurden die Keimlinge nach gleicher Korngröße und Entwicklungsstand der Seminalwurzeln (je drei Wurzeln pro Keimling mit einer gemittelten Gesamtwurzellänge von 2.08cm) selektiert. Rund 100 Keimlinge des homogenen Pflanzenmaterials wurden weiterhin in Keimboxen kultiviert, während weitere 108 Pflanzen des selektierten Materials in die Sandkultur überführt wurden. Die in den Keimboxen verbliebenen Gerstenkeimlinge wurden ab dem dritten Tag nach Aussaat an Stelle von CaSO₄-Lösung mit einer im Vergleich zur Nährlösungskultur, 10fach niedriger konzentrierten Nährlösung versorgt (siehe Tabelle 1).

Sandkultur

Die Keimlinge wurden am dritten Tag nach Aussaat (T1) in die Sandkultur überführt. Der verwendete Quarzsand hatte eine Korngröße von 0.1 bis 0.4mm und wurde vor Versuchsbeginn bei 80°C 12 Stunden lang sterilisiert. Dieser Sand wurde in Aufzuchttröhen mit einer quadratischen Grundfläche (4cm Länge, 4cm Breite, 17cm Höhe = 272cm³) gefüllt. Je 54 Röhren wurden in zwei mit Schaumstoff ausgelegten Plastikboxen, deren Boden perforiert war, gestellt. Diese standen wiederum in flachen, mit Nährlösung gefüllten Wannen. So konnte eine Erhöhung der Lagerungsdichte des Sandes durch eine Bewässerung über die Bodenoberfläche vermieden werden. Vor dem Pflanzen der Gerstenkeimlinge wurde die Sandkultur über einen Zeitraum von 5 Stunden mit der 10fach niedriger konzentrierten Nährlösung (siehe Tabelle 1) getränkt. Das Pflanzen fand per Hand statt. Die Pflanztiefe der Keimlinge betrug 1.5cm.

Die Einstellungen der Klimasteuerung des Gewächshauses inklusive Beleuchtung werden im Abschnitt 4.1.2 beschrieben.

Am 10. Versuchstag (T4) wurden 48 der 108 Gerstenpflanzen in die Nährlösungskultur überführt. Hierzu wurden die Pflanzen vorsichtig aus den Aufzuchttröhen ausgespült und die Wurzeln vom Sand befreit. Die Selektion des Pflanzenmaterials für die Nährlösung erfolgte nach BBCH-Stadien (BBCH 11) und nach Anzahl der Wurzeln 0. Ord (im Mittel 6.6 Wurzeln).

Nährlosungskultur

Die Dauer der Nährlosungskultur betrug 11 Tage. Sie begann am 10. Tag nach Aussaat und endete am 21. Tag nach Aussaat (T4–T10). Insgesamt wurden 48 Gerstenpflanzen überführt. In acht Versuchsgefäßen befanden sich je sechs Gerstenpflanzen. Jedes Gefäß entsprach einer W (6x8=48). Zur Datenerhebung wurde zu jedem Erntetermin je eine Pflanze aus jedem Versuchsgefäß entfernt.

Die Versuchsgefäße bestanden aus einfachen Plastikcontainern mit abnehmbaren Deckeln. Die Gefäße hatten eine Breite von 28cm, eine Länge von 40cm und eine Höhe von 32,5cm. Da sie konisch zuliefen, ergab sich ein Fassungsvermögen von 27L. Der Einzelpflanze stand dadurch ein ausreichendes Volumen zur Verfügung, so dass sich die Wurzeln der Einzelpflanzen nicht zu sehr in einander verhakten, eine ausreichende Nährstoffversorgung der Pflanzen gewährleistet werden konnte und eine schnelle Erwärmung der Nährlosung vermieden wurde. Eine weitere Maßnahme Letzterem entgegen zu wirken, war eine zusätzliche Isolation der dunklen Versuchsgefäße mit Alufolie. Die Deckel wurden aus dem selben Grund weiß lackiert. In jeden Deckel wurden in regelmäßigen Abständen (siehe unten) Löcher gebohrt (Durchmesser ca. 4cm). In diese wurden Röhren gesteckt, in welche die zur Stabilisierung mit Schaumstoffstreifen umwickelten Pflanzen eingelassen wurden. Die Abstände zwischen den Pflanzen betragen in Längsrichtung 13cm und in Querrichtung 15cm. Dies entsprach einer Pflanzendichte von ca. 51Pfl./m². Die Versuchsgefäße wurden in einer Längsreihe auf Tischen (Länge 250cm, Breite 60cm, Höhe 60cm) im Gewächshaus angeordnet. Somit betrug die „Pflanzhöhe“ (über Bodenniveau) ca. 93cm.

Für eine ausreichende Sauerstoffversorgung der Pflanzen wurde die Nährlosungskultur belüftet. Das Belüftungssystem wurde mit einer Pumpe (23L/min) betrieben. Die Zuleitung bestand aus Gummischläuchen mit einem Innendurchmesser von 7mm. In jedes Gefäß wurden je zwei Glasröhren (Innendurchmesser ca. 4mm) bis auf den Boden eingeführt. Um eine gleichmäßige Luftzufuhr für alle Versuchspflanzen zu gewährleisten, wurden in die Zuleitung zu jedem Gefäß 5cm lange Kapillarröhren eingebaut.

Die Zusammensetzung der verwendeten Nährlosung ist Tabelle 1 zu entnehmen. Alle Chemikalien hatten pharmazeutischen Reinheitsgrad und wurden von der Firma Merck, Deutschland produziert. Die Versorgung der Pflanzen mit Nährlosung wurde

im diskontinuierlichen System betrieben. Von allen Nährstoffverbindungen wurden zunächst einzelne Stammlösungen hergestellt, deren Konzentration um den Faktor 1000 höher war, als die Konzentration der verwendeten Nährlösung. Hierzu wurden die Verbindungen der Hauptnährelemente in 1L destilliertem Wasser und die Verbindungen der Spurenelemente in 0.5L destilliertem Wasser gelöst. In einer Plastiktonne mit einem Fassungsvermögen von 220L wurde anschließend die eingesetzte Nährlösung unter Verwendung der Stammlösungen und destillierten Wasser hergestellt. Je 27L der Nährlösung wurde in die Versuchsgefäße gefüllt. Am 17. Tag nach Aussaat (07.10.2005) fand ein Nährlösungswechsel statt. Entsprechend einer Untersuchung von Hackett (1967), der ebenfalls einen Nährlösungsversuch mit Gerste durchführte, war die eingesetzte $\text{NO}_3\text{-N}$ -Konzentration optimal und führt somit weder zu Mangel noch zu Luxuskonsum.

Tab. 1: Nährstoffkonzentration der eingesetzten Nährlösung

Nährstoffe	Konzentration
KH_2PO_4	0,5mM
MgSO_4	1,2mM
CaCl_2	2mM
KNO_3	2mM
H_3BO_3	5 μM
MnSO_4	1 μM
ZnSO_4	1 μM
CuSO_4	0,2 μM
$(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$	0,01 μM
Fe-EDTA	15 μM

Sowohl vor und nach jedem Nährlösungswechsel als auch zu jedem Erntetermin wurden Nährlösungsproben zur Untersuchung des N-Gehalts und des pH-Wertes entnommen. Der N-Gehalt wurde mit einem U-3210 Spektrophotometer (Hitachi, Japan) gemessen. Im Mittel über die Erntetermine standen jeder Einzelpflanze 1.676g $\text{NO}_3\text{-N}$ zur Verfügung. Zu Beginn der Nährlösungskultur enthielt die Nährlösung im Mittel 1.726g $\text{NO}_3\text{-N}$ pro Gerstenpflanze. Am Tag des

Nährlösungswechsels wurde ein Minimum von 1.614g NO₃-N erreicht. Die mittleren Abweichungen über die Wiederholungen waren mit 0.04g NO₃-N pro Einzelpflanze marginal. Die pH-Werte wurden mit einem handelsüblichen pH-Meter ermittelt. Der mittlere pH-Wert über T und W lag bei 6.05. Die Schwankungen der Mittelwerte über die Zeit waren mit einem Minimum von 5.90 und einem Maximum von 6.20 nach Reiner (1984) und Mattsson et al. 1993 im Optimalbereich für Sommergerste. Auch die mittlere Abweichung von 0.15 der pH-Werte zwischen den W waren vernachlässigbar.

Zur besseren Veranschaulichung der Versuchsanlage sind in Abbildung A1 des Anhangs Fotos von allen drei Phasen (Vorkeimen und Quellen, Sandkultur und Nährlösungskultur) abgebildet.

4.1.2. Klimadaten

Alle Klimadaten wurden kontinuierlich über den gesamten Versuchszeitraum sekundlich gemessen und mit Hilfe des LI-1400 Data Logger (LI-COR, USA) als stündliche Mittelwerte aufgezeichnet. Die Sensoren waren mit Ausnahme des Nährlösungstemperatursensors auf Pflanzenhöhe angebracht.

Strahlungsdauer und -intensität

Als zusätzliche Lichtquelle zur natürlichen Sonneneinstrahlung standen im Gewächshaus SON-T AGRO Strahler (Philips, Belgien) zur Verfügung, die mit 400Watt Birnen (Philips, Belgien) ausgestattet waren. Die Lampen wurden in einer Höhe von ca. 100cm über den Gerstenpflanzen angebracht. Das tägliche Lichtintervall betrug 24h.

Die Strahlungswerte wurden mit Hilfe des Line Quantum Sensor LI-191SA (LI-COR, USA) gemessen. Dieser Sensor misst die photosynthetischaktive Photonenflussdichte (PPFD). Die mittlere Einstrahlung betrug 332.73µmol Photonen / (m² x sec). Die über den Tag gemittelte Strahlungsintensität unterlag während der gesamten Versuchsdauer keinen großen Schwankungen (Abbildung 2). Über den gesamten Versuchszeitraum wurde ein Minimum (nachts) von 256.63 und ein Maximum (mittags) von 725.17µmol Photonen / (m² x sec) gemessen.

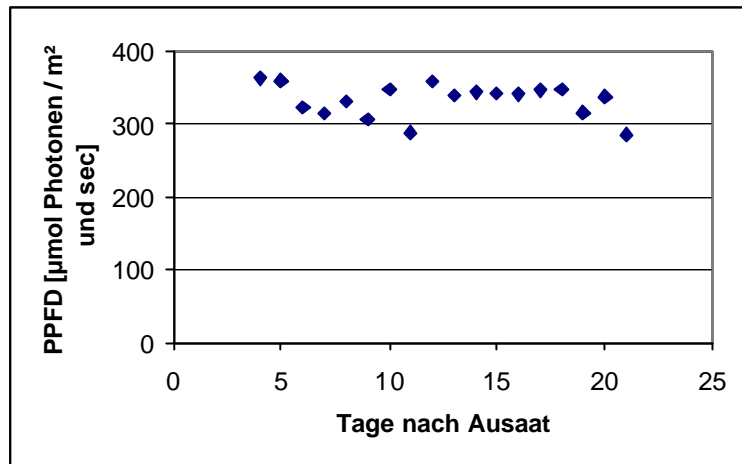


Abb. 2: Tägliche mittlere photosynthetischaktive Photonenflussdichte (PPFD) über die Versuchsdauer

Lufttemperatur und Luftfeuchte

Die automatische Temperaturregelungsanlage des Gewächshauses (Beschattung, Ventilatoren, Belüftung und Rohreizung) war auf 16°C tagsüber (16Std: 6°-22°Uhr) und auf 8°C nachts (8Std: 22°-6°Uhr) eingestellt. Der mit Hilfe des Kombifühlers Rotronic MP 103A (Rotronic Messgeräte GmbH, Deutschland) gemessene Temperaturverlauf ist in Abbildung 3 dargestellt. Die mittlere Lufttemperatur über die gesamte Versuchsdauer betrug 17.8 °C.

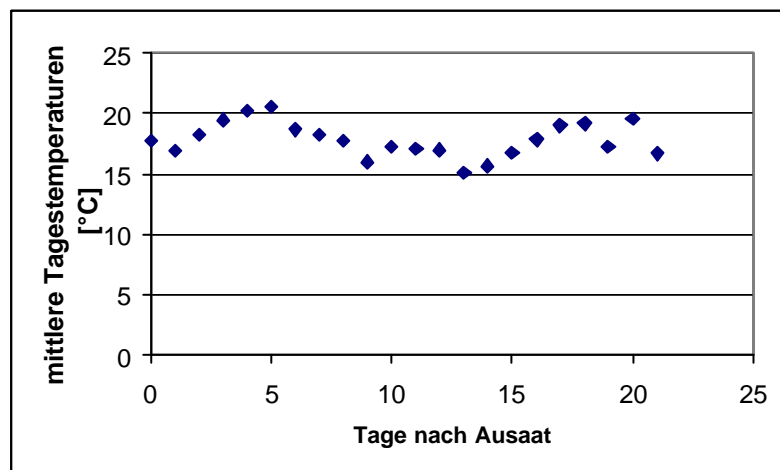


Abb. 3: Verlauf der Tagesmitteltemperaturen der Luft

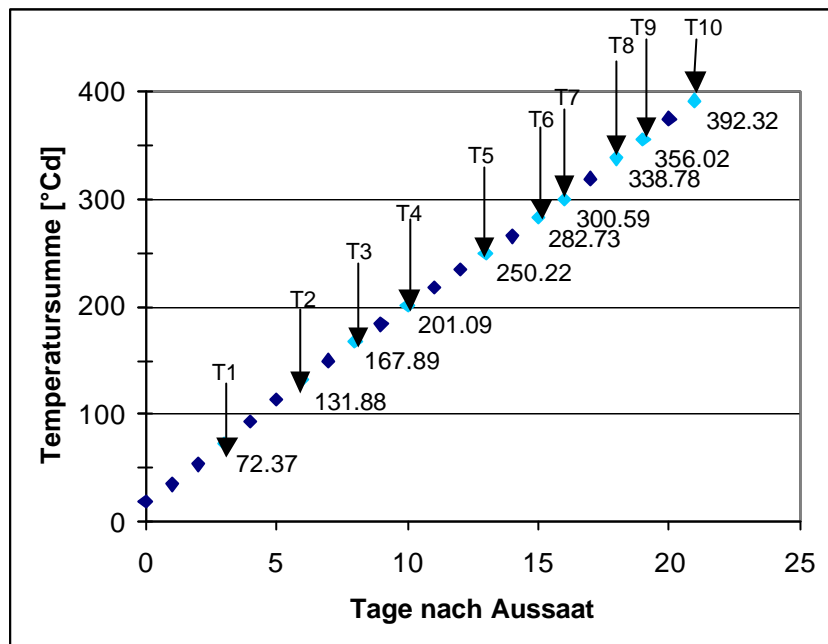


Abb. 4: Temperatursumme über die Versuchsdauer. Beschriftung der Datenpunkte: die zu dem jeweiligen Erntetermin (T) erreichte Temperatursumme in Gradtagen

In Abbildung 4 ist die Temperatursumme (TS) über den gesamten Versuchszeitraum dargestellt. Außerdem sind die zu den jeweiligen Ernteterminen erreichten TS abgetragen. Insgesamt wurde eine TS von 392.32 Gradtagen erreicht. Zur Berechnung der TS wurden wie bei Wahbi und Gregory (1995) eine Basistemperatur von 0°C zugrunde gelegt und die Tagesmitteltemperaturen aufsummiert.

Die Luftfeuchtigkeit wurde ebenfalls mit dem Rotronic MP 103A gemessen. Sie schwankte zwischen einem Minimum von 32.35% und einem Maximum von 81.56% relative Luftfeuchtigkeit. Im Mittel betrug die relative Luftfeuchtigkeit 63.88%.

Nährlösungstemperatur

Die Temperatur der Nährlösung wurde in einem der Versuchsgefäße mit dem LI-1400-103 Temperatursensor (LI-COR, USA) gemessen. Die Tagesmitteltemperatur der Nährlösung sank von Beginn der Nährlösungskultur (Tag 10 nach Aussaat) bis zum 14. Tag nach Aussaat linear von 20.85°C auf 18.40°C ab. Danach stieg sie wieder um ca. 2.5°C auf 20.97°C am Tag 16 an. Auf diesem Niveau blieb die Nährlösungstemperatur bis zum Versuchsende (21.71°C am 21. Tag nach Aussaat). Die mittlere Nährlösungstemperatur betrug 20.48°C. Insgesamt wurde während der

Dauer der Nährlösungskultur eine Nährlösungstemperatursumme von 245.97Gradtagen erreicht.

4.1.3. Probenahme

Die Probenahme erfolgte destruktiv. Bei den ersten drei Probenahmen wurde Material aus den Keimboxen statt, dass in seiner Wurzelentwicklung, wie visuelle Stichproben zeigten, mit dem in der Sandkultur gewachsenen, vergleichbar war. Zur vierte Ernte wurden Pflanzen aus der Sandkultur geerntet. Die letzten sechs der zehn Probenahmen erfolgten aus der Nährlösungskultur. Tabelle 2 zeigt eine Übersicht über den Versuchsablauf inklusive der Erntetermine. Die Ernten erfolgten in einer hohen zeitlichen Auflösung, um mit den hieraus gewonnenen Daten, das Wachstum der Gerstenwurzeln in der Jugendphase hinreichend darstellen zu können. Die Probenahmen fanden in einem etwa zweitägigen Rhythmus statt, wobei ab T5 im eineinhalbtägigen Abstand geerntet wurde.

Tab. 2: Übersicht über den zeitlichen Ablauf des Versuchs inklusive Probenahme; QV: Quellen und Vorkleimen, S: Sandkultur, NL: Nährlösungskultur

Datum	Tage nach Aussaat	Startzeitpunkt der Kulturformen	Probenahmetermin (T)	Kulturformen der geernteten Pflanzen
20.09.2005	0	QV		
23.09.2005	3	S	1	QV
26.09.2005	6		2	QV
28.09.2005	8		3	QV
30.09.2005	10	NL	4	S
03.10.2005	13		5	NL
05.10.2005	15		6	NL
06.10.2005	16		7	NL
08.10.2005	18		8	NL
09.10.2005	19		9	NL
11.10.2005	21		10	NL

Zu jedem Termin wurden acht Pflanzen geerntet. Zu den ersten vier T wurden je acht Pflanzen geerntet, die in ihrer Entwicklung untereinander homogen, aber auch im Vergleich zu den Pflanzen, die in die nächste Kulturform überführt wurden oder werden sollten, homogen waren. Bei den Ernten aus Nährlösungskultur wurde je eine Pflanze pro W zufällig geerntet.

4.2. Datenerhebung am Pflanzenmaterial

Um in oberirdisches und unterirdisches Pflanzenmaterial zu fraktionieren, wurden die geernteten Gerstenpflanzen kurz oberhalb des Samens zerschnitten. Von allen geernteten Wurzelsystemen wurden Digitalbilder erstellt. Das unterirdische Material wurde gescannt (siehe 4.2.1) und die Wurzelbilder zum einen mit Hilfe des Wurzelvermessungsprogramms WinRhizo 2003b Basic, Reg and Pro (Régent Instruments Inc., Kanada) und zum anderen mit dem Karten-Digitalisierungsprogramm MapScan (United Nations, USA) vektorisiert und dann mit ArcView 9.1., 2005 (ESRI, USA) analysiert.

4.2.1. Digitalisieren der Wurzel

Um die Qualität der Digitalbilder bezüglich des Kontrastes zu erhöhen, wurden die Wurzeln zunächst mit einer Eisen-Gallus-Tinte angefärbt. Die Färbezeit betrug 30min. Danach wurden die Proben 10min lang mit destilliertem Wasser gespült. Die Wurzeln 0. Ord wurden knapp unterhalb des Samens abgeschnitten. Die so vereinzelt Wurzelachsen wurden in mit destilliertem Wasser gefüllten, DIN A4 großen Glasschalen auf einen Scanner gelegt (Epson expression 1680 (Epson, Japan), der für die Anwendung umgebaut und kalibriert wurde (WinRhizo Mac STD 1600+ (Régent Instruments Inc., Kanada))). Mit Pinzetten wurden die Wurzeln so ausgebreitet, dass möglichst wenig Überlappungen und Aneinanderlagerungen entstanden, da dies die Hauptfehlerquelle bei der Längenmessung von Wurzeln ist (Bouma *et al.* 2000) und zudem bei komplexeren Wurzelsystemen eine Einteilung der Wurzel in ihre Ordnungen unmöglich macht. Das für die Digitalisierung verwendete Scannprogramm war PaintShop Pro 7 (Jasc Software Inc., Corel, Kanada). Die zwei für die Qualität der Bilder wichtigen, in der Twainschnittstelle vorgenommenen, Einstellungen sind nach Bouma *et al.* 2000) die Auflösung (400dpi) und der

Transformations-Schwellenwert (220). Der Transformations-Schwellenwert (engl. *transformation threshold*) ist die entscheidende Größe für die Zuordnung der einzelnen Pixel zu Hintergrund oder Vordergrund.

Mit Hilfe von Adobe Photoshop Elements (Adobe, USA) wurden die digitalen Graustufenbilder in Schwarzweißbilder umgewandelt.

4.2.2. Analyse der Wurzelbilder

WinRhizo 2003b

Zur Bestimmung aller mit WinRhizo 2003b gemessenen Wurzelmerkmale wurden Schwarzweißbilder verwendet, mit Ausnahme der Messungen der durchschnittlichen Wurzeldurchmesser und Segmentdurchmesser, die an Hand der Graustufenbilder durchgeführt wurden. Das Arbeiten mit Schwarzweißbildern wurde wegen dem Vorhandensein von Wurzelhaaren notwendig, die eine große Fehlerquelle bei Längen- und Verzweigungsmessungen darstellen können (Bouma, 2000). In

WinRhizo wurden folgende Analysewerkzeuge verwendet: „*Morphology Analysis*“, „*Developmental Analysis*“ und „*Link Analysis*“, inklusive „*Topology*“. Die sich daraus ergebenden Daten beschreiben Wurzelmerkmale auf Wurzelsystemebene, wie z.B. Gesamtwurzellänge oder durchschnittlicher Wurzeldurchmesser, auf Ordnungsebene, wie z.B. Gesamtlänge aller Segmente innerhalb einer Ordnung und auf Segmentebene, wie z.B. Längen und Durchmesser der einzelnen Segmente sowie deren Verknüpfung untereinander. Nähere Angaben über die Messungen und deren zugrundeliegenden Algorithmen sowie zu Erläuterungen der theoretischen Hintergründen siehe Règent instruments Inc. (2003).

Die so erhobenen Daten wurden jedoch nicht vollständig ausgewertet, u.a. wegen methodischer Probleme, da mit zunehmendem Alter und damit einhergehend zunehmender Komplexität der Wurzelsysteme (ab T6) eine ausreichende Güte der „*Link Analysis*“ und „*Developmental Analysis*“ nicht mehr gewährleistet war. Deshalb wurden die Scannbilder von T6–T8 zusätzlich mit der Software ArcView 9.1. ausgewertet. Die erhobenen Messgrößen einschließlich des jeweils dafür verwendeten Programms sind Tabelle 3 zu entnehmen.

Abbildung 5 zeigt ein Beispiel für die Analyse einer Wurzel eines 13 Tage alten Wurzelsystems mit WinRhizo 2003b. Grün eingefasst ist der Messbereich. Die mit 0 und 1 markierten Linien skizzieren exemplarisch die Zuordnung der einzelnen Segmente zu ihren Ordnungen.



Abb. 5: Analyse eines Schwarzweißbildes eines 13 Tage alten Sommergerstenwurzelsystems mit WinRhizo 2003b. 0: Wurzeln 0. Ord. 1: Seitenwurzeln 1. Ord

Analyse der Wurzelbilder mit MapScann und ArcView 9.1

Je vier W der Termine 6, 7 und 8 wurden zusätzlich zur Analyse mit WinRhizo 2003b mit Hilfe von MapScan und ArcView 9.1 ausgewertet. Die Schwarzweißbilder wurden in MapScan automatisch vektorisiert und dann in ArcView 9.1 weiter bearbeitet. Es wurde eine automatisierte Segmentlängenmessung vorgenommen und den einzelnen Segmenten manuell folgende Attribute zugeordnet: Ordnung, Identifikationsnummer des Elternsegments und die dazu gehörige Achse.

4.2.3. Gemessene und abgeleitete Pflanzenmerkmale

Neben der Erhebung von Merkmalen des Wurzelsystems wurden auch Merkmale des Sprosses und der Gesamtpflanze gemessen und abgeleitet. Im Folgenden wird

tabellarisch ein Überblick über alle Merkmale sowie über die Messmethodiken und die Messzeitpunkte gegeben (Tabelle 3). Die abgeleiteten Pflanzenmerkmale sind nur zum Teil in Tabelle 3 aufgeführt, denn alle Parameter, die in das Modell nach Hackett und Rose (1972a) eingehen, werden in Abschnitt 4.3. eingeführt und definiert. Merkmale bezüglich der räumlichen Wurzelverteilung wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht erhoben, da sich diese in einem Nährlösungsversuch nicht untersuchen lassen oder nur schwer auf das Wachstum von in festem, heterogenem Substrat gewachsenen Wurzeln übertragbar sind. Auch Parameter zur Beschreibung der dreidimensionalen Wurzelstruktur, wie Insertions- und Radialwinkel (siehe z.B. Pagès *et al.*, 1989), die zumindest bedingt in einem Nährlösungsversuch untersucht werden könnten, wurden nicht erhoben.

Tab. 3: Gemessene und abgeleitete Pflanzenmerkmale, zugrunde liegende Methodik und Zeitpunkte der Datenerhebung

Merkmal	Methodik	Zeitpunkte der Datenerhebung
<i>Wurzelsystem gemessen</i>		
Wurzeltrockenmasse [mg] **	Waage (handelsüblich)	T1 bis T10
Anzahl Wurzelglieder	WinRhizo und ArcView	T1 bis T8
Gesamtlänge der Ordnungen [cm]	WinRhizo und ArcView	T1 bis T8
Länge der Wurzelglieder [cm]	WinRhizo und ArcView	T1 bis T8
Länge der bNVZ**, VZ und aNVZ** [cm]	WinRhizo und ArcView	T1 bis T8
Segmentlänge [cm] **	WinRhizo und ArcView	T1 bis T8
Wurzeldurchmesser [mm] **	WinRhizo	T1 bis T10
<i>Wurzelsystem abgeleitet</i>		
Wurzellängenverhältnis [cm/mg]**		T1 bis T8
Wurzeltrockenmasse pro Wurzelspitze [mg/Wurzelspitze]**		T1 bis T8
Merkmal	Methodik	Zeitpunkte der Datenerhebung
<i>Spross gemessen</i>		

Sprosstrockenmasse [mg]**	Waage (handelsüblich)	T1 bis T8
Anzahl Blätter je Haupttrieb**	visuell	täglich
Sprossfläche [cm ²]**	Blattflächenmessgerät (LAI 2000)	T1 bis T10
Spross abgeleitet		
Phyllochron [°Cd]**		T1 bis T8
Sprossflächenverhältnis [cm ² /mg]**		T1 bis T8
Gesamtpflanze gemessen		
Entwicklungsstadien	visuell (nach BBCH-Skala)	täglich
Gesamtpflanze abgeleitet		
Gesamtpflanzentrockenmasse [mg]	Waage (handelsüblich)	T1 bis T10
Spross-Wurzel-Verhältnis [mg/mg]		T1 bis T10
Wurzellänge pro Blattfläche** [cm/mg]		T1 bis T8

„Zeitpunkte der Datenerhebung“ bezeichnet für die abgeleiteten Merkmale, die berücksichtigen Beprobungstermine, mit deren Daten die Berechnung durchgeführt wurde. Für die mit WinRhizo und ArcView erhobenen Merkmale gilt, dass die Auswertungen mit WinRhizo immer für T1-T5 und die Auswertungen mit ArcView immer für T6-T8 durchgeführt wurden. Ergebnisse zu alle Pflanzenmerkmale, die mit ** gekennzeichnet wurden, sind im Anhang wiedergegeben.

Für die ausschließlich im Anhang dargestellten Merkmale wird auf eine eingehende Beschreibung der Methodik der Datenerhebung verzichtet. Im Folgenden wird nur noch auf die Methodik der Trockenmassebestimmung eingegangen:

Trockenmassen

Die nach Spross und Wurzel getrennte Biomasse wurde bei 65°C 12 Stunden lang und danach noch einmal 48 Stunden bei 105°C getrocknet. Die Proben wurden mit einer handelsüblichen Laborwaage einzeln ausgewogen. Durch Summieren der Sprosstrockenmasse und der Wurzeltrockenmasse wurde die Gesamtpflanzentrockenmasse berechnet.

4.3. Modellbeschreibung

Zur Quantifizierung von Parametern, die zur Beschreibung des Wurzelsystem und seiner dynamischen Veränderungen in Hinblick auf Wurzelbildung, Verzweigung und Längenwachstum dienen, wurde ein einfaches Längenwachstums- und Verzweigungsmodell nach Hackett und Rose (1972a) leicht verändert und parametrisiert. Dieses Modell wird hier in seiner Struktur kurz vorgestellt. Genauere Erläuterungen zur Verwendung des Modells und zu seinen Vor- und Nachteilen werden im Abschnitt 5.2. gegeben. Die Modellberechnungen wurden in Microsoft Excel 2000 SR-1 Professional (Microsoft, USA) durchgeführt.

Das Modell in seiner Ursprungsform beschreibt das Längenwachstum und die Verzweigung einer seminalen Gerstenwurzel. Das zu Grunde liegende Konzept ist eine Unterteilung des Wurzelwachstums in drei Stadien der Entwicklung. Das erste Stadium wird als die Phase definiert, in der ausschließlich die Achse vorhanden ist, also noch keine Verzweigung stattgefunden hat. Das zweite Stadium beschreibt den Zustand, wenn Seitenwurzeln 1. Ord erschienen sind, also sowohl Achse, als auch Wurzeln 1. Ord vorhanden sind. Das dritte Stadium ist definiert als der Zeitraum, in dem die Achse, die Wurzeln 1. Ord und auch Seitenwurzeln 2. Ord vorhanden sind. Wurzeln 3. Ord werden in der hier vorliegenden Untersuchung vernachlässigt, da das vorhandene Pflanzenmaterial zur Studie dieser Ordnungsklasse nicht geeignet war.

Das Modell wurde unter der Annahme konzipiert, dass das Wurzelsystem gesund und unzerstört ist. Es wird angenommen, dass Seitenwurzeln stets akropetal entstehen. Die Raten des Längenwachstums und der Verzweigung jeder Ordnungsklasse werden in der Ursprungsform des Modells (Hackett und Rose, 1972) als einheitlich für die gesamte Wurzel und als konstant über die Zeit betrachtet. Diese Annahme wurde für die Beschreibung der Entwicklung der Wurzeln 0. Ord geändert (siehe Abschnitt 5.2.1.). Die Steuerung des Wurzelwachstums über die Zeit wurde in dieser Arbeit durch die Thermalzeit (TS) ersetzt.

Die Systemebene, für welche die Berechnungen des Modells durchgeführt werden, ist die Ebene der Wurzelglieder, die in Ordnungen unterteilt wurden. Hierbei wird jedoch nicht zwischen den einzelnen Wurzelgliedern einer Ordnung differenziert, d.h. die Prozesse denen die Wurzelglieder einer Ordnung unterliegen, werden immer mit denselben Parameterwerte berechnet. Das Ergebnis der Modellrechnung sind die Längen der Ordnungsklassen. Durch Umformung der Gleichungen, könnte auch die

Anzahl der Wurzelglieder pro Ordnung ausgegeben werden. In der hier verwendeten Modellversion werden wiederum die berechneten Längen der Achsen mit den dazu gehörigen Seitenwurzellängen zur Gesamtwurzelsystemlänge aufsummiert (siehe auch Rose 1983).

Zusammenfassend wurden an dem Modell von Hackett und Rose (1972a) im Rahmen der vorliegenden Arbeit folgende Änderungen vorgenommen: Erstens, die Berechnungen wurden für ein Gesamtwurzelsystems anstatt nur für einer Wurzel durchgeführt. Zweitens, die Zeit wurde durch die Thermalzeit ersetzt und drittens, die Bildungs- und Längenwachstumsfunktion für die Wurzeln 0. Ord wird nicht mehr als linear angenommen.

Im Folgenden werden die Symbole für die Variablen und Parameter, die bei der Modellanwendung in dieser Arbeit verwendet wurden, kurz beschrieben. Danach werden die mathematischen Gleichungen zunächst aufgeteilt für die drei Stadien der Entwicklung, dann für die gesamte Wurzel angegeben. Die genaue Beschreibung der zugrundeliegenden Rechenschritte des Modells ist Hackett und Rose (1972a) zu entnehmen.

Symbole

Die Bedeutung der Symbole ist der hier verwendeten Modellversion angepasst. Die Indizes a , f , und s beziehen sich auf Achse, Seitenwurzeln 1. Ord, Seitenwurzeln 2. Ord.

Berechnete Variablen

$n_{a, f, s}$ = Anzahl der Wurzelglieder der jeweiligen Ordnung
 N = gesamte Anzahl der Wurzelglieder des Wurzelsystems
 $L_{a, f, s}$ = Summierte Längen der Wurzelglieder [cm]
 L = Gesamtlänge aller Wurzelglieder der Wurzel bzw. des Wurzelsystems [cm]

Modellparameter

$v_{a, f, s}$ = Längenwachstumsrate der Wurzelglieder der jeweiligen Ordnung [cm/°Cd]
 $b_{a, f}$ = Längenwachstumsrate der VZ [cm/°Cd]
 $q_{f, s}$ = Verzweigungsdichte der Seitenwurzeln in der VZ [cm⁻¹]
 $TS1, TS2, usw.$ = Temperatursumme ab Aussaat [°Cd]

ts_a, ts_f, ts_s = Temperatursumme ab $TS = 0$ zu der die erste
Wurzel jeder Wurzelordnung erscheint.

TS steht für die Temperatursumme bezogen auf die gesamte Pflanze. In der hier vorliegenden Modellversion wurde TS durch TS_1, TS_2, TS_3 usw. (TS_x) ersetzt. Dies wurde durch die Erweiterung der Berechnungen auf ein Gesamtwurzelsystem an Stelle der Berechnung nur einer Wurzel notwendig. Hierbei wurde jeder Achse mit den assoziierten Seitenwurzeln eine individuelle Temperatursumme (TS_x) zugewiesen. TS_x ist demnach die Temperatursumme, der die Achse ausgesetzt war, also die Summe der Temperaturen vom Zeitpunkt des Entstehens der Achse bis zum Ende der Berechnung.

Wachstum einer Wurzel

Stadium 1

$$N = n_a = 1 \quad (1)$$

$$L = v_a (TS - ts_a) = L_a \quad (2)$$

Stadium 2

$$n_f = b_a q_f (TS - ts_f) \quad (3)$$

$$N = n_a + n_f$$

$$N = 1 + b_a q_f (TS - ts_f) @ b_a q_f (TS - ts_f) \quad (4)$$

$$L_f = n_f \times \frac{1}{2} v_f (TS - ts_f)$$

$$L_f = \frac{1}{2} b_a q_f v_f (TS - ts_f)^2$$

(5)

Wobei bei Hackett und Rose (1972a) durch den Term $\frac{1}{2} v_f (TS - ts_f)$ die Länge der mittleren Wurzel 1. Ord entlang der Achse beschrieben wird. In der vorliegenden Modellversion wurden diese Parameter über arithmetische Mittelwerte geschätzt, die Formel jedoch so beibehalten.

$$L = L_a + L_f$$

$$L = v_a (TS - ts_a) + \frac{1}{2} b_a q_f v_f (TS - ts_f)^2 \quad (6)$$

Stadium 3

$$n_s = b_a q_f (TS - ts_s) \times \frac{1}{2} b_f (TS - ts_s) \times q_s \quad (7)$$

Wobei n_s = (Anzahl an Wurzel 1. Ord die 2. Ord hervorbringen) x (Länge der VZ der mittleren Wurzel 1. Ord) x (Verzweigungsdichte der Wurzel 2. Ord), wobei im ersten Term von Gleichung 7 unterstellt wird, dass die Verzweigung bzw. Bildung von Wurzeln 2. Ord entlang der Achse mit einer gleich hohen Rate wie b_a voranschreitet.

$$n_s = \frac{1}{2} b_a q_f b_f q_s (TS-ts_s)^2 \quad (8)$$

$$N = n_a + n_f + n_s$$

$$N = 1 + b_a q_f (TS-ts_f) + \frac{1}{2} b_a q_f b_f q_s (TS-ts_s)^2 \quad (9)$$

In Analogie zur Herleitung von Gleichung (5) entspricht die Gesamtlänge aller Seitenwurzeln 2. Ord an den meisten basal verzweigten Wurzeln 1. Ord folgendem Term:

$$\frac{1}{2} b_f q_s v_s (TS-ts_s)^2 = \beta (TS-ts_s)^2$$

$$\text{mit } \beta = \frac{1}{2} b_f q_s v_s$$

Zur Berechnung von l_s als Summe über alle verzweigten Wurzeln 1. Ord wurde die Gleichung (10) über Umformung der Summe aller verzweigten Wurzeln 1. Ord entlang der Achse und Rückersetzen hergeleitet (hier nicht dargestellt).

$$\begin{aligned} l_s = & 1/6 b_a q_f b_f q_s v_s (TS-ts_s)^3 \\ & + \frac{1}{4} b_f q_s v_s (TS-ts_s)^2 \\ & + b_f q_s v_s (TS-ts_s)/12 b_a q_f \end{aligned} \quad (10)$$

Wobei der dritte Term aus Gleichung (10) nach Hackett und Rose (1972a) vernachlässigt werden kann, wenn $(TS-ts_s) > \text{ca. } 10^\circ\text{Cd}$.

$$L = l_a + l_f + l_s$$

$$\begin{aligned} L = & v_a (TS-ts_a) + \frac{1}{2} b_a q_f v_f (TS-ts_f)^2 \\ & + 1/6 b_a q_f b_f q_s v_s (TS-ts_s)^3 \\ & + \frac{1}{4} b_f q_s v_s (TS-ts_s)^2 \end{aligned} \quad (11)$$

Die hier angegebene Formel bezieht sich, wie bereits erwähnt, nur auf eine Wurzel. Um die Länge eines Gesamtwurzelsystems berechnen zu können, muss Gleichung (11) für alle Wurzeln einzeln berechnet und diese dann aufsummiert werden. Dann steht N und L nicht mehr für die Anzahl und Länge der einzelnen Wurzeln, sondern für das gesamte Wurzelsystem.

4.4. Statistik und weitere Berechnungen

Alle statistischen Kenngrößen wurden mit den Statistik-Werkzeugen in Microsoft Excel 2000 erhoben. Zur Beschreibung der Daten wurden arithmetische Mittelwerte und als Maß der Streuung Variationskoeffizienten berechnet. Mathematische Funktionen zur Beschreibung von Beziehungen zwischen Pflanzenmerkmalen und der TS sowie von Pflanzenmerkmalen untereinander wurden auf ihr Bestimmtheitsmaß (r^2) hin überprüft. Für die Beziehungen zwischen Trockenmassen sowie Achsenlängen und der TS wurden z.T. expolineare Funktionen an die Daten angepasst. Da die Anpassung einer expolinearen Funktion mit den in Excel 2000 zur Verfügung stehenden Statistik-Werkzeugen direkt nicht möglich ist, wurden die Parameter (Steigung des exponentiellen Teils (k_1) sowie des linearen Teils (k_2) sowie der Ausgangswert der exponentiellen Funktion (X_0)) über die Minimierung der Summe der Abweichungsquadrate von gemessenen zu geschätzten Werten berechnet.

Für das Modell nach Hackett und Rose (1972a) wurden zwei Parameter (v_f und v_s) modellintern geschätzt. Diese indirekte Anpassung innerhalb des Modells erfolgte über die Minimierung der Summe der gewichteten Abweichungsquadrate. Hierbei wurde die Wichtung durch Division der Abweichungsquadrate mit den Messwerten vorgenommen. Die Abbildungsgüte des Modells wurde ebenfalls mit Hilfe des Bestimmtheitsmaßes quantifiziert.

Auf Grund des alleinigen Faktors Erntetermin wurde auf weitergehende statistische Auswertungen, wie z.B. Varianzanalyse verzichtet.

Für Vergleiche zwischen den Parameterwerten, die Hackett und Rose (1972a) verwandten und denen, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit geschätzt wurden, wurden die Parameterwerte von Hackett und Rose (1972a) teilweise umgerechnet. Hierzu wurden die zeitbezogenen Werte unter der Annahme von einer durchschnittlichen Tagesmitteltemperatur von 20°Cd in thermalzeitbezogene Werte umgerechnet.

5. Ergebnisse und Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wird, auch wenn der Schwerpunkt auf der Parametrisierung des Modells nach Hackett und Rose liegt, die Spross-Wurzel-Interaktion in Form von Versuchsergebnissen zur Beschreibung der allgemeinen Entwicklung der Pflanzen skizziert. Außerdem wird teilweise auf Interaktionen innerhalb des Wurzelsystems, im Zusammenhang mit mögliche Erklärungsansätze der auftretenden Unterschieden zwischen den Wurzelkomponenten und ihren Eigenschaften (z.B. Längenwachstumsraten) eingegangen.

5.1. Entwicklung und Wachstums der Gesamtpflanzen

BBCH-Stadien und visuell beobachtete Entwicklung der Pflanzen

Die täglich aufgezeichneten BBCH-Stadien sind in Abbildung 6 dargestellt. Die hier abgebildeten Entwicklungsstadien galten als erreicht, wenn >50% aller Pflanzen den jeweiligen BBCH-Stadien zugeordnet werden konnten. Im Folgenden soll die pflanzliche Entwicklung an einigen Eckpunkten skizziert werden.

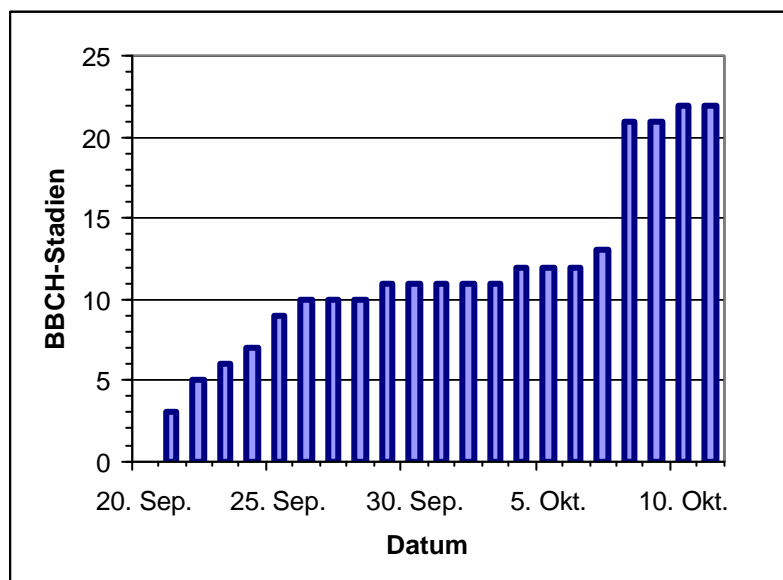


Abb. 6: Entwicklungsstadien der Versuchspflanzen, täglich ab Aussaat

Am 20. September wurden die Samen zum Quellen in eine CaSO_4 -Lösung gegeben. Zwei Tage später (22. September) trat die Keimwurzel aus den Samen aus (BBCH 05). Am dritten Tag nach Aussaat (Überführung in die Sandkultur) hatten alle Pflanzen, die selektiert wurden, drei Wurzeln 0. Ord ausgebildet. Drei Tage später (26. September) war BBCH 10 bei mehr als 70 Prozent der Pflanzen erreicht. Die Durchwurzelungstiefe der Pflanzen der Sandkultur betrug zu diesem Zeitpunkt ca. 4cm. Am 30. September (10 Tage nach Aussaat) wurden ausschließlich Pflanzen, die ein BBCH-Stadium von 11 erreicht hatten sowie eine ähnliche Wurzelentwicklung aufwiesen, in die Nährlösungskultur überführt. Die Entwicklung der Pflanzen in den Vorkeimboxen zeigte keine Unterschiede zu der der Pflanzen in der Sandkultur. Vierzehn Tage nach Aussaat, am 04. Oktober, wurde das 2Blatt-Stadium (BBCH 12) erreicht. Am 07. Oktober befanden sich die meisten Pflanzen im 3-Blattstadium (BBCH 13), einige jedoch begannen sich bereits zu bestocken (BBCH 21). Einen Tag später (T8) wiesen alle Pflanzen BBCH 21 auf. BBCH 22 war am 09. Oktober bei über der Hälfte der Pflanzen erreicht. Am 10. Oktober (21 Tage nach Aussaat) wurden die letzten Pflanzen geerntet. 75% von ihnen befanden sich in BBCH 22. Während des gesamten Versuchszeitraums zeigten die Pflanzen keine Krankheits- oder Mangelerscheinungen.

Gesamtrockenmasse der Pflanze

Für die Bestimmung der Trockenmassebildung der Gesamtpflanze wurden Daten aller 10 Erntetermine verwendet. Zur Darstellung der Trockenmassebildung wurden die Trockenmassen der Versuchspflanzen mit den Temperatursummen in Beziehung gesetzt (Abbildung 7). Zur mathematischen Beschreibung wurde eine expolineare Funktion an die Daten angepasst. K_1 wurde hierbei auf $0.017^\circ\text{Cd}^{-1}$ und W_0 auf 0.36mg geschätzt. Der Übergang des Wachstums in die lineare Phase (T_{Scrit}) lag bei 360°Cd . K_2 wurde auf $2.89\text{mg}/^\circ\text{Cd}$ geschätzt. Zu T10 wurde eine durchschnittliche Gesamtrockenmasse von 275mg erreicht. Dieser Wert liegt ca. 100mg über der Trockenmasse, welche die Gerstenpflanzen nach 21 Tagen in einem Bodenkulturversuch ohne zusätzliche Beleuchtung von Anderson-Taylor und Marshall (1983) erreichten. Diese Abweichung kann über die unterschiedlichen Umweltbedingungen, wie Wachstumsmedium und Strahlung, aber auch über Sortenunterschiede erklärt werden.

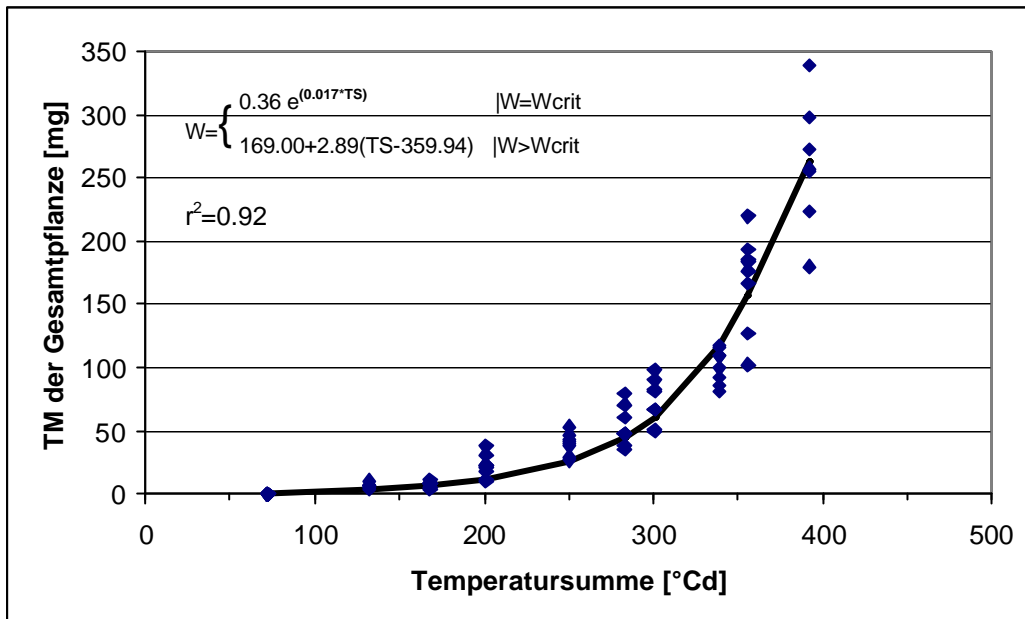


Abb. 7: Beziehung zwischen den gemessenen und berechneten Trockenmasse (TM) der Gesamtpflanze und der Temperatursumme

Üblicherweise wird der Übergang zwischen exponentiellem Massenwachstum zu linearem in den Pflanzenbauwissenschaften mit dem Bestandesschluss und somit mit der einsetzenden Konkurrenz der Pflanzen vor allem um Licht (siehe Loomis und Connor, 1996) begründet. Im Nährlösungsversuch fand auf Grund der geringen Pflanzdichte kein Bestandesschluss statt. Darüber hinaus kann davon ausgegangen werden, dass es unter den Versuchspflanzen keine Konkurrenz um weitere Wachstumsfaktoren wie Wasser und Nährstoffe gab. Es wird dennoch vermutet, dass die Annahme einer expolinearen Funktion, nicht nur auf Grund der besseren Anpassung an die Daten ($r^2 = 0.92$) im Vergleich z.B. zu einer exponentiellen Funktion ($r^2 = 0.83$) vertretbar ist, sondern auch physiologisch begründet werden kann. Grund für das Einsetzen der linearen Wachstumsphase könnte eine Abnahme der mittleren Strahlungsaufnahme pro Flächeneinheit durch Beschattung der unteren durch die oberen Blätter einer Pflanze sein. Zeitlich fällt der Übergang der pflanzlichen Entwicklung in die Bestockungsphase relativ genau mit dem angenommenen Wechsel zwischen exponentiellen und linearen Wachstum ($T_{scrit} = 359.94^\circ\text{Cd}$) zusammen. Der Eintritt in die Bestockungsphase skizziert den Übergang in die C-autotrophe Ernährung der Pflanze. Gleichzeitig erfolgt einhergehend mit der Änderung der Spross- auch eine Änderung der Wurzelsystem-Architektur, da Seitentriebe und Nodalwurzeln parallel ausgebildet werden. Somit erhöht sich die Spross- und Wurzelbildungsrate, was aber

nicht direkt eine Erhöhung der photosynthetischaktive Fläche zur Folge hat. Es entstehen mehr Senken (Wurzeln und junge Blätter – hohe respiratorische Aktivität), aber nicht zeitgleich mehr Quellen zur Assimilatgewinnung (siehe Baeumer, 1992). Insgesamt verschlechtert sich also die C-Bilanz der Gesamtpflanze, was den Rückgang des Biomassezuwachses (linearer Kurvenverlauf) erklären könnte.

Die Gesamttrockenmassezunahme teilte sich, in dem Nährlösungsversuch zu der hier vorliegenden Arbeit, wie folgt auf Spross und Wurzel auf (nicht dargestellt): An T1 waren ausschließlich Wurzeln (0.34mg im Mittel über W) und noch keine oberirdischen Organe gebildet. Diese traten erst zu T2 auf. An T4 war die mittlere Trockenmasse des Sprosses (14.16mg) erstmals höher als die des Wurzelsystems (8.27mg). Zu T10 hatte der Spross eine Trockenmasse von knapp 193mg erreicht, während die Wurzeltrockenmasse noch bei ca. 82mg lag. Anderson-Taylor und Marshall (1983) wiesen eine relative Unausgewogenheit zwischen Spross und Wurzel in einem Versuch mit ^{14}C -Kohlenstoff für Sommergerste nach und erklärten diese über die geringe Kohlenstoffallokation vom Spross in das Wurzelsystem. Tahler und Pagès (1998) stellten fest, dass das Wurzelwachstum in der Phase des Sprosswachstums reduziert wurde und legten für ihr Pflanzenwachstumsmodell eine Hierarchie der Zuteilung von Kohlenhydraten zu den einzelnen Pflanzenorganen fest. Hierbei sind die erst versorgten Senken das Längenwachstum des Blattes, das Stängelwachstum und danach erst das Längenwachstum der Wurzeln.

Spross-Wurzelverhältnis – Allometrie

Das Spross-Wurzelverhältnis, hier dargestellt, indem die logarithmierten Trockenmassen des Sprosses gegen die des Wurzelsystem abgetragen wurden, (Abbildung 8) war konstant. Dies bedeutet, dass die relativen Wachstumsraten der beiden Größen sich zueinander gleich bzw. konstant verhielten. Zu Beginn des Wachstums lagen die meisten Messwerte unterhalb, gleich daran anschließend über der lineare Regression. Dies ist bedingt durch das frühere Wachstum der Wurzeln (T1, kein Spross vorhanden) und das direkt daran anschließend verstärkte Sprosswachstum. In dieser sehr frühen Phase des Wachstums ist das Verhältnis der relativen Wachstumsraten der ober- und unterirdischen Pflanzenmasse nicht konstant, daran schließt sich aber ein stabiles Verhältnis an. Die Höhe der Steigung der durch linearen Regression an die Daten angepassten Grade betrug 1.255. Das Spross-Wurzelverhältnis von Gerstenpflanzen derselben Sorte, die ebenfalls unter ähnlichen

kontrollierten Bedingungen im Gewächshaus, allerdings in Bodenkultur, wuchsen (Kohl, unveröffentlicht) betrug 1.207.

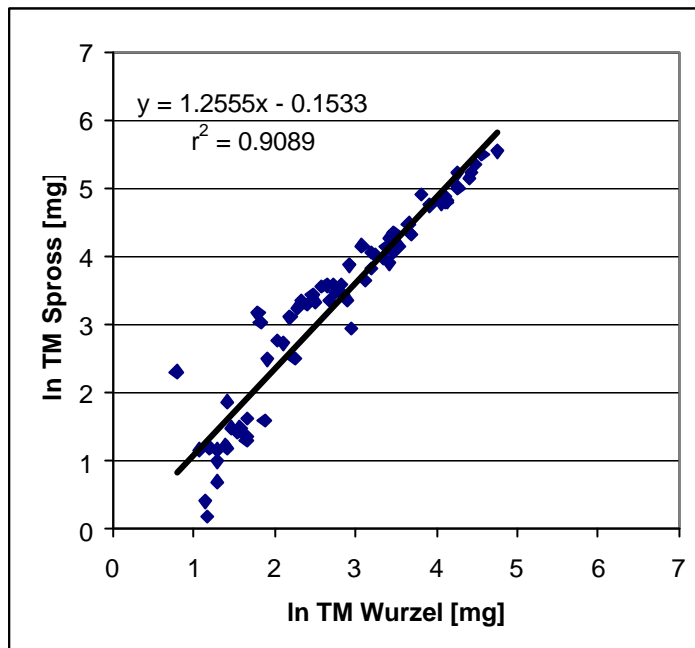


Abb. 8: Beziehung zwischen logarithmierter Spross-Trockenmasse und Wurzel-Trockenmasse

Dies deutet darauf hin, dass auch bei veränderten Umweltbedingungen (Wachstumsmedium) das Verhältnis zwischen Spross und Wurzel gleich bleibt. Allerdings ist darauf hinzuweisen, dass diese Aussage sich ausschließlich auf die aggregierten Parameter Trockenmasse des Sprosses und der Wurzel bezieht. Unterschiedliche, durch das Wachstumsmedium bedingte Reaktionen der Pflanzen in Form von veränderten Beziehungen anderer Spross- und Wurzelparameter oder Spross- und Wurzelkomponenten sind deshalb nicht auszuschließen. So fanden Wahbi und Gregory (1989) beim Vergleich von jungen Gerstenpflanzen, die in Perlit- oder Nährlösungskultur wuchsen, ein verändertes Verhältnis zwischen Gesamtwurzellänge pro Pflanze und Sprossfläche. Die in Nährlösungskultur gewachsenen Pflanzen wiesen einen niedrigeren Anstieg der Wurzellänge pro Einheit Sprossfläche auf, als die in Perlitkultur gewachsenen Pflanzen. Das Verhältnis zwischen Gesamtwurzellänge und Sprossfläche für die Gerstenpflanzen des im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Nährlösungsversuchs ist dem Anhang (Abbildung A16) zu entnehmen.

5.2. Wachstum und Entwicklung des Wurzelsystems

5.2.1. Bildung, Verzweigung und Längenwachstum der Wurzel – Ergebnisse und Modellparametrisierung

Im Folgenden werden die drei grundsätzlich wichtigen Prozesse, für die Entwicklung von jungen, in homogenem Medium wachsenden Wurzeln in Form von Versuchsergebnissen zum Längenwachstum, zur Bildung und zur Verzweigung der Wurzelglieder sowie deren Ordnung vorgestellt, und so fern möglich im Kontext der Literatur diskutiert. Weiterhin werden die Vorgehensweise bei der Parametrisierung des Längenwachstums- und Verzweigungsmodells nach Hackett und Rose (1972a) erläutert und die Parameter im Kontext vergleichender Beispiele diskutiert. Die Abbildungsgüte des Modells wird durch einen Vergleich der gemessenen Daten mit den simulierten Werten dargestellt.

5.2.1.1. Bildung und Verzweigung der Wurzeln

Zunächst werden einige Ergebnisse zur Anzahl der Wurzelglieder unterschiedlicher Ordnungen, sowie deren beobachteten Bildungszeitpunkten vorgestellt. In den beiden anschließenden Abschnitten wird auf die Erhebung der Parameter zur Wurzelbildung und -verzweigung eingegangen.

Beobachtete Bildungszeitpunkte und Anzahl gebildeter Wurzeln

Die Anzahl an Wurzelgliedern der unterschiedlichen Ordnungen, die in Abbildung 9 dargestellt ist, sind die zu den einzelnen Probenahmeterminen (T1-T8) errechneten Mittelwerte. Hieraus lassen sich die beobachteten Entstehungszeitpunkte ablesen. Bis einschließlich T3 waren nur Wurzeln 0. Ord entstanden. An T4 waren Seitenwurzeln 1. und an T5 bereits Seitenwurzeln 2. Ord gebildet. Ähnliche Zeiträume der Entstehung von Wurzeln fand Hackett (1969). In seinem Nährlösungsversuch waren nach einer Woche ausschließlich Wurzeln 0. Ord gewachsen. Eine Woche später hatten sich Wurzeln 1. Ord gebildet. In einem anderen Versuch (May *et al.* 1967) wurde die Bildung von Wurzeln 1. Ord nach ca. 120°Cd, von Wurzeln 2. Ord nach ca. 220°Cd sowie von Wurzeln 3. Ord nach ca. 340°Cd beobachtet. Diese Bildungszeitpunkte liegen deutlich früher als die hier vorgestellten Daten (rund 50 bzw. 30 Gradtage). Wurzeln 3. Ord traten in dem hier durchgeführten Nährlösungsversuch gar nicht auf.

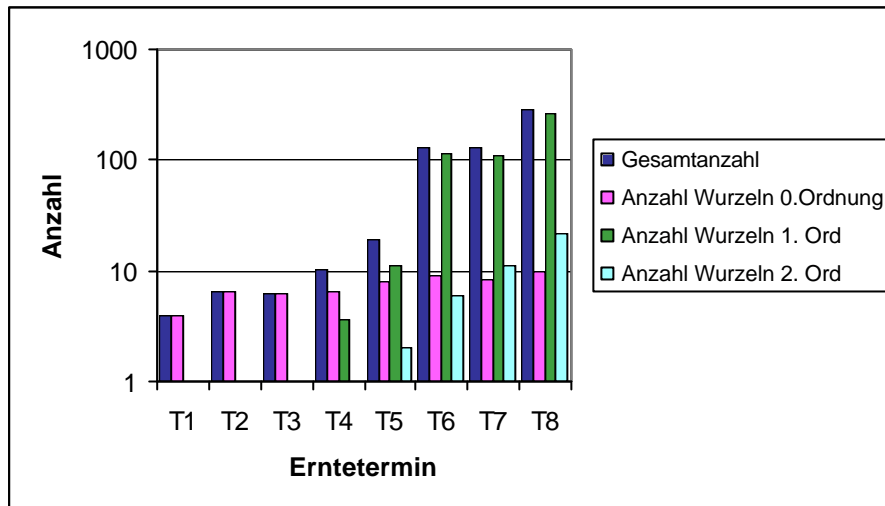


Abb. 9: Anzahl der Wurzelglieder des Gesamtwurzelsystems und der unterschiedlichen Ordnungen zu den einzelnen Ernteterminen. T1=72.37°Cd, T2=131.88°Cd, T3=167.89°Cd, T4=201.09°Cd, T5=250.22°Cd, T6=282.73°Cd, T7=300.59°Cd, T8=338.78°Cd. Ordinate logarithmisch skaliert

Neben den Entstehungszeitpunkten der Ordnungen sind Abbildung 9 auch die Anzahl ihrer Wurzelglieder zu entnehmen. Nach 72.37 °Cd (T1) waren bereits 4 Wurzeln 0. Ord gebildet. Zwischen T2 und T3 stagnierte die Bildung von Wurzeln dieser Ordnung (rund 6 Wurzelglieder). In einem Versuch von Wahbi und Gregory (1995) zur Entwicklung junger Gerstenpflanzen in Nährlösung zeigte sich bei etwa 155°Cd (hier zwischen T2 und T3 erreicht) ebenfalls ein Plateau in der Bildung von Wurzeln 0. Ord. Zu dem Zeitpunkt waren in dem von Wahbi und Gregory (1995) durchgeführten Versuch ebenso 6 Wurzeln 0. Ord gebildet. In dem im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Versuch erhöhte sich nach T3 die Anzahl der Wurzel 0. Ord zwischen jedem Erntetermin, außer zwischen T6 und T7 um je ein Wurzelglied. Zu T8 bestand das Wurzelsystem einer Pflanze durchschnittlich aus 10 Achsen. Am Tag des Versuchsendes (T10) waren rund 13 Wurzeln 0. Ord gebildet (Daten von T9-T10 sind nicht dargestellt). Dieser Wert liegt am oberen Rand einer von Wahbi und Gregory (1989) an unterschiedlichen Gerstengenotypen beobachteten Spanne von 6.4 bis 13 Wurzel 0. Ord (nach 25 Tagen). Außerdem untersuchten Wahbi und Gregory (1989) den Einfluss von Wachstumsmedium auf die Wurzelentwicklung. Dabei zeigte sich, dass Pflanzen, die in Nährlösung wachsen, meist mehr Wurzeln 0. Ord ausbilden als Pflanzen in Bodenkultur.

Die Bildung von Wurzeln 1. Ord setzte zwischen T3 und T4 ein. Zu T4 waren rund 4 Wurzeln dieser Ordnung pro Pflanze vorhanden. Zu T5 war die Anzahl Wurzelgliedern der 1. Ord mit ca. 11 erstmalig höher als die der 0. Ord. Die durchschnittliche Anzahl an Wurzeln 1. Ord zu T6 betrug rund 116 Wurzelglieder und blieb auch an T7 auf diesem Niveau. Bis zu T8 fand mehr als eine Verdoppelung der Wurzeln 1. Ord auf 266 statt.

Ab T5 konnte das Auftreten von Wurzel 2. Ord festgestellt werden (durchschnittlich 2). Ab T6 verdoppelte sich die Anzahl der Seitenwurzeln 2. Ord, von 6 (T6) auf 11 (T7) und zu T8 auf 22 Wurzelglieder pro Pflanze. stellte bei Gerstenpflanzen, die ebenso in Nährlösungskultur wuchsen, nach 16 Tagen eine durchschnittliche Anzahl von ca. 87 Seitenwurzeln 2. Ord pro Seminalwurzel fest. Im Vergleich zu den Werten aus dem, der vorliegenden Arbeit zugrundeliegenden, Versuch ist dieser Wert von Hackett (1971) als höher einzustufen, da nur eine Achse untersucht wurde. Wahbi und Gregory (1989) fanden einen deutlichen Zusammenhang zwischen Wachstumsmedium und Anzahl Wurzeln 2. Ord. Diese war in Nährlösungskultur wesentlich geringer als im Vergleich zu in Perlit gewachsenen Pflanzen. Das Wachstumsmedium beeinflusste im Übrigen auch das Entstehen der Wurzeln 3. Ord in ähnlicher Art wie das der Wurzeln 2. Ord. Dies könnte das Nichtvorhandensein von Wurzel 3. Ord zu Versuchsende in dem, für diese Arbeit durchgeführten, Nährlösungsversuch erklären.

In Tabelle 4 sind die Variationskoeffizienten der Anzahlen der Wurzelglieder der verschiedenen Ordnungen aufgeführt. Innerhalb der Ordnungen ist keine gerichtete Veränderung der Höhe des Variationskoeffizienten über die Zunahme der TS zu erkennen. Jedoch zeigten sich ein Trend über die Ordnungen: je höher die Ordnung, desto höher die Variationskoeffizienten. Die Streuung der Wurzeln 0. Ord variierte zwischen rund 37 und 12%. In dem schon erwähnten Versuch von Wahbi und Gregory wurden Streuungen zwischen 43 und 51% für mehrere Sorten bezüglich der Anzahl der Wurzeln 0. Ord festgestellt. Der maximale Variationskoeffizient der Wurzeln 1. Ord lag mit 88% höher als jener der 0.Ord. Auch das Minimum (30%) war höher als das der Wurzeln 0. Ord. Die Variationskoeffizienten der Wurzeln 2. Ord lag zwischen 47 und 90%.

Tab. 4: Variationskoeffizienten [%] der Anzahl an Wurzelgliedern einzelner Erntetermine unterteilt in Gesamtwurzelsystem, 0. Ord, 1. Ord, 2. Ord

Erntetermin	0. Ord	1. Ord	2. Ord	Gesamt-
-------------	--------	--------	--------	---------

				wurzelsystem
T1	25.57			25.57
T2	11.63			11.63
T3	16.18			16.18
T4	21.25	88.40		36.41
T5	10.27	53.16		31.49
T6	36.61	86.79	47.14	80.48
T7	16.64	29.70	80.94	30.08
T8	16.04	37.03	90.00	32.92

Bildung der Wurzel 0. Ord

Um die Bildung der Wurzeln 0. Ord im Modell beschreiben zu können, muss der Bildungszeitpunkt (ts_a) der Wurzelglieder bekannt sein. Dieser wurde in der verwendeten Modellversion mit Hilfe eines Temperatursummenintervalls berechnet. Dieses Intervall beschreibt also die TS, die zwischen dem ersten Erscheinen einer Wurzel 0. Ord und dem Erscheinen der jeweils darauffolgenden Wurzeln 0. Ord liegt.

Zur Ableitung von ts_a der jeweiligen Achsen wurden zunächst die mittleren Längen der ersten acht Achsen einzeln über die TS abgetragen (nicht dargestellt). Durch jeweils die ersten vier Datenpunkte (T1-T4) wurde eine Gerade mittels lineare Regression gelegt. Als die jeweilige ts_a der einzelnen Achse wurde der Schnittpunkt der Geraden der Regression mit der Abszisse angenommen und berechnet. Um nun eine Funktion zur allgemeinen Beschreibung der Bildung der Wurzel 0. Ord zu ermitteln, also das Temperatursummenintervall ableiten zu können, wurde die Anzahl der Achsen über die jeweilig berechnete TS abgetragen und an diese Daten eine Funktion angepasst (Abbildung 10).

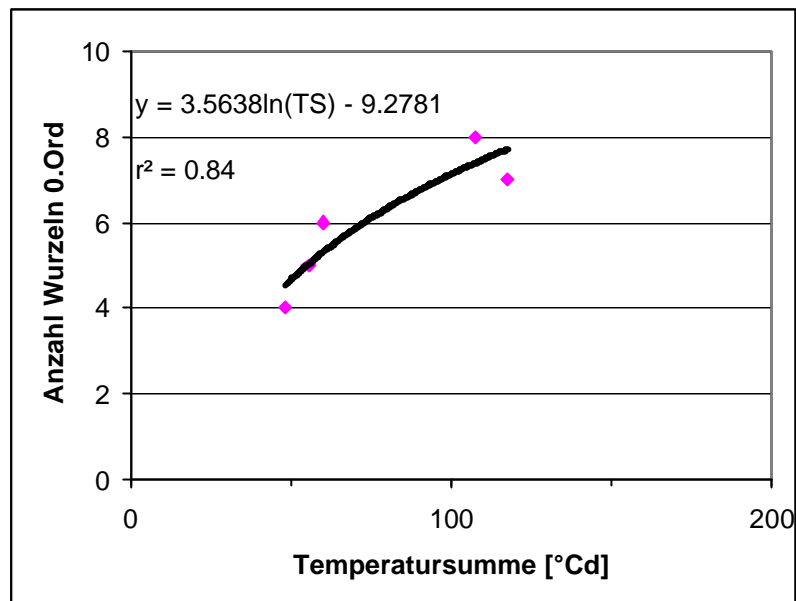


Abb. 10: Beziehung zwischen der Anzahl an Wurzeln 0. Ord und der Temperatursumme

Die so hergeleitete logarithmische Bildungsfunktion wurde im Modell zur Berechnung des jeweiligen Entstehungszeitpunktes der einzelnen Wurzeln 0. Ord verwendet. Somit berechnet das Modell das Wachstum der einzelnen Achsen und damit einhergehend auch der mit ihnen assoziierten Seitenwurzeln über eine individuelle TS. Die Berechnung des Wachstums der Achse und der dazu gehörigen Seitenwurzeln startet erst zum Zeitpunkt der Bildung der jeweiligen Achse. In dem Modell nach Hackett und Rose (1972a) in seiner Ursprungsform wurde über die Bildung von Wurzeln 0. Ord keine Annahme getroffen, da es sich nur auf eine Wurzel, also eine Achse mit den dazu gehörigen Seitenwurzeln, bezog. May *et al.* (1966) beobachteten in den ersten Tagen einen schnellen Anstieg der Wurzeln 0. Ord an in Perlit wachsenden Gerstenpflanzen. Nach drei Tagen waren bereits sechs Wurzeln 0. Ord gebildet, doch bis einschließlich des 9. Versuchstages kamen keine weiteren hinzu. Pagès *et al.* (1989) verwendet allerdings für die Simulation der Bildung von Wurzeln 0. Ord von Mais eine lineare Funktion. Die Annahme einer logarithmischen und einer linearen Bildungsfunktion müssen sich nicht zwangsläufig gegenseitig ausschließen. Hier könnte neben möglichen Unterschieden zwischen den untersuchten bzw. modellierten Pflanzenarten auch der zu modellierende Zeitraum und die zeitliche Auflösung eine wichtige Rolle spielen. Eine mögliche These ist, dass die Bildung von Wurzeln 0. Ord zu Beginn der pflanzlichen Entwicklung innerhalb eines sehr kurzen Zeitfensters einen eher logarithmischen Verlauf und daran anschließend einen linearen Verlauf hat. Die rasche

Bildung der Seminalwurzeln, wie von May *et al.* (1967) vermutet und die daran anschließende langsamer, vermutlich linear verlaufende Bildung der Nodalwurzeln (Wahbi und Gregory, 1995), könnten den skizzierten Kurvenverlauf physiologisch begründen.

Verzweigung – Bildung der Wurzeln 1. und 2. Ord

Der Prozess der Verzweigung beschreibt die Entstehung von Seitenwurzeln innerhalb einer VZ. In dem hier durchgeführten Versuch wurden lediglich Seitenwurzeln 1. und 2. Ord gebildet. In die Beschreibung des Verzweigungsprozesses gehen mehrere Faktoren ein. Neben den Zeitpunkten der ersten Entstehung von Wurzel 1. und 2. Ord (ts_f , ts_s) gehen auch noch die Wachstumsraten der VZ der Wurzel 0. und 1. Ord (b_a , b_f) sowie die Dichten der Verzweigung der 1. und 2. Ord (q_f , q_s) ein.

Ts_f und ts_s wurden direkt aus den Daten geschätzt. Der Bildungszeitpunkt der Wurzeln 1. Ord wurde aus der Beziehung zwischen mittlerer Wurzelgliedlänge (1. Ord) der ersten acht Erntetermine und der TS berechnet. Durch Extrapolation wurde der Schnittpunkt einer Geraden, die mittels linearen Regression über die Datenpunkte ermittelt wurde, mit der Abszisse (auf welcher TS aufgetragen war) bestimmt.

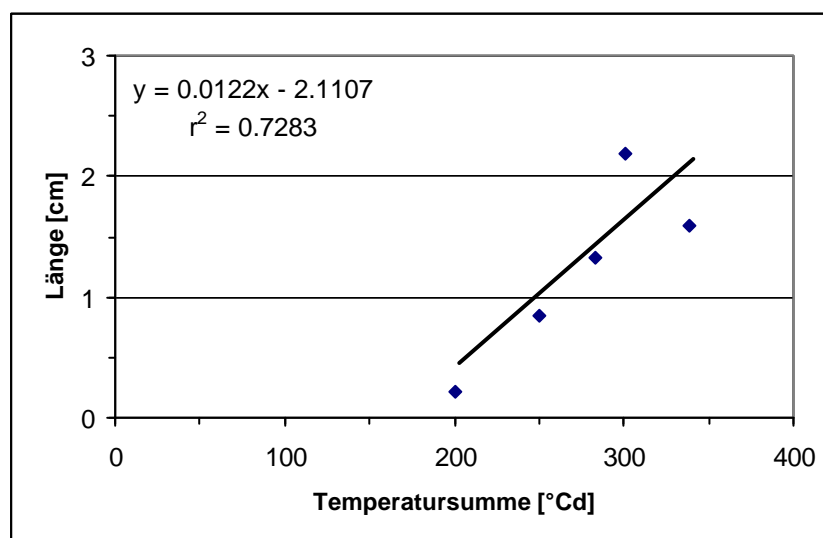


Abb. 11: Beziehung zwischen mittlere Wurzelgliedlänge der Wurzeln 1. Ord und der Temperatursumme

Der Zeitpunkt des ersten Auftretens der Wurzeln 1. Ord betrug 173.34°Cd. Dieser Wert liegt rund 30°Cd unter dem ersten beobachteten Auftreten (T4) von Wurzelgliedern 1. Ord (siehe Abschnitt „Beobachtete Bildungszeitpunkte und Anzahl gebildeter Wurzeln“).

Die Bestimmung des Bildungszeitpunktes der Wurzeln 2. Ord, in gleicher Art wie für die Wurzel 1. Ord beschrieben, war wegen der geringen Datenmenge für diese Ordnung schwierig. Es ließ sich keine eindeutige Beziehung zwischen Länge und TS finden. Aus diesem Grund wurde das erste Auftreten der Wurzeln 2. Ord mit Hilfe des Wachstumsbeginns der VZ der Wurzeln 1. Ord geschätzt (siehe Abbildung 12). Hiernach wurden Wurzeln 2. Ord zum ersten Mal nach 254.51°Cd (t_{s_s}) gebildet. Diese Annahme liegt im Vergleich zu den beobachteten Werten etwas später, da schon zu T5 (250.22°Cd) das Auftreten von Wurzeln 2. Ord beobachtet wurde. Hackett und Rose (1972a) verwendeten für t_{s_f} ca. 80°Cd und für t_{s_s} ca. 240°Cd .

Zur Berechnung der Verzweigungsdichten, aber auch der Wachstumsraten der VZ wurden die VZ als vorhanden definiert, wenn mindestens zwei Seitenwurzeln höherer Ordnung entlang des Wurzelglieds gebildet worden waren. Die Verzweigungsdichten q_f und q_s wurden aus den Längen der VZ (siehe Abbildung 12) und der Anzahl der Seitenwurzeln, ab Verzweigungsbeginn bis einschließlich T8, berechnet. Sie betrug im Mittel über W und T für die Wurzeln 1. Ord 4.3Wurzeln/cm . Gemittelt über W variierte sie in einem Bereich von minimal 3.1Wurzeln/cm und maximal 5.4Wurzeln/cm , wobei jedoch keine gerichtete Veränderung über die TS erkennbar war. Der berechnete Mittelwert für die Wurzeln 2. Ord lag mit 5.4Wurzeln/cm höher als jener der Wurzeln 1. Ord. Auch der Variationsbereich war mit $1.7\text{--}7.2\text{Wurzeln/cm}$ größer. Eine gerichtete Veränderung über die TS war auch hier nicht erkennbar. Beide Werte gingen so in das Modell ein. Im Vergleich zu den Werten, die Hackett und Rose (1972a) zur Parametrisierung ihres Modells wählten (q_f und $q_s = 3.0\text{Wurzel/cm}$), sind die hier berechneten Werte höher. May *et al.* (1965) führten einen 21 tägigen Nährlösungsversuch an Sommergerste mit unterschiedlichen Nährstoffkonzentrationen durch. Werden die Verzweigungsdichten aus den in diesem Versuch angegebenen mittleren Segmentlängen der VZ aufgeteilt nach Ordnungen als deren Kehrwert berechnet (aus den Daten der 100%igen Nährstoffversorgung), ergeben sich höhere Werte als jene aus dem im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Nährlösungsversuches. Danach betrug q_f bei May *et al.* (1965) im Mittel rund 6.0Wurzeln/cm und q_s ca. 7.0Wurzeln/cm . May *et al.* (1965) konnten in ihrem Versuch deutliche Effekte der Nährstoffversorgung auf die mittleren Segmentlängen der VZ feststellen. Hackett und Rose (1972a) gehen von einer hohen Variabilität der Verzweigungsdichten auf kleinskaliger Ebene aus, nehmen aber an, dass über die gesamte Verzweigungszone die Annahme einer konstanten und einheitlichen Verzweigungsdichte pro Ordnung richtig ist.

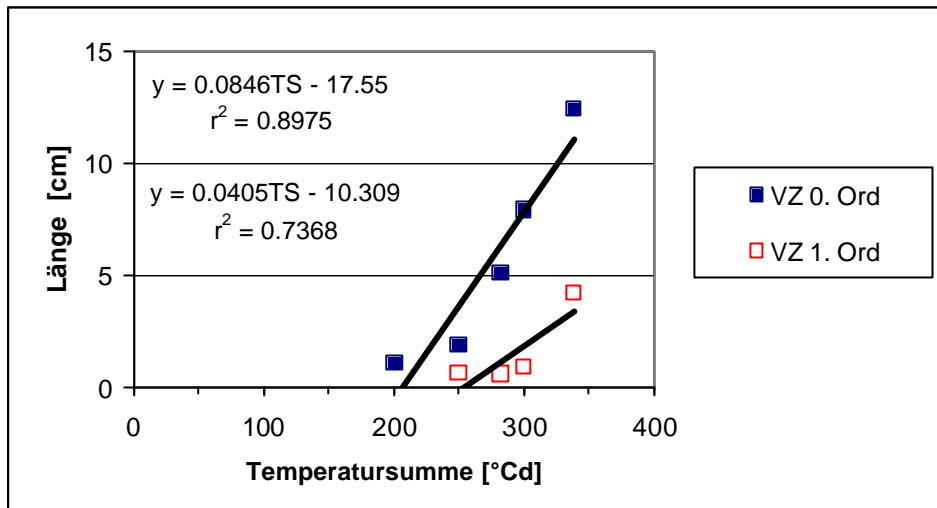


Abb. 12: Beziehung zwischen mittlerer Länge der VZ Wurzeln 0. Ord und 1. Ord und der Temperatursumme

Die Wachstumsrate der VZ der Wurzeln 0. Ord b_a wurde über die Beziehung der mittleren Längen der VZ und der TS bestimmt (Abbildung 12). Die Datengrundlage zur Schätzung dieses Parameters bezog sich auch hier auf den Zeitraum zwischen Verzweigungsbeginn und T8. Es wurde mittels lineare Regression eine Gerade durch die Daten gelegt. B_a wurde der Steigungen dieser Regressionsgraden gleichgesetzt. Somit wurde im Modell die Wachstumsrate der VZ der 0. Ord als konstant angenommen. B_a betrug $0.084\text{cm}/^\circ\text{Cd}$. Die Wachstumsrate der VZ für die Wurzeln 1. Ord b_f wurde gleich der Höhe der Wachstumsrate der Wurzelglieder der 1. Ord (v_f) gesetzt und nicht der in Abbildung 12 Längenwachstumsfunktion entnommen. Sie betrug $0.019\text{cm}/^\circ\text{Cd}$ und wurde ebenfalls als konstant angenommen. Dies wurde deshalb so vorgenommen, weil die Höhe der Wachstumsrate der VZ bei linearen Wachstum nicht höher sein kann, als die Höhe der Wachstumsrate der Wurzelglieder selbst (Hackett und Rose, 1972b). Hackett und Rose (1972a) schätzten $b_a (= v_a)$ auf ca. $0.1\text{cm}/^\circ\text{Cd}$ und $b_f (= v_f)$ auf ca. $0.02\text{cm}/^\circ\text{Cd}$. Wie oben erwähnt wurden b_a und b_f in der vorliegenden Arbeit in Anlehnung an das Modell nach Hackett und Rose (1972a) in seiner Ursprungsform als konstant angenommen. Direkt vergleichbare Parameter zu b_a und b_f konnten in der Literatur nicht gefunden werden (siehe Abschnitt 5.3.). Die Datenlage der mittleren Längen der VZ abgetragen über die TS würde die Anpassung anderer Funktionen (exponentiell, expolinar – siehe Anhang, Abbildung A5) sowohl für die Wurzeln 0. als auch 1. Ord zulassen. Gerade für die VZ der 0. Ord ist die Annahme einer linearen Wachstumsrate diskussionswürdig, da das

Wachstum der Wurzelglieder als expolinear angenommen wurde und der geschätzte Entstehungszeitpunkt der VZ der 0. Ord ($>173^{\circ}\text{Cd}$) vor Beginn der linearen Phase des Wachstums der Wurzelglieder 0. Ord (259°Cd) lag.

Die Vervielfachung der Wurzelglieder der Wurzeln 1. und 2. Ord wird im Modell nach Hackett und Rose (1972a) also als eine Funktion aus den in Tabelle 5 aufgeführten Parametern beschrieben. Da die Verzweigungsdichten q_f und q_s , sowie die Wachstumsraten der VZ b_a und b_f über die Zeit und über das gesamte Wurzelsystem im Modell als konstant angenommen wurden, ist die Bildungsfunktion der Wurzeln 1. und 2. Ord linear. Waisel und Eshel (2002) verweisen darauf, dass der zeitliche Ablauf der Initiierung von Seitenwurzeln sehr unterschiedlich sein kann. Er kann durch lineare, exponentielle oder auch logistische Funktionen beschrieben werden. Wahbi und Gregory (1995), die mit Gerste in Nährlösungskultur zu einem frühen Entwicklungsstadium arbeiteten, beschrieben den Anstieg der Anzahl der Seitenwurzeln als exponentiell über die Thermalzeit. Pellerin und Tabourel (1995) untersuchten die Länge der aNVZ und ihre Relation zur Längenwachstumsrate von Wurzelgliedern. Aus ihren Ergebnissen schlussfolgerten sie unter anderem, dass Seitenwurzeln 1. Ord in einem konstanten Zeitintervall an Wurzelsegmenten erscheinen.

Tab. 5: Aus den Daten des Nährlösungsversuches geschätzte Parameter der Wurzelverzweigung

ts_f	173.34°Cd
ts_s	254.51°Cd
q_f	4.29 Wurzeln/cm
q_s	5.40 Wurzeln/cm
b_a	$0.084\text{cm}/^{\circ}\text{Cd}$
b_f	$0.019\text{cm}/^{\circ}\text{Cd}$

5.2.1.2. Längenwachstum der Wurzeln

Als letzter, zur Beschreibung der Entwicklung von Wurzelsystemen für das Modell nach Hackett und Rose (1972a) notwendiger Prozess wird das Längenwachstum der Ordnungsklassen und des Gesamtwurzelsystems beschrieben. Des Weiteren wird,

wie auch schon im vorherigen Abschnitt, die Beschreibung der Parametrisierung des Längenwachstums- und Verzweigungsmodell fortgeführt und abschließend ein Vergleich zwischen gemessenen und vom Modell berechneten Längen der Ordnungsklassen und des Gesamtwurzelsystems zur Abschätzung der Abbildungsgüte des Modells durchgeführt.

Zur Berechnung der Modellparameter des Längenwachstums der einzelnen Ordnungen wurden die Längen aller Wurzelglieder einer Ordnung über die TS abgetragen (T1–T8). In Abbildung 13 ist dies für die 0. Ord gezeigt. Die Längen der einzelnen Achsen wurden über die dazugehörige TS abgetragen. Für die Wurzeln 0. Ord wurde eine expolineare Wachstumsfunktion an die Daten angeglichen, welche den Parameter v_a im Modell ersetzte. Es gingen der Startwert L_0 (0.59cm), die Wachstumsrate der exponentiellen Wachstumsphase k_1 (0.01°Cd^{-1}) und die Wachstumsrate der linearen Phase k_2 ($0.42\text{cm}/^\circ\text{Cd}$) als Parameter sowie die kritische Temperatursumme T_{Scrit} (259.56°Cd), als Resultierende aus den drei genannten Parametern, in das Modell ein. Diese Parameter wurden für alle Wurzeln 0. Ord gleich angenommen. Es wurde getestet, ob eine Berechnung individueller Wachstumsfunktionen für jede Achse eine deutliche Verbesserung der Abbildungsgüte des Modells erbracht hätte. Dies war allerdings nicht der Fall.

In der Literatur (Hackett und Rose, 1972a, Lungley, 1973 und Pagès *et al.*, 1989) wird die Längenwachstumsrate der Wurzelglieder 0. Ord oft als konstant angegeben. Alle drei Autoren nehmen für v_a eine Höhe von 2.0cm/Tag an. Wird dies nach dem erwähnten Schema (Abschnitt 4.4.) zur Umrechnung zeitbezogener Parameter in thermalzeitbezogene Parameter umgerechnet, so ergibt sich $v_a = 0.1 \text{ cm}/^\circ\text{Cd}$. Dies stimmt von der Größenordnung mit den in der vorliegenden Arbeit geschätzten Werten für die Wachstumsraten überein. Die Annahme einer konstanten Wachstumsrate muss die These einer expolinearen Wachstumsfunktion aber nicht zwangsläufig widerlegen. May *et al.* (1966) gehen z.B. generell von konstanten Wachstumsraten für alle Wurzelglieder der unterschiedlichen Ordnungen aus. Sie stellten in ihrem Versuch an Gerste jedoch sehr hohe Raten in der Anfangszeit des Wachstums fest, die dann mit der Zeit abnahmen. Dies deutet auf eine expolineare Funktion hin. Die hohen Wachstumsraten am Anfang beziehen sich jedoch nur auf die ersten 80°Cd , während im Rahmen der vorliegenden Arbeit diese Phase deutlich länger eingeschätzt wurde ($T_{Scrit} = 259.56^\circ\text{Cd}$). Pellerin und Pagès (1996) gehen sogar von einem negativexponentiellen Längenwachstum aus. Auch hier könnte wieder, wie schon bei

der Bildung von Wurzeln 0. Ord diskutiert, die Berücksichtigung der Dauer des zu betrachtenden Zeitraums wichtig sein. Wird das Wachstum sehr junger Pflanzen zeitlich hochaufgelöst beobachtet (wie das in dem Nährlösungsversuch der hier vorliegenden Arbeit der Fall war) ist es möglich die frühe exponentielle Phase (siehe Baeumer, 1992) des Wurzelwachstums abgebildet werden. Diese ist für das Längenwachstum von Wurzeln vermutlich relativ kurz und deshalb bei der Beobachtung des Wachstums über einen längeren Zeitraum weniger auffällig. Wird hingegen in nicht ganz so hoher zeitlicher Auflösung eine etwas längere Wachstumsperiode betrachtet, dominiert der lineare Wachstumsverlauf die Wachstumsfunktion. Eine negativexponentielle Wachstumskurve, wie sie Pellerin und Pagès (1996) verwenden, wäre durch die Berücksichtigung der Ressourcenlimitierung, aber auch der Seneszenz zu erklären. Pellerin und Pagès (1996) beobachteten und simulierten das Wurzelwachstum bis zum Zeitpunkt der maximalen Ausdehnung des Wurzelsystems. Wird nun der gesamte Lebenszyklus einer Wurzelachse in hoher zeitlicher Auflösung betrachtet, lassen sich die drei skizzierten Wachstumsverläufe zu einem zusammensetzen: ein anfänglich exponentieller, daran anschließend linearer und schließlich negativexponentieller Verlauf.

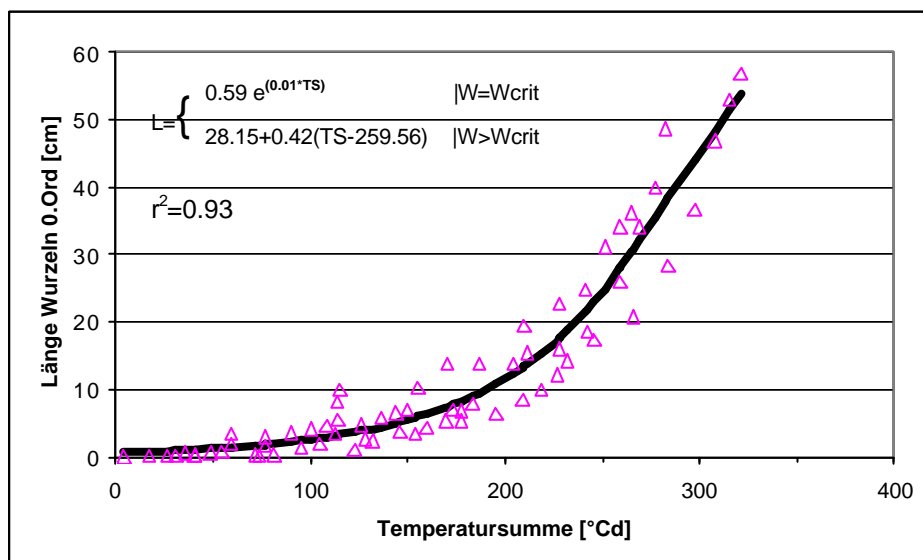


Abb. 13: Beziehung zwischen Länge der Wurzeln 0. Ord und der Temperatursumme

Für die Wurzeln der 1. und 2. Ord wurde eine ähnliche Vorgehensweise wie für die Wurzel 0. Ord gewählt. Auch hier wurden wieder die Längen aller Wurzelglieder einer Ordnung über die TS abgetragen (T1–T8). Allerdings wurde jeweils eine lineare

Regression an die Daten angepasst (für 1. Ord Abbildung 11, für 2. Ord nicht dargestellt). Die schlechten Beziehungen zwischen der Länge und TS für die Wurzeln 2. Ord ($r^2=0.09$) auf Grund der geringen Datengrundlage für diese Ordnung sowie die aus dieser Schätzung hervorgehende schlechte Abbildungsgüte des Modells machten eine modellinterne Parameterschätzung für v_f und v_s nötig. Die Parameterschätzung wurde durch die Minimierung der Summe der gewichteten Abweichungsquadrate der geschätzten zur gemessenen Gesamtwurzellänge vorgenommen. V_f betrug $0.0195\text{cm}/^\circ\text{Cd}$ (siehe Abbildung 14) und v_s $0.0014\text{cm}/^\circ\text{Cd}$. Vergleichend betragen die Werte bei Hackett und Rose (1972) für v_f $0.02\text{cm}/^\circ\text{Cd}$ und für v_s $0.0075\text{cm}/^\circ\text{Cd}$. Beide Wachstumsraten wurden, sowohl im Modell in seiner Ursprungsform als auch in der hier verwendeten Modellversion, als konstant angenommen. Pagès *et al.* (1989) beschreibt die Wachstumsraten für die Seitenwurzeln in ihrem Modell als negativexponentiell. Das Längenwachstum der Seitenwurzeln von Gerstenpflanzen, eines von Wahbi und Gregory (1995) durchgeführten Nährlösungsversuches, war exponentiell. Wahbi und Gregory (1995) beobachteten deutliche Variationen der Wachstumsraten (ca. Faktor 10) zwischen den von ihnen verwendeten Sorten. May *et al.* (1965) beobachteten lineare Längenwachstumsfunktionen für die Wurzelglieder 1. und 2. Ord von Gerste. Die Wachstumsraten der Ordnungen unterschieden sich quantitativ deutlich voneinander. Lungley (1973) und Diggle (1988) gehen davon aus, dass mit der Zunahme der Ordnungszahl die Wachstumsraten der Wurzelglieder ungefähr auf $1/10$ bis $1/20$ reduziert wird. Dies kann mit den im Rahmen dieser Arbeit erhobenen Daten in etwa bestätigt werden. Zwischen v_a und v_f liegt nach dem Übergang des Wachstums der Wurzeln 0. Ord in die lineare Phase ein Faktor von ca. 21. V_f ist ca. 13mal größer als v_s .

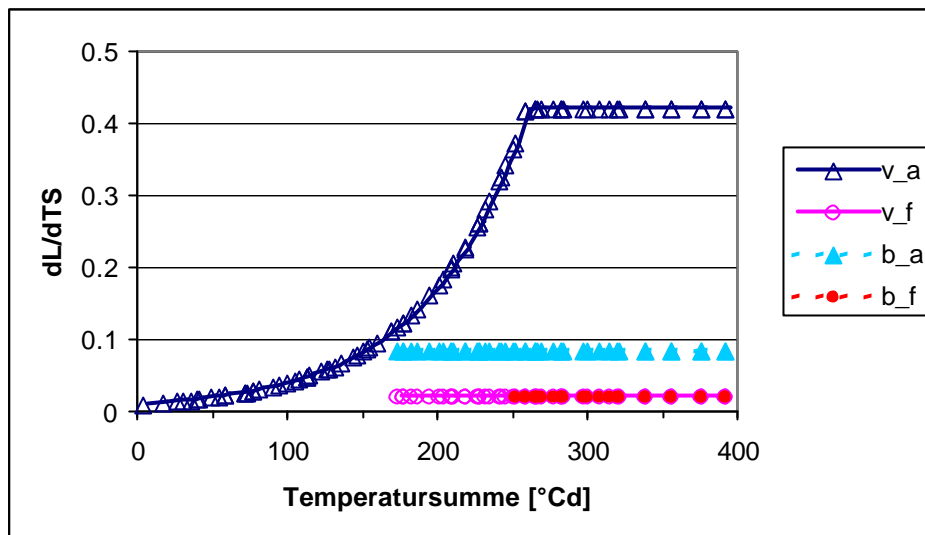


Abb. 14: Wachstumsraten der Wurzeln 0. und 1. Ord sowie der dazugehörigen Wachstumsraten der VZ bezogen auf die Temperatursumme

In (Abbildung 14) sind die Wachstumsraten der Wurzelglieder für die 0. und 1. Ord sowie deren Wachstumsraten der VZ in Bezug zur TS wie sie im Modell Verwendung finden dargestellt.

Aguirrezabal *et al.* (1993) stellten unterschiedliche Wachstumsraten für die einzelnen Komponenten des Wurzelsystems von in Nährlösung gewachsenen Sonnenblumen fest. Diese Ergebnisse weisen laut Waisel und Eshel (2002) darauf hin, dass die Kontrolle der Kohlenhydratpartitionierung zwischen den unterschiedlichen Komponenten eines Wurzelsystems durch die Kombination aus dem Abstand zwischen Senke und Quelle und dem jeweiligen Verzweigungsniveau (Ordnung) zustande kommt. Unterschiedliche Teile des Wurzelsystems haben einen unterschiedlichen Bedarf an Energie, der bei wachsenden Wurzeln besonders hoch ist.

Modellergebnis und -bewertung

Nachdem nun alle Parameter des Modells und deren Herleitung vorgestellt wurden, wird ein Vergleich der gemessenen mit den im Modell berechneten Gesamtlängen der Ordnungsklassen, sowie des Gesamtwurzelsystems vorgenommen.

Die Beziehung der mittleren gemessenen und der mit dem Modell berechneten Gesamtlängen der unterschiedlichen Ordnungen sowie des Gesamtwurzelsystems in Abhängigkeit zur TS ist in Abbildung 15 dargestellt. Zu T8 wurde eine gemessene Gesamtwurzelsystemlänge von 709cm erreicht. Bis zu T4 war das Wachstum des

Gesamtwurzelsystems ausschließlich durch das Wachstum der Wurzeln 0. Ord geprägt. Nach T4 wurde das Längenwachstum des Gesamtwurzelsystems stärker durch die Wurzeln 1. Ord (die zu T4 das erste Mal auftraten) beeinflusst. Die Längenzunahme des Gesamtwurzelsystems und der gesamten Wurzeln 1. Ord verlief nahezu parallel. Zu T7 wies die 1. Ord eine größere Länge als die 0. Ord auf. Wurzeln 2. Ord wurden erst zu T5 gebildet (0.04cm) und unterlagen bis T8 (6.91cm) im Mittel einer relativ geringen Gesamtlängenzunahme. Der Einfluss der Wurzeln 2. Ord auf die Gesamtwurzelslänge scheint somit in dieser Phase der Wurzelentwicklung marginal. Hingegen scheint die Bedeutung der Gesamtlängenzunahme der Wurzel 1. Ord groß zu sein. Sowohl May *et al.* (1967) als auch Hackett und Rose (1972a) beobachteten, dass das Wachstum und die Entwicklung des Wurzelsystems sehr stark von der gerade dominierenden Ordnung geprägt ist.

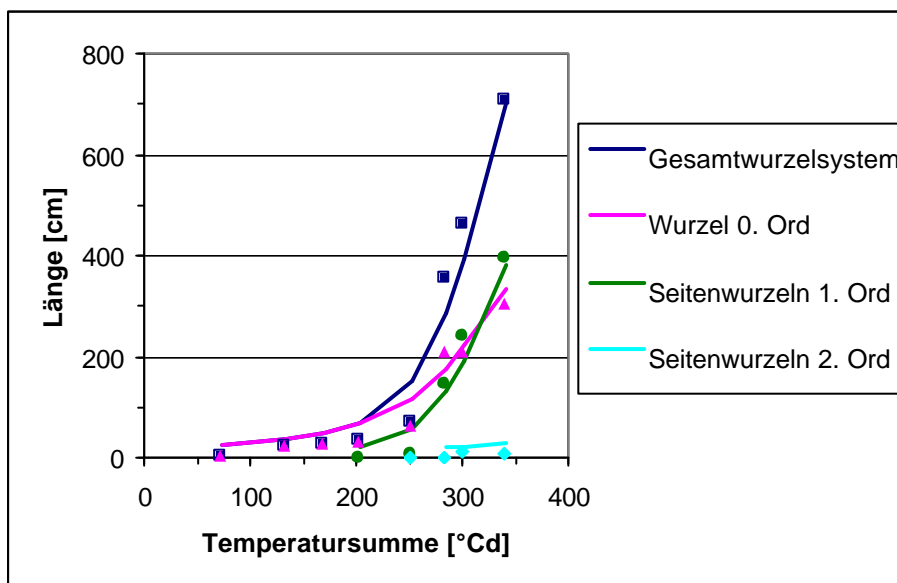


Abb. 15: Vergleich zwischen den gemessenen und mit dem Modell berechneten Längen des Gesamtwurzelsystems sowie der Längen der unterschiedlichen Ordnungen

Im Modell wurde die Gesamtlänge der 0. Ord als Summe der einzelnen Achsen berechnet. Für die Wurzeln 1. und 2. Ord war die Gesamtlänge vereinfacht dargestellt ein Produkt aus den mittleren Längen der Wurzelglieder und der Anzahl an Wurzelgliedern der 1. bzw. 2. Ord. Dies erklärt auch, warum der Kurvenverlauf zumindest der 1. Ord nicht wie die Wachstumsfunktion der einzelnen Wurzelglieder 1. Ord linear sondern nun exponentiell ist. Die parallel zueinander ablaufenden Prozessen des Längenwachstums der Wurzelglieder und der Neubildung von Wurzelgliedern dieser Ordnung sind beide von TS abhängig. Die Neubildung der

Wurzelglieder ist nach Hackett und Rose (1972a) eine Funktion der Wachstumsrate der VZ der Wurzeln 0. Ord, der Verzweigungsdichte und der TS, die ab dem Entstehungszeitpunkt der Wurzeln 1. Ord zur Verfügung steht. Da auch das Längenwachstum von dieser TS abhängig ist, und die Gesamtlänge der 1. Ord ein Produkt aus Längenwachstum und Bildung ist, wird deren Verlauf exponentiell. Die Länge des Gesamtwurzelsystems entspricht der Summe der Längen aller drei Ordnungen.

Die Kurvenverläufe der 0. und 1. Ord sowie des Gesamtwurzelsystems geben die gemessenen Daten mit Bestimmtheitsmaßen von ≥ 0.95 gut wieder. Jedoch wurde die Längenzunahme aller drei bis zu T5 überschätzt und danach, zumindest für die 1. Ord und das Gesamtwurzelsystem, unterschätzt. Dies bestätigt den großen Einfluss der Gesamtlängen der Wurzeln 1. Ord auf die längenbezogene Entwicklung des gesamten Wurzelsystems. Für die 2. Ord wurde nur eine mangelhafte Abbildungsgüte von $r^2 = 0.15$ erreicht. Dies liegt vermutlich an der geringen Datenmenge, die zur Schätzung der Parameter der Verzweigung und des Wachstums der Wurzeln 2. Ord zur Verfügung stand.

5.3. Vor- und Nachteile des Längenwachstums- und Verzweigungsmodells

„The best explanation is as simple as possible, but not simpler.“ Albert Einstein

Vor dem Hintergrund des Abschnittes 5.2.1 werden nun einige Vor- und Nachteile des Modells nach Hackett und Rose (1972a) diskutiert. Es wird dabei berücksichtigt, dass dieses Modell nur ein einfaches Längenwachstums- und Verzweigungsmodell ist, das mit den heutigen an die Komplexität der sich dynamisch verändernden Wurzelsystem-Architektur angepassten Simulationsmodelle, nur stark eingeschränkt vergleichbar ist. Aus diesem Grund wird auf die Diskussion der zahlreichen exogenen, lokal sehr variablen Einflüsse auf das Wurzelsysteme und seiner Architektur (z.B. Nährstoffverteilung im Boden, Lagerungsdichten) verzichtet. Ebenso finden Größen, welche die räumliche Verteilung der Wurzeln beeinflussen, keine Berücksichtigung. Vielmehr soll eine kurze grundlegende Analyse der Modellkonzeption und einiger hierfür getroffener Annahmen vorgenommen werden. Die Höhe einzelner Parameterwerte sowie die Bildungs- und Wachstumsverläufe wurden bereits in Abschnitt 5.2.1 diskutiert, weshalb sie hier nicht mehr eingehend thematisiert werden.

Der Vorteil des verwendeten Modells liegt sicher in seiner Einfachheit. Das grundsätzliche Prinzip von Wurzelsystem-Architektur-Modellen sollte nach Pagès (2002) darin bestehen, die Entwicklung von Wurzeln mit einfachen Regeln zu simulieren. Das Prinzip der Einfachheit ist vor allem mit der Annahme, dass nur drei Prozesse (Bildung, Verzweigung und Längenwachstum) der Entwicklung von Wurzelsystemen zu Grunde liegen, gewährleistet. Dies bedeutet aber auch, dass viele, das die Wurzelsystem-Architektur beeinflussende, Prozesse vernachlässigt werden, was potentielle Fehlerquellen in sich birgt. Neben diesen wirft jedoch auch die Umsetzung der Simulation der drei Prozesse einige Diskussionspunkte auf.

Generell anerkannt ist die These, dass Pflanzenwachstum im Allgemeinen und Wurzelwachstum im Speziellen gut mit der TS korreliert. Wahbi und Gregory (1995) wiesen z.B. für die Bildung von Nodalwurzeln eine sehr gute Korrelation mit der Thermalzeit nach. In dem Modell nach Hackett und Rose (1972a) in seiner Ursprungsform wurden alle Prozesse über die Zeit und nicht über die Thermalzeit gesteuert. Dies wurde in der hier vorliegenden Modellversion geändert, so dass nun ein Bezug der Prozesse zur Lufttemperatursumme vorliegt. Modellbeispiele, deren Simulation der Wurzelsystementwicklung ebenso über die Lufttemperatursumme berechnet wird, sind zahlreich (siehe z.B. Pellerin und Pagès, 1996). Es gibt aber auch Modelle, die sowohl mit Hilfe der Lufttemperatursumme, als auch mit der Bodentemperatursumme arbeiten (siehe z.B. Porter *et al.*, 1986).

Ein weiterer Nachteil von Hackett und Rose (1972a) ist die ausschließliche Differenzierung der Wurzelglieder nach Ordnungsklassen. Dies rührt von der Beobachtung her, dass Wurzelglieder einer Ordnung sich deutlich von Wurzelgliedern einer anderen Ordnung unterscheiden, z.B. in ihrer Längenwachstumsrate. Dies wurde auch von weiteren Autoren (Lungley, 1973 oder Diggle, 1988) so gehandhabt. Es führt aber dazu, dass alle Wurzelglieder einer Ordnung in ihrem Wachstumsverhalten als völlig gleich angenommen werden. Jedoch variieren die Wurzelglieder in diesen Eigenschaften auch innerhalb der Ordnungen stark. Selbst Wurzelglieder, die sehr zeitnah und ausgehend von dem selben Elternsegment entstanden sind, können deutliche Unterschiede aufweisen (Pagès, 2002). Andere Herangehensweisen um eine bessere, zusätzliche Einteilung der Wurzelkomponenten vorzunehmen oder homogene Komponentengruppen eventuell *a priori* gar nicht mehr definieren zu müssen, werden exemplarisch am Wurzellängenwachstum vorgestellt. Schon Hackett und Rose (1972b) vermuteten, dass ein maximales oder potentielles Längenwachstum existiert

und dieses mit den Durchmessern der Wurzelglieder korreliert. Thaler und Pagès (1998) spezifizierten dies in ihrem Modell und verwenden die apikalen Durchmesser der Wurzelglieder, als einen Indikator für das Meristemvolumen und damit des potentiellen Längenwachstums (Waisel and Eshel, 2002) und der Senkenstärke (Bidel *et al.*, 2000). Sie steuerten die Assimilatverteilung ausgehend von einem Pool zur Verfügung stehender Assimilate und über die genannte Senkenstärke. Bidel *et al.*, 2000 fügte dem noch eine Kontrolle der Assimilatverteilung über den Transport (Entfernung zur Quelle, usw.) hinzu. Die Integration einer Einteilung der Wurzelkomponenten in bestimmte Durchmesserklassen in das Modell von Hackett und Rose (1972a) wäre vorstellbar, da weiterhin mit vordeterminierten Wachstumsraten gearbeitet werden könnte, wohingegen die Integration der Steuerung des Längenwachstums über die Assimilatverteilung (in der hier skizzierten Weise) eine völlig neue Modellstruktur benötigen würde.

Andere Autoren verfolgten den Ansatz stochastische Wurzellängenwachstumsmodelle zu nutzen, um die Variationen zwischen Wurzelkomponenten gleicher Ordnung zu simulieren. Hierbei werden Mittelwerte, Standardabweichungen und andere statistische Größen genutzt, um Variabilität z.B. beim Längenwachstum randomisiert zu erzeugen. So berichtet Pagès (1999), dass das Einführen von stochastischen Prozessen ein sehr ökonomischer Weg sei, um realistische Wurzelsysteme simulieren zu können. Diese Art des Modellansatzes entspricht genauso wie Hackett und Rose (1972a) keiner deterministischen Kausalität, kann aber die real vorhandene Heterogenität zwischen Wurzelgliedern einer Ordnung wiedergeben.

Ein weiterer Kritikpunkt an dem Modell von Hackett und Rose (1972a) ist die Beschreibung der Verzweigung. Hierbei sind drei Punkte erwähnenswert. Erstens, die Annahme einer stets akropetalen Verzweigung. Pellerin und Tabourel (1995) belegten, dass Wurzeln höherer Ordnung, sich nicht strikt akropetal entlang der Achse oder entlang des Wurzelgliedes bilden und dass Seitenwurzeln nicht in einem konstanten Abstand zur Wurzelspitze erscheinen. Viele Autoren vermuteten, dass ihre Annahme einer ausschließlich akropetalen Verzweigung falsch (u.a. Hackett und Rose, 1972a), aber diese Fehlerquelle vernachlässigbar sei. Zweitens, die Vernachlässigung einer bNVZ. Lungley (1973) beschrieb diese, erklärte aber auch, dass sie in Modellen einfach als größeres Segment behandelt werden könne. Pagès (1989) führte eine bNVZ in sein Modell ein. Drittens, die Einführung der Parameter b_a und b_f , scheint aus einer rein physiologischen Sichtweise, nicht korrekt zu sein. Das Gewebe des Teilstückes des sich verzweigenden Wurzelgliedes, das als VZ bezeichnet wird, unterliegt an sich

keinen Längenwachstumsprozessen mehr. Längenwachstum findet durch die Meristeme der Wurzelspitzen statt und in der darüber liegenden Streckungszone. Die Vergrößerung der VZ kommt allein durch die Neubildung von Wurzeln höherer Ordnung zustande. Somit ist bei Hackett und Rose (1972a) zwar die Darstellung des Verlängerungsprozesses der VZ gewährleistet, seine Kausalität aber nicht enthalten. Unterschiedliche Lösungsansätze zu dieser Problematik sind z.B. bei Lungley (1995), Pagès *et al.* (1989) zu finden.

6. Zusammenfassung

Das Ziel dieser Arbeit ist es, Daten zum Wachstum und zur Entwicklung von juvenilen Sommergerstenwurzel (*Hordeum vulgare* L.) in hoher zeitlicher Auflösung zu erheben und wichtige Parameter des Wachstums und der Entwicklung von Wurzelsystemen, vor allem in Bezug auf Bildungs-, Verzweigungs- und Längenwachstumsprozesse für Sommergerste abzuleiten.

Wurzelsystem-Architektur hat, gerade in Bezug auf die räumliche Verteilung der Wurzeln im Boden sowie die Verteilung der unterschiedlichen Wurzelkomponenten und ihrer Eigenschaften innerhalb des Wurzelsystems, einen erheblichen Einfluss auf primäre Funktionen (Nährstoff- und Wasseraufnahme sowie Verankerung im Boden) des Wurzelsystems. Zudem ist die Wurzelsystem-Architektur ein sich dynamisch veränderndes Gebilde, das sowohl exogenen als auch endogenen Interaktionen unterliegt, die eine große Heterogenität der Wurzelkomponenten sowie des gesamten Wurzelsystems zur Folge haben. Die Beschreibung dieser Komplexität ist mit Hilfe von statischen bzw. aggregierten Parametern, wie Wurzeltiefe oder mittlere Gesamtwurzellänge, nicht leistbar.

Die Auswertung der erhobenen Daten erfolgte über die Parametrisierung eines einfachen dynamischen Wurzellängenwachstums- und Verzweigungsmodells nach Hackett und Rose (1972a), um so Wurzelbildungs-, Verzweigungs- und Längenwachstumsprozesse der Wurzelglieder einzelner Ordnungsklassen zu quantifizieren. Für die Beschreibung der Bildungs- und Verzweigungsprozesse, wurden Parameter des Zeitpunktes der ersten Bildung von Wurzelgliedern der unterschiedlichen Ordnungen erhoben sowie die Seitenwurzeldichten und die Wachstumsraten der VZ bestimmt. Das Längenwachstum wurde über die nach Ordnungen aufgeteilten Wachstumsraten beschrieben.

Die Bildung von Wurzeln 0. Ord wurde hier als logarithmisch dargestellt. Dies scheint aber nur für ein sehr kurzes Zeitfenster in der frühen Entwicklungsphase des Wurzelsystems physiologisch erklärbar zu sein. Generell wird die Bildungsfunktion von Wurzeln 0. Ord als linear angenommen. Für die Parameter der Verzweigung können keinen eindeutigen Aussagen getroffen werden zu. Die Höhe der Verzweigungsdichte ist z.B. sehr variabel und laut Literatur stark durch das Wachstumsmedium beeinflussbar. Auch die Bildungsfunktionen von Seitenwurzel werden in der Literatur unterschiedlich beschrieben. Für das Längenwachstum von Wurzeln 0. Ord wurde hier eine expolineare Funktion an die Daten angepasst. Bei vergleichender Literaturstudie ergab sich die Vermutung, dass der

Verlauf des Längenwachstums von Wurzeln 0. Ord möglicherweise über einen kurzen Zeitraum zu Beginn des Wachstums exponentiell, dann linear und mit einsetzender Ressourcenlimitierung sowie Seneszenz negativexponentiell sein könnte. In Wurzelwachstumsmodellen, wird die Längenwachstumsfunktion von Wurzeln 0. Ord jedoch oft als linear angenommen. Die Wachstumsrate der Wurzeln 0. Ord beträgt in mehreren Modellen rund $0.1\text{cm}/^\circ\text{Cd}$, was von der Größenordnung mit der hier vorliegenden Parameterschätzung übereinstimmt. Die Wachstumsraten des Längenwachstums der unterschiedlichen Ordnungen unterscheiden sich ca. um einen Faktor von 10 bis 20, wobei mit zunehmender Entwicklungsordnung die Wachstumsrate sinkt. Die quantitativen Unterschiede zwischen den Parameterwerten der einzelnen Ordnungen scheinen z.B. beim Längenwachstum eine Folge der Kohlenhydratpartitionierung innerhalb des Wurzelsystems, aber auch zwischen Spross und Wurzel zu sein. Das Wachstum des Gesamtwurzelsystems ist vermutlich durch die jeweils dominierende Ordnung geprägt. Dies waren in der hier vorliegenden Arbeit primär die Wurzel 1. Ord.

Konzeptionelle Defizite des Modells nach Hackett und Rose (1972a) liegen vor allem in der Beschreibung des Verzweigungsprozesses sowie in der Einteilung der Wurzelkomponenten ausschließlich in ihre Ordnungsklassen. Dennoch war die Abbildungsgüte (Bestimmtheitsmaß) für die 0. und 1. Ord gut. Die hier abgeleiteten Parameter und vor allem die im Rahmen des durchgeführten Nährlösungsversuchs erhobenen Daten können in einem, die Komplexität des Wachstums und der Entwicklung von Wurzelsystemen besser erfassendes, Wurzelsystem-Architektur-Modell integriert bzw. zu dessen teilweisen Parametrisierung verwendet werden. Ein solches Modell wird derzeit von Mitarbeitern der Abteilung Acker- und Pflanzenbau des Institutes für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der CAU, Kiel entwickelt. Zur vollständigen Parametrisierung eines solchen Modells werden zusätzlich aber auch Daten über die Verteilung des Wurzelsystems im Raum und die geometrische Anordnung der Wurzelkomponenten innerhalb des Wurzelsystems benötigt. Weiterhin wird es nötig sein, das im Rahmen des Nährlösungsversuches erhobene Datenmaterial, in Bezug auf eine kleinere Systemebene (Wurzelsegmente) auszuwerten, sowie für eine bessere Beschreibung des Wachstums und der Entwicklung von Wurzeln 2. Ord die letzten beiden Probenahmen T9 und T10 auf die Verzweigungs- und Längenwachstumsprozesse hin genauer zu analysieren.

7. Literatur

- Aguirrezabal, L.A.N, Pellerin, S. and Tradieu, F. 1993. Carbon nutrition, root branching and elongation: Can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole-plant level? *Environmental and Experimental Botany*. 33: 121-130.
- Anderson-Taylor, G and Marshall, C. 1983. Root-tiller interrelationships in spring barley (*Hordeum distichum* (L.) Lam.) *Annals of Botany*. 51: 47-58.
- ArcView 9.1. 2005. ESRI® ArcMap™ 9.1. ESRI, USA.
- Baeumer, K. 1992. Allgemeiner Pflanzenbau, 3. Auflage. Eugen Ulmer Verlag. Deutschland, Stuttgart. 20-26, 87-100.
- Bauhus, J. and Messier, C. 1999. Evaluation of fine root length and diameter measurements obtained using RHIZO image analysis. *Agronomy Journal*. 91: 142-147.
- Bidel, L.P.R., Pagès, L., Rivière, L.M., Pelloux, G. and Lorendeau, J.Y. 2000. MassFlowDyn I: A carbon transport and partitioning model for root system architecture. *Annals of Botany*. 85: 869-886.
- Böhm, W. 1979. *Methods of studying root systems*. Springer-Verlag. Deutschland, Berlin. 95-114.
- Bouma, J., Nielsen, K.L. and Koutstaal, B. 2000. Sample preparation and scanning protocol for computerized analysis of root length and diameter. *Plant and Soil*. 218: 185-196.
- Clausnitzer, V., and Hopmans, J.W. 1994. Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant and Soil*. 164: 299-314
- Diggle, A.J. 1988. ROOTMAP – a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant and Soil*. 105: 167-178.
- Dofing, S.M. 1999. Inheritance of phyllochron in barley. *Crop Science* 39: 334-337.
- Doussan, C., Pagès, L. and Pierret, A. 2003. Soil exploration and resource acquisition by plant roots: an architectural and modeling point of view. *Agronomie*. 23: 419-431.
- Fitter, A. 2002. Characteristics and functions of root systems. In: Waisel, Y, Eshel, A. and Kafkafi, U, eds. *Plant Roots: The Hidden Half*. 3. Auflage. Marcel Dekker, New York, USA. 15-32.
- Hackett, C. 1968. A study of the root system of barley. I. Effects of Nutrition on two varieties. *New Phytologist*. 67: 287-299.
- Hackett, C. 1969. A study of the root system of barley. II. Relationship between root dimensions and nutrient uptake. *New Phytologist*. 68: 1023-1030.
- Hackett, C. and Rose, D. A: 1972a. A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. I. The model. *Australian Journal of Biological Science*. 25: 669–679.

- Hackett, C. and Rose, D. A.: 1972b. A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. II. Results and inferences from manipulation of the model. *Australian Journal of Biological Science*. 25: 681–690.
- Hoad, S.P. 2001. The Management of wheat, barley and oat root systems. *Advance in Agronomy*. 74: 193-246.
- Klepper, B. and Rickman, R.W. 1990. Modeling crop root growth and function. *Advances in Agronomy*. 44: 113-132.
- Lloret, P.G. and Casero, P.J. Lateral root initiation. In: Waisel, Y, Eshel, A. and Kafkafi, U, eds. *Plant Roots: The Hidden Half*. 3. Auflage. Marcel Deker, New York, USA. 127-155.
- Loomis, R.S. and Connor, D.J. 1998. *Crop Ecology. Productivity and management in agricultural systems*. Cambridge University Press, Cambridge, Großbritannien. 34-42.
- Lungley, D.R. 1973. The growth of root systems – A numerical computer simulation model. *Plant and Soil*. 38: 145-159.
- Lynch, J. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology*. 109: 7-13.
- Manske, G.G.B. and Vlek, P.L.G. 2002. Root architecture – Wheat as a model plant. In: Waisel, Y, Eshel, A. and Kafkafi, U, eds. *Plant Roots: The Hidden Half*. 3. Auflage. Marcel Deker, New York, USA. 249-259.
- MapScann for Windows 1998. Adsf, United Nations, New York, USA.
- Mattsson, M., Loundborg, T. and Larsson, C.-M. 1993. Growth and development of seminal and crown root systems in N-limited barley, and their contributions to nitrate acquisition during vegetative and generative growth. *Plant and Soil*. 151: 239-247.
- May, L.H., Chapman, F.H. and Aspinall, D. 1965. Quantitative studies of root development: I. The influence of nutrient concentration. *Australian Journal of Biological Science*. 18: 25-35.
- May, L.H., Randles, H., Aspinall, D., Paleo, L.G. 1967. Quantitative studies of root development. II. Growth in the early stages of development. *Australian Journal of Biological Science*. 20: 273-288.
- Noordwijk van, M., Willigen de, P. 1987. Agricultural concepts of roots: from morphogenetic to functional equilibrium between root and shoot growth. *Netherlands Journal of Agricultural Science*. 35: 487-496.
- Pagès, L. 1995. Growth pattern of the lateral roots in young oak (*Quercus robur* L.) trees. Relationship with apical diameter. *New Phytologist*. 130: 503-509.
- Pagès, L. 1999. Root system architecture: from its representation to the study of its elaboration. *Agronomie* 19: 295-304.
- Pagès, L. 2002. Modelling root system architecture. In: Waisel, Y, Eshel, A. and Kafkafi, U, eds. *Plant Roots: The Hidden Half*. 3. Auflage. Marcel Deker, New York, USA. 359-382.

- Pagès, L. and Bengough, A.G. 1997. Modeling minirhizotron observation to test experimental procedures. *Plant and soil*. 189: 81-89.
- Pagès, L., Jordan, M.O., Picard, D. 1989. A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant and Soil*. 119: 147-154.
- Pagès, L. and Kervella, J. 1990. Growth and development of root systems: Geometrical and structural aspects. *Acta Biotheoretica*. 38: 289-302.
- Pellerin, S. and Pagès, L. 1996. Evaluation in field conditions of a three-dimensional architectural model of the maize root system: Comparison of simulated and observed horizontal root maps. *Plant and Soil*. 178: 101-112.
- Pellerin, S. and Tabourel, F. 1995. Length of the apical unbranched zone of maize axile roots: Its relation to root elongation. *Environmental and Experimental Botany*. 35: 193-200.
- Porter, J.R., Klepper, B. and Belford, R.K. 1986. A model (WHTROOT) which synchronizes root growth and development with shoot development for winter wheat. *Plant and Soil*. 92: 133-145.
- Règent Instruments Inc. 2003, WinRhizo 2003b Basic, Reg and Pro, for washed root measurement – manual. Règent Instruments Inc., Kanada.
- Reiner, L., Dörre, R. (Eds.) 1984. *Sommergerste aktuell*. DLG-Verlag, Frankfurt am Main, Deutschland.
- Rose, D.A. 1983. The description of the growth of root systems. *Plant and Soil*. 75: 405-415.
- Thaler, P. and Pagès, L. 1998. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant and Soil*. 201: 307-320.
- Wahbi, A. and Gregory, P.J. 1983. Genotypic differences in root and shoot growth of barley (*Hordeum vulgare*). I. Glasshouse studies of young plants and effects of rooting medium. *Experimental agriculture*. 25: 375-387.
- Wahbi, A. and Gregory, P.J. 1995. Growth and development of young roots of barley (*hordeum vulgare* L.) genotypes. *Annals of Botany*. 75, 533-539.
- Wang, E. and Smith, C.J. 2004. Modelling the growth and water uptake function of plant root systems: a review. *Australian Journal of Agricultural Research*. 55: 501-523.
- WinRhizo, 2003b Basic, Reg and Pro. Règent Instruments Inc., Kanada.

Anhang

Material und Methoden

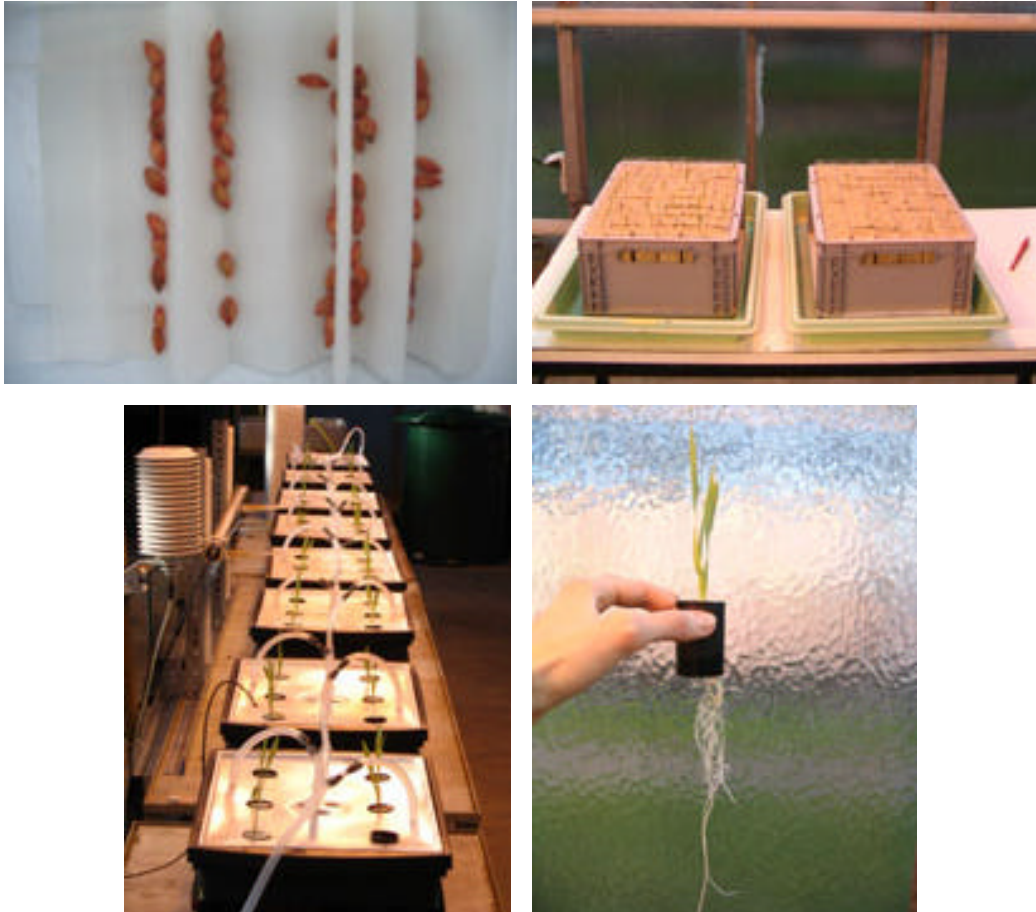


Abb. A1: Die drei Stufen der Versuchsanlage. Oben links: Keimbox mit s-förmig gefalteten Cellulosepapier, darauf Sommergerstensamen; oben rechts: Gerstenkeimlinge in Sandkultur; unten links: Aufbau der Versuchsanlage der Nährlösungskultur; unten rechts: Gerstenpflanze in einem Plastikröhrchen zum Einlassen in die Nährlösungsversuchsgefäße

Ergebnisse – Wurzelentwicklung

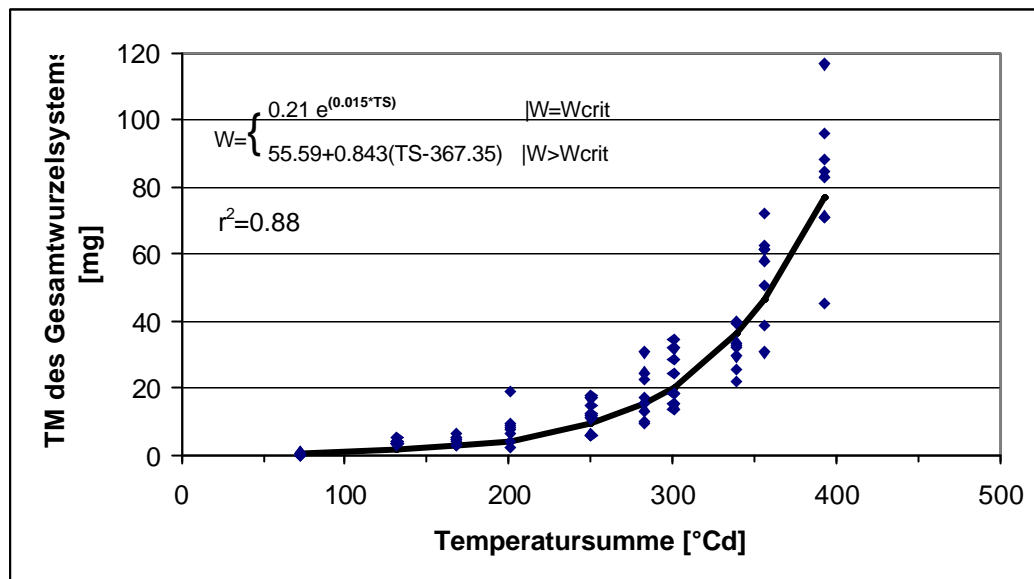


Abb.A2: Beziehung zwischen den gemessenen und berechneten Trockenmassen des Gesamtwurzelsystems und der Temperatursumme

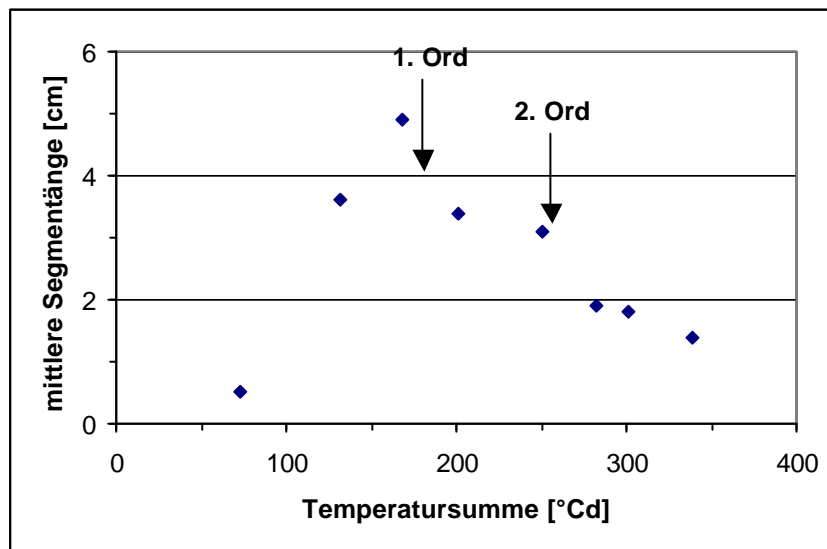


Abb.A3: Beziehung zwischen mittlere Segmentlänge des Gesamtwurzelsystems und der Temperatursumme; Pfeile: beobachtete Bildungszeitpunkte der ersten Wurzeln 1. bzw. 2. Ord

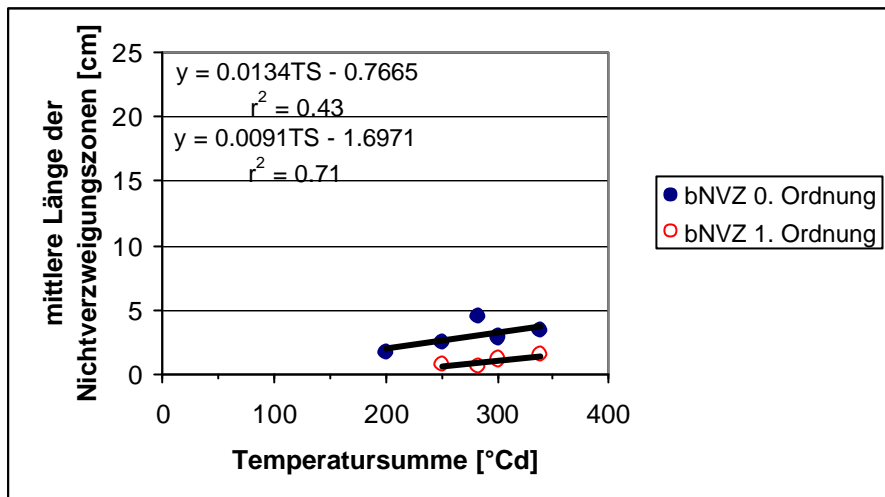


Abb. A4: Beziehung zwischen der mittleren Länge der basalen Nichtverzweigungszone und der Temperatursumme

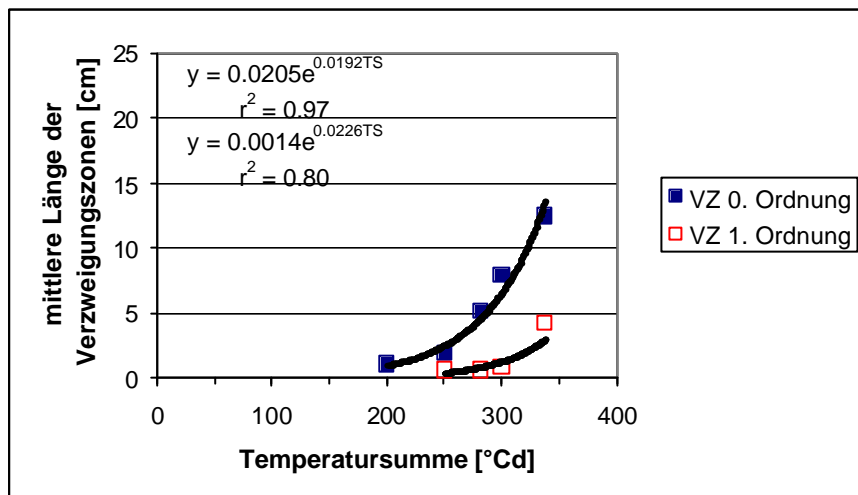


Abb. A5: Beziehung zwischen der mittleren Länge der VZ und der Temperatursumme

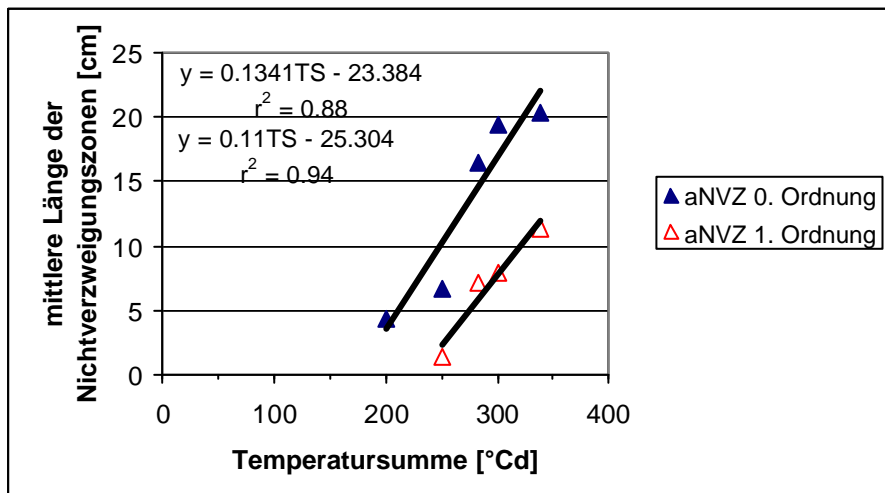


Abb. A6: Beziehung zwischen der mittleren Länge der apikalen Nichtverzweigungszone und der Temperatursumme

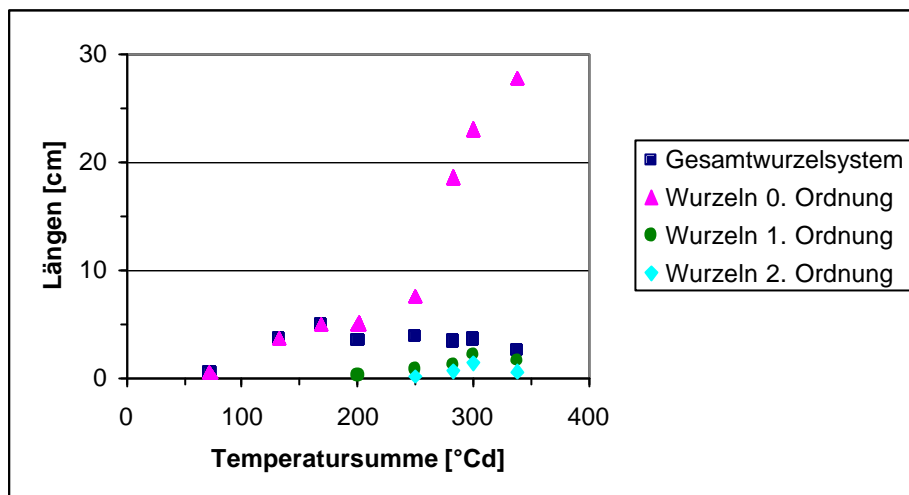


Abb. A7: Beziehung zwischen den mittleren Längen der Wurzelglieder einzelner Ordnungen sowie des Gesamtwurzelsystems und der Temperatursumme

Tab. A1: Variationskoeffizienten [%] der gemessenen Längen der Wurzelglieder aller Ordnungen sowie des Gesamtwurzelsystems zu den ersten acht Ernteterminen

Erntetermin	0. Ord	1. Ord	2. Ord	Gesamtwurzelsystem
T1	36.52			36.52
T2	14.32			14.32
T3	24.80			24.80
T4	41.39	112.56		42.43
T5	23.84	61.28		23.87
T6	49.78	94.72	1.60	67.51
T7	28.26	30.97	67.45	35.64
T8	21.24	15.99	94.98	16.69

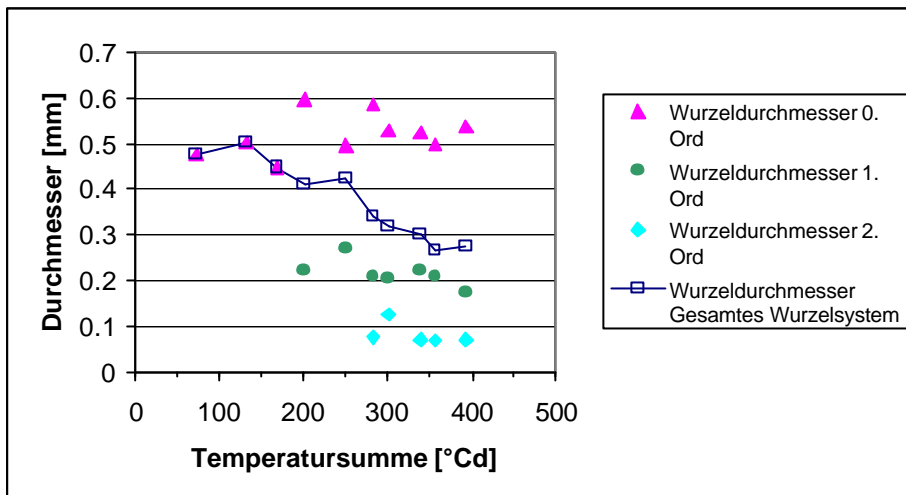


Abb. A8: Beziehung zwischen den mittleren Durchmessern der einzelnen Ordnungen und der Temperatursumme

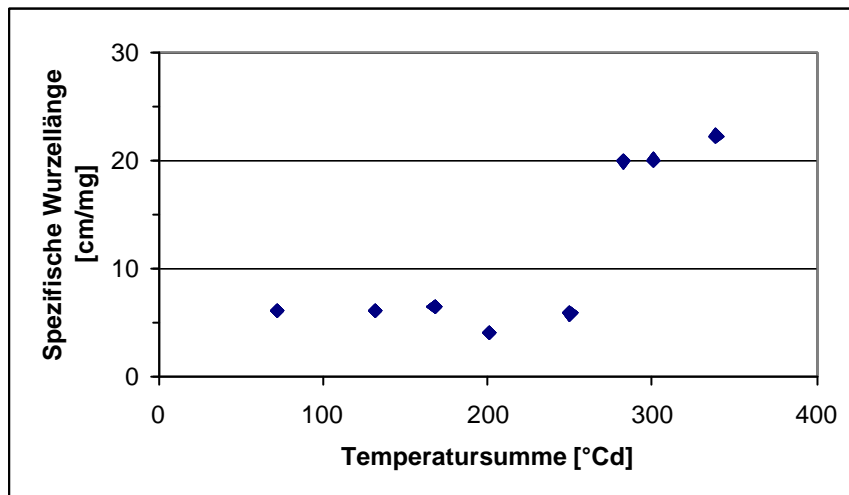


Abb. A9: Beziehung zwischen spezifische Wurzellänge und der Temperatursumme

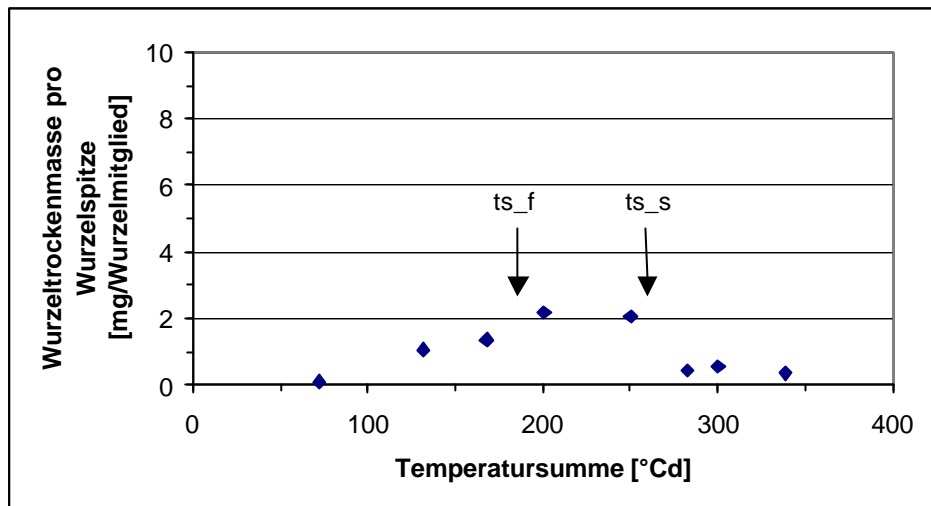


Abb. A10: Wurzelrockenmasse je Anzahl Wurzelspitzen (gemittelt) in Bezug auf die Temperatursumme; Pfeile: Geschätzte Bildungszeitpunkte der ersten Wurzeln 1. bzw. 2. Ord

Ergebnisse – Sprossentwicklung

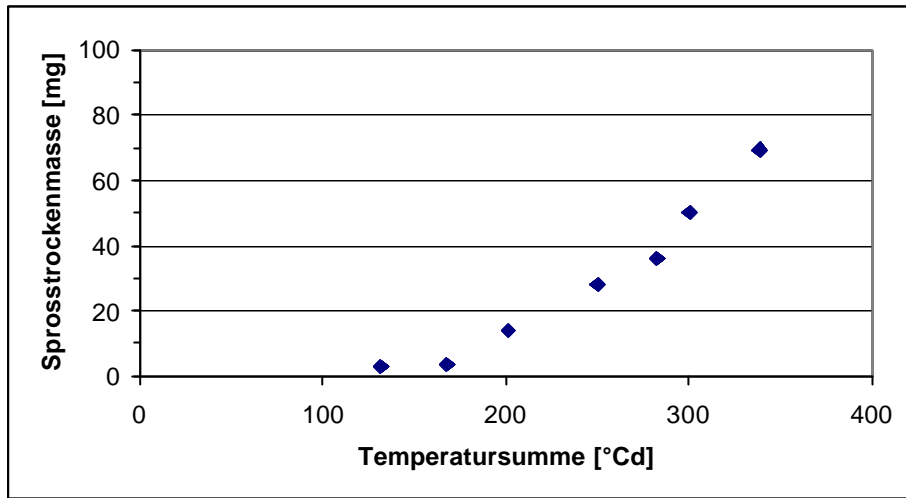


Abb. A11: Beziehung zwischen mittlerer Sprosstrockenmasse einer Pflanze und der Temperatursumme

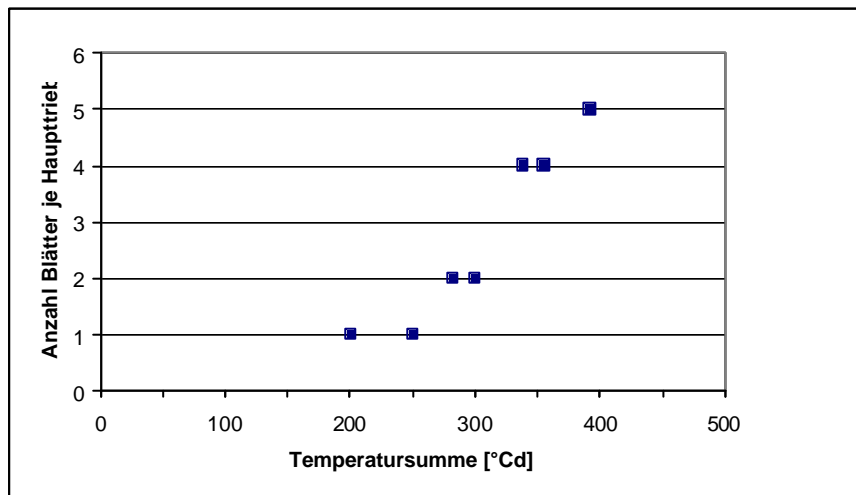


Abb.A12: Beziehung zwischen mittlerer Anzahl der Blätter je Haupttrieb und der Temperatursumme

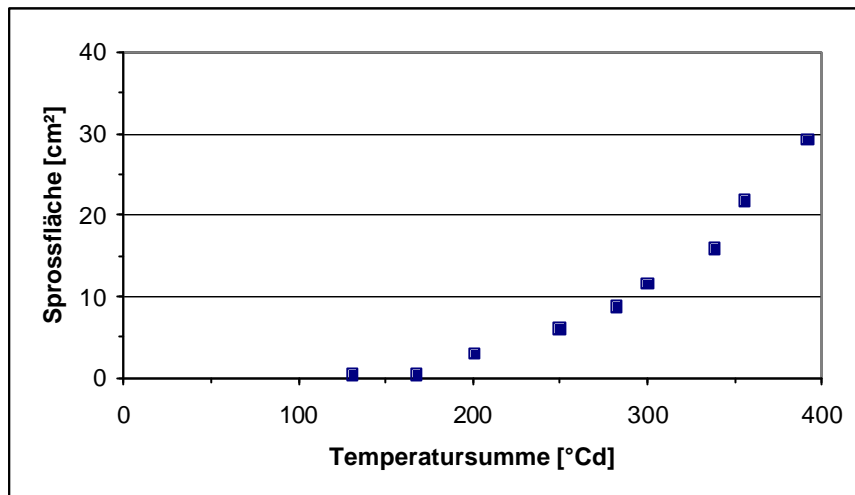


Abb. A13: Beziehung zwischen mittlerer Sprossfläche einer Pflanze und Temperatursumme

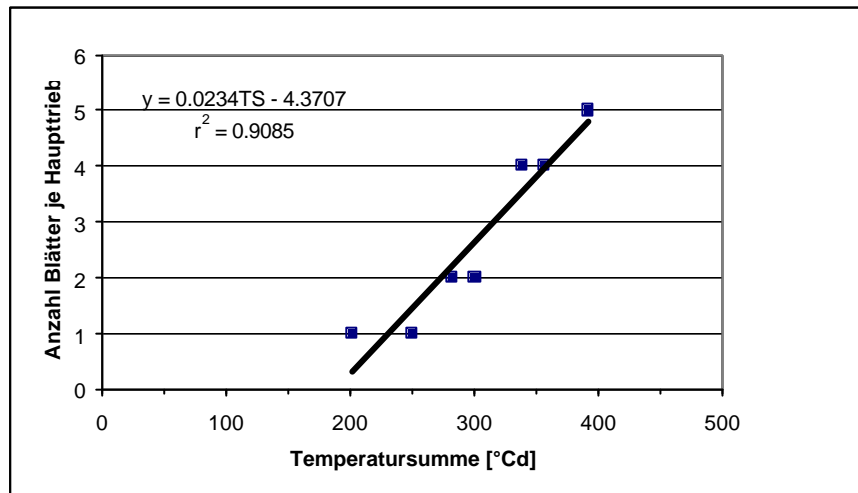


Abb.A14: Beziehung zwischen der mittleren Anzahlblätter je Haupttrieb und der Temperatursumme Das in diesem Versuch ermittelte Phyllochron betrug 42.74°Cd pro Blatt.

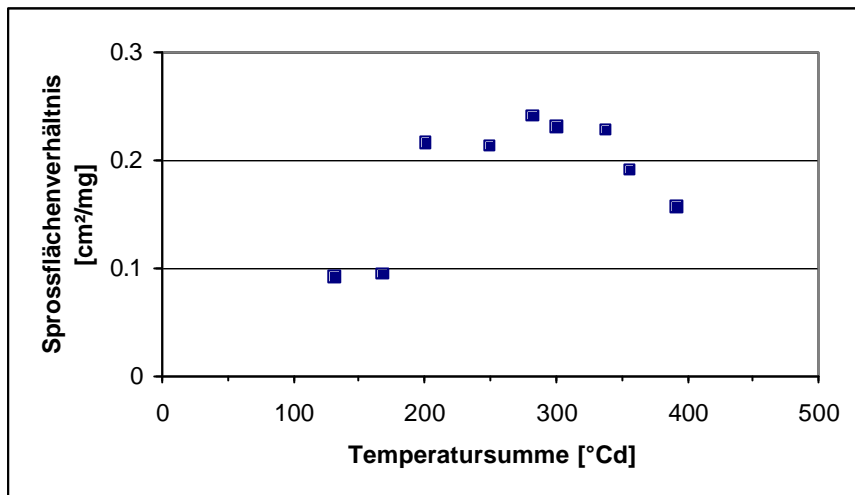


Abb.A15: Mittlere Sprossflächenverhältnis abgetragen über die Temperatursumme Hier synonym *leaf area ratio*

Ergebnisse – Vergleich von Spross- mit Wurzelmerkmalen

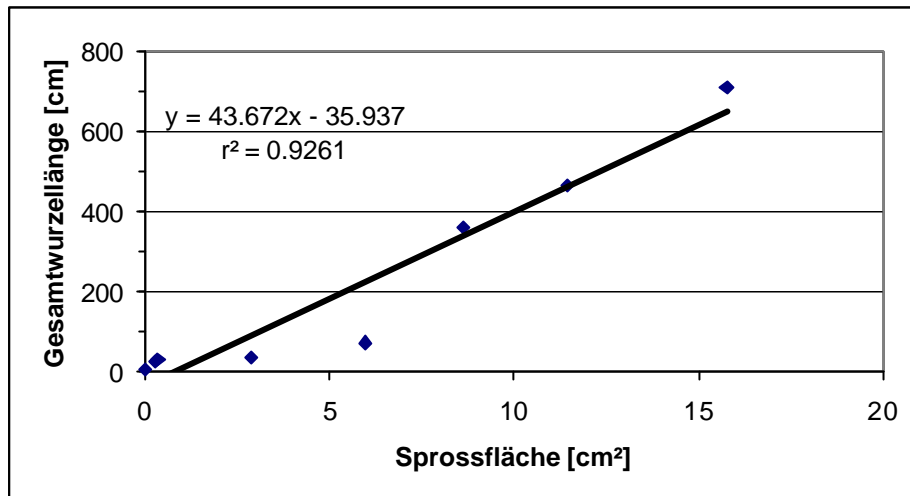


Abb.A16: Beziehung zwischen mittlerer Gesamtwurzellänge und Sprossfläche

Danksagung

Es sei mir gestattet, mich an dieser Stelle bei all jenen zu bedanken, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Herrn Prof. Dr. Kage für die Überlassung des Themas, die freizügigen Arbeitsbedingungen und die jederzeit gewährte Unterstützung bei der Anfertigung dieser Arbeit.

Michael Kohl, der seine Aufgabe als direkter Betreuer dieser Arbeit mit großer Begeisterung ausübte, mich das eine oder andere Mal durch gute Gespräche zurück zur „root-map“ führte und immer ein offenes Ohr für mich hatte.

Gunda Schnack, die durch ihre tatkräftige Unterstützung bei der praktischen Versuchsdurchführung maßgeblich zum Gelingen dieser Arbeit beitrug und gemeinsam mit Kirsten Schulz und Cordula Weise mir mit guten Tipps und Tricks zur Seite stand.

Allen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen der Abteilung Acker- und Pflanzenbau, die mir stets das Gefühl gaben ein vollwertiges Mitglied der Arbeitsgruppe zu sein und mit denen die Zusammenarbeit (bis jetzt 😊) immer heiter war. Noch mal sei Andreas Pacholski für die Rezension der Arbeit gedankt.

Meinen Freunden, die immer ein Fläschchen Bier und ein paar gute Worte für mich übrig hatten.

Last not least, ist es mir ein großes Anliegen mich bei meinen Eltern zu bedanken, die mir nicht nur finanziell dieses Studium ermöglicht haben.