

Untersuchungen zur Umweltabhängigkeit der stomatären Transpiration bei Reben

I. Beleuchtungsstärke und Luftfeuchtigkeit

von

H. DÜRING

Studies on the environmentally controlled stomatal transpiration in grape vines

I. Effects of light intensity and air humidity

S u m m a r y . — Growth chamber experiments were carried out to study the influence of light intensity and air humidity on stomatal transpiration of grape vines, var. Italia.

1. A reduction of light intensity from 6000 to 4300 and 3200 lx, respectively, led to an increase of diffusive resistance in a few minutes; when light intensity was raised again to 6000 lux stomata showed a decrease in their diffusive resistance.
2. An increase of air humidity from 51 to 92% exerted a decrease of diffusive resistance when grape vines were under water stress, while a decrease of air humidity from 92 to 58% caused an increase of diffusive resistance in stressed plants. Unstressed grape vines showed no alterations of diffusive resistance to changes in air humidity.
3. The investigations confirm the conception that stomatal regulation cannot be attributed to changes of a single environmental factor, but is the result of a complex interdependence of external and internal factors.

Einleitung

Messungen der Stomatareaktion nach Veränderung einzelner Umweltfaktoren erlauben Einblicke in die komplexe Dynamik der Stomataregulation und damit in einen Adaptationsmechanismus der Rebe, der sowohl die Photosyntheseleistung als auch den Wasserhaushalt berührt. Somit sind Untersuchungen zur Umweltabhängigkeit der stomatären Transpiration von ertrags- und ökophysiologischem Interesse (DÜRING 1976 a). In früheren, unter Laborbedingungen durchgeführten Versuchen konnte eine sehr deutliche Reaktion der stomatären Transpiration auf einen Licht-Dunkel-Wechsel nachgewiesen werden (DÜRING 1976 b). An dieses Ergebnis anknüpfend wird in der vorliegenden Arbeit die Reaktion der stomatären Transpiration auf Veränderungen der Beleuchtungsstärke sowie der Luftfeuchtigkeit untersucht.

Material und Methoden

Versuchspflanzen

Alle Untersuchungen wurden mit der Sorte Italia durchgeführt¹⁾. Nach einer Chinosolbehandlung wurden Zweiaugenstecklinge in feuchtem Torf bei etwa 25 °C

¹⁾ Für die Überlassung der Schnittreben sei Herrn Prof. Dr. FREGONI und Herrn Dr. SCIENZA (Istituto di Coltivazioni Arboree, Università Cattolica S.C., Piacenza, Italien) an dieser Stelle herzlich gedankt.

zur Bewurzelung veranlaßt. Die Lufttemperatur betrug während dieser 25—30 Tage 11—14 °C, um ein vorzeitiges Austreiben der Knospen zu verhindern. Anschließend wurde die Lufttemperatur zur Beschleunigung des Knospenaustriebs auf 25 °C (± 1) erhöht. Die weitere Anzucht der Versuchspflanzen wurde in Tontöpfen mit einem Torf-Sand-Gemisch (1 : 1 v/v) bei Wechselfemperaturen (Tag 25 °, Nacht 20 °C) und einer Tageslänge von 14 Stunden vorgenommen. Die Beleuchtung erfolgte durch Fluora-Lampen (Osram/77, 25 W) mit einer Beleuchtungsstärke von etwa 6000 lx in Höhe der Basalblätter.

Transpirationsmessung

Die Transpirationmessungen, die in allen Fällen an den Basalblättern von Pflanzen im 5/6-Blattstadium durchgeführt wurden, erfolgten mit einem Diffusionsporometer der Firma Lambda, Modell Li 60 (Einzelheiten bei VAN BAVEL *et al.* 1965 und KANEMASU *et al.* 1969). Mit den Messungen wurde jeweils 4 Stunden nach dem Einsetzen der Lichtphase begonnen. Alle Versuche wurden dreimal wiederholt. Das Wasserdefizit der Blätter (WD) wurde nach STOCKER (1929) bestimmt:

$$\text{WD} = \frac{\text{Sättigungsgehalt} - \text{Wassergehalt}}{\text{Sättigungsgehalt}} \times 100;$$

der Wassergehalt des Bodens wurde durch Trocknen bei 105 °C ermittelt.

Ergebnisse

1. Beleuchtungsstärke

Ein plötzlicher Licht-Dunkel-Wechsel übte in früheren Versuchen eine nachhaltige Wirkung auf die Stomatabewegungen aus: Die im Dunkeln weitgehend geschlossenen Stomata wurden mit dem Einschalten des Lichtes in wenigen Minuten geöffnet und ebenso rasch nach dem Ausschalten des Lichtes geschlossen. Zu Beginn der Licht- und Dunkelphasen waren hierbei jeweils stomatäre Oszillationen mit abnehmenden Amplituden feststellbar (DÜRING 1976 b). In der vorliegenden Arbeit wird der Einfluß einer Verminderung und Wiedererhöhung der Beleuchtungsstärke auf die Stomatabewegung untersucht. Aus Abb. 1 ist ersichtlich, daß die bei 6000 lx gehaltenen Pflanzen weitgehend geöffnete Stomata, d. h. eine niedrige diffusive Resistenz aufweisen. Eine Verminderung der Beleuchtungsstärke um 1700 lx auf 4300 lx läßt die diffusive Resistenz zunächst von etwa $r_s = 3,5$ auf etwa $r_s = 6,5$ ansteigen, doch stellen sich die Werte dann etwa bei $r_s = 4,5$ ein. Eine erneute Erhöhung der Beleuchtungsstärke auf 6000 lx bewirkt eine Abnahme der diffusiven Resistenz auf das Ausgangsniveau. Eine Verminderung der Beleuchtungsstärke um 2800 auf 3200 lx läßt die diffusive Resistenz in 25 Minuten um etwa das 3fache ansteigen, eine Wiedererhöhung auf 6000 lx bewirkt eine zunächst rasche, dann allmähliche Abnahme der diffusiven Resistenz. Die Ergebnisse zeigen, daß die diffusive Resistenz der Stomata auf eine Veränderung der Beleuchtungsstärke unmittelbar reagiert.

2. Relative Luftfeuchtigkeit

Eine Reaktion der Stomata auf Veränderungen der relativen Luftfeuchtigkeit wurde bereits bei zahlreichen Pflanzen beobachtet (GÄUMANN und JAAG 1939, AUBERT und ČATSKÝ 1970, DRAKE *et al.* 1970, OTTO und DAINES 1970), doch reagierten nicht alle Spezies in gleicher Weise. Zur Untersuchung dieser Frage bei Reben wurde die relative Luftfeuchtigkeit bei reichlich bewässerten Topfpflanzen (47 g Wasser/100 g

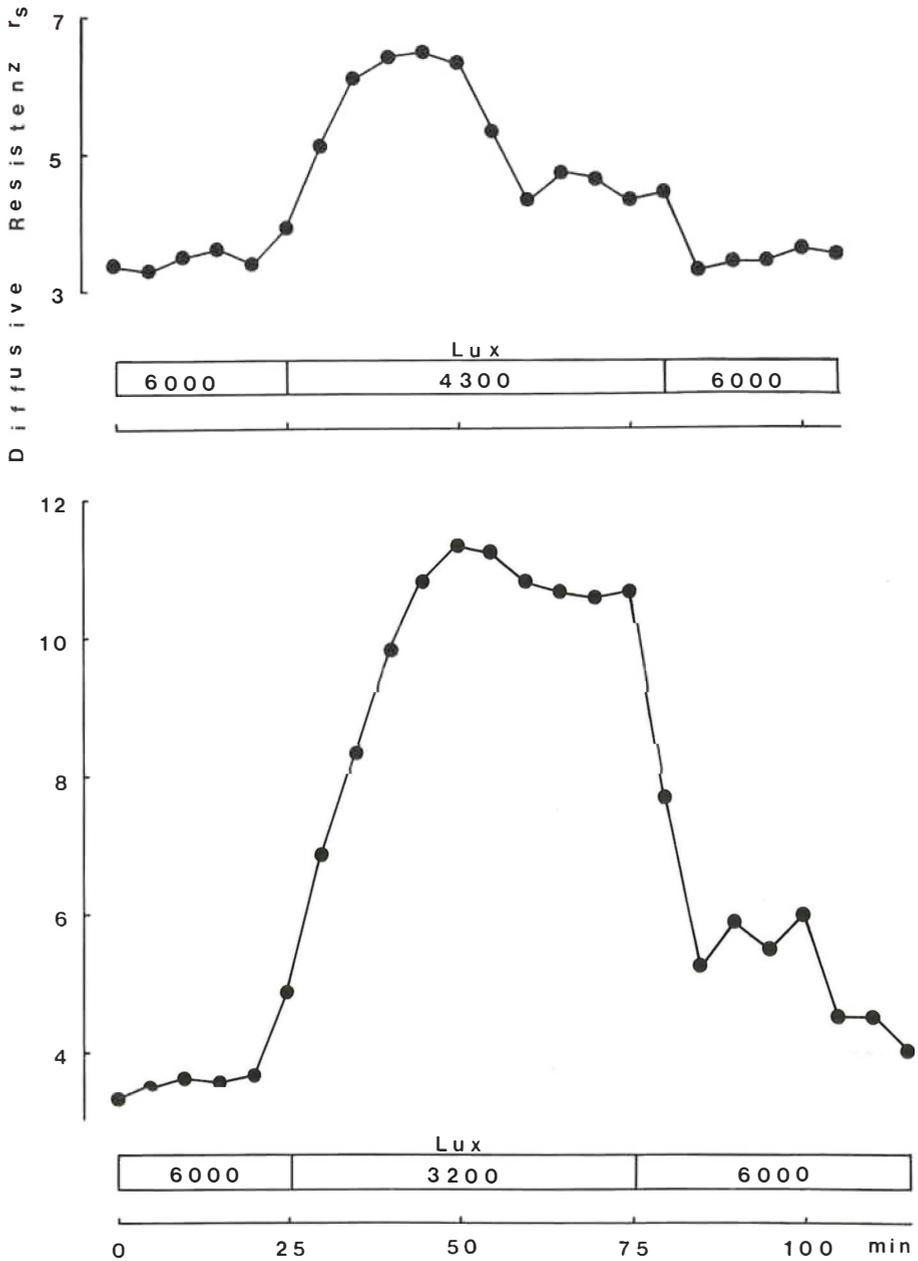


Abb. 1: Die Wirkungen einer Veränderung der Beleuchtungsstärke auf die diffusive Resistenz von Blättern der Sorte Italia. Mittelwerte aus drei Wiederholungen ($r_s \pm 8\%$).

Effects of changes in light intensity on diffusive resistance of leaves, var. Italia. Points are means of three measurements ($r_s \pm 8\%$).

Boden) und bei Topfpflanzen, deren Bodenfeuchtigkeit bei 33 g Wasser/100 g Boden (WD = 9,5%) lag, von 51% in 30 Minuten auf 92% erhöht und in den folgenden 70 Minuten wieder auf 58% gesenkt. Die Temperatur lag bei 25 °C (± 1). Aus Abb. 2 geht hervor, daß die hohe Transpirationsrate der reichlich bewässerten Pflanzen (A) durch eine Erhöhung bzw. Senkung der relativen Luftfeuchtigkeit offenbar keine Veränderung erfährt. Im Gegensatz dazu reagieren die Stomata der Pflanzen mit Wasserdefizit (B) deutlich: Mit steigender relativer Feuchtigkeit nimmt die diffusive Resistenz der Stomata ab und steigt mit abnehmender relativer Feuchtigkeit wieder an.

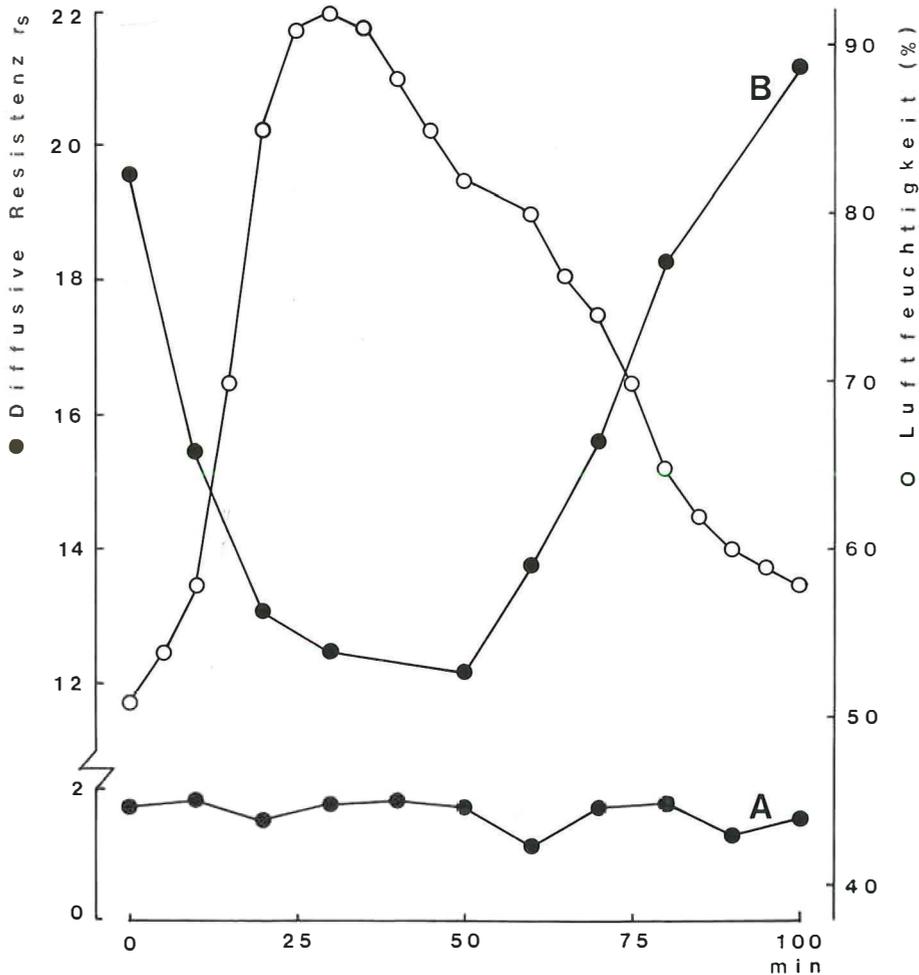


Abb. 2: Die Wirkungen einer Veränderung der relativen Luftfeuchtigkeit auf die diffusive Resistenz von Blättern der Sorte Italia. A = bewässerte Pflanzen, B = Wassermangelpflanzen. Mittelwerte aus drei Wiederholungen ($r_s \pm 8\%$).

Effects of changes in relative air humidity on diffusive resistance of leaves, var. Italia. A = watered plants, B = plants under water stress. Points are means of three measurements ($r_s \pm 8\%$).

Diskussion

Ähnlich wie auf einen Licht-Dunkel-Wechsel ist auch nach einer Erhöhung oder Verminderung der Beleuchtungsstärke, wie sie unter Freilandbedingungen in Form von Beschattung durch andere Blätter oder durch Wolkenbildung auftreten kann, ein overshoot-Effekt zu beobachten, dem dann Schwankungen der stomatären Öffnung folgen, bis schließlich ein den neuen Bedingungen angepaßtes Gleichgewicht erreicht ist. Die Ergebnisse zum Einfluß der Beleuchtungsstärke lassen nicht erkennen, ob es sich um eine direkte „photoaktive“ Stomatareaktion (STÄLFELD 1956, HEATH 1975) oder um eine über die Photosynthese und CO_2 -Konzentration gesteuerte Lichtwirkung (RASCHKE 1975, HEATH 1975) handelt.

Die Untersuchungen zum Einfluß der relativen Luftfeuchtigkeit auf die stomatäre Transpiration lassen eine deutliche Abhängigkeit nur bei den unzureichend mit Wasser versorgten Pflanzen erkennen. Diese Beobachtung stimmt mit den Ergebnissen LANGES *et al.* (1971) und SCHULZES *et al.* (1972) überein, die bei *Prunus armeniaca* und anderen Spezies mit zunehmender Luftfeuchtigkeit eine abnehmende diffusive Resistenz und mit abnehmendem Feuchtigkeitsgehalt der Luft eine Zunahme der diffusiven Resistenz feststellten. Bei diesen Untersuchungen waren die Reaktionen auf Veränderungen der Luftfeuchtigkeit um so ausgeprägter, je geringer die Wasserversorgung der Pflanze war; dies würde die an Reben gefundenen Reaktionsunterschiede reichlich bewässerter und unzureichend bewässerter Pflanzen erklären. Überraschend erscheint die wiederholt beobachtete Tatsache, daß sich die Stomata der Wassermangelpflanzen trotz des abnehmenden Blattwassergehaltes mit zunehmender Luftfeuchtigkeit öffnen (RASCHKE 1970). Dies schließt nach SCHULZE *et al.* (1972) eine Stomataregulation über das Wasserpotential des Blattgewebes aus und deutet auf eine direkte Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Stomata hin. Ob es sich hierbei tatsächlich um eine „peristomatäre Transpiration“ handelt, wie SCHULZE *et al.* (1972) vermuten, muß weiterhin offen bleiben. Der Befund einer direkten Wirkung der Luftfeuchtigkeit untermauert jedoch die Vorstellung SEYBOLDS (zit. bei LANGE *et al.* 1971) und MAERCKERS (1965), die den Stomata eine Funktion als „Feuchtigkeitssensoren“ beimessen (LANGE *et al.* 1971).

Eine Übertragung der hier wiedergegebenen Ergebnisse auf die Verhältnisse im Freiland ist nicht uneingeschränkt möglich (WALTER und KREB 1970), doch verdeutlichen die dargestellten Beziehungen erneut, daß die komplexe Regulation des Stomatamechanismus nicht monokausal auf die Veränderung eines Umweltfaktors zurückführbar ist, da direkte und indirekte Umweltwirkungen häufig nur schwer zu unterscheiden sind (ZELITSCH 1969).

Zusammenfassung

Bei der Sorte Italia wurde unter Klimaschrankbedingungen der Einfluß der Beleuchtungsstärke und der Luftfeuchtigkeit auf die stomatäre Transpiration untersucht.

1. Eine Verminderung der Beleuchtungsstärke von 6000 lx um 1700 bzw. 2800 lx führte in wenigen Minuten zu einer Erhöhung der diffusiven Resistenz; wurde die Beleuchtungsstärke wieder auf ihre Ausgangswerte erhöht, so reagierten die Stomata mit einer Senkung der diffusiven Resistenz.
2. Eine Erhöhung der relativen Luftfeuchtigkeit von 51 auf 92% führte bei Wassermangelpflanzen zu einer Abnahme der diffusiven Resistenz, eine Senkung der relativen Luftfeuchtigkeit auf 58% zu einer Erhöhung der diffusiven Resistenz; ausreichend bewässerte Reben zeigten keine Änderung ihrer diffusiven Resistenz.

3. Die Untersuchungen bestätigen die Vorstellung, daß die stomatäre Regulation nicht der Veränderung eines einzelnen Umweltfaktors zuzuschreiben ist, sondern daß sie aus einer komplexen Interdependenz äußerer und innerer Zustände resultiert.

Literatur

- AUBERT, B. and ČATSKÝ, J., 1970: The onset of photosynthetic CO₂ influx in banana leaf segments as related to stomatal diffusion resistance at different air humidities. *Photosynthetica* 4, 254—256.
- VAN BAVEL, C. H. M., NAKAYAMA, F. S. and EHRLER, W. L., 1965: Measuring transpiration resistance of leaves. *Plant Physiol.* 40, 535—540.
- DRAKE, B. G., RASCHKE, K. and SALISBURY, F. B., 1970: Temperatures and transpiration resistances of *Xanthium* leaves as affected by air temperature, humidity and wind speed. *Plant Physiol.* 46, 324—330.
- DÜRING, H., 1976 a: Innere und äußere Faktoren der Spaltöffnungsregulation bei Reben. Sammelreferat. *Wein-Wiss.* (im Druck).
- — , 1976 b: Untersuchungen zur Regulation der Stomatabewegungen bei Blättern von *Vitis vinifera* L. *Angew. Bot.* 50, 61—70.
- GÄUMANN, E. und JAAG, O., 1939: Über die stomatäre Transpiration von *Phyllitis scolopendrium* (L.) NEWM. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 57, 2—20.
- HEATH, O. V. S., 1975: *Stomata*. Oxford University Press, London.
- KANEMASU, E. T., THURTELL, G. W. and TANNER, C. B., 1969: Design, calibration and field use of a stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol.* 44, 881—885.
- LANGE, O. L., RÖSCH, R., SCHULZE, E.-D. and KAPPEN, L., 1971: Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100, 76—86.
- MAERCKER, U., 1965: Zur Kenntnis der Transpiration der Schließzellen. *Protoplasma* 60, 61—78.
- OTTO, H. W. and DAINES, R. H., 1969: Plant injury by air pollutants: Influence of humidity on stomatal apertures and plant responses to ozone. *Science* 163, 1209—1210.
- RASCHKE, K., 1970: Stomatal responses to pressure changes and interruptions in the water supply of detached leaves of *Zea mays* L. *Plant Physiol.* 45, 415—423.
- — , 1975: Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26, 309—340.
- SCHULZE, E.-D., LANGE, O. L., BUSCHBOM, U., KAPPEN, L. and EVENARI, M., 1972: Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108, 259—270.
- STÄLFELD, M. G., 1965: Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. III, 351—426. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- STOCKER, O., 1929: Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. *Planta* 7, 382—387.
- WALTER, H. und KREB, K., 1970: Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre öko-physiologische Bedeutung. Springer-Verlag, Wien, New York.
- ZELITSCH, J., 1969: Stomatal control. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 329—350.

Eingegangen am 31. 3. 1976

Dr. H. DÜRING
BFA für Rebenzüchtung
Geilweilerhof
D — 6741 Siebeldingen