

Untersuchungen über den Einfluß wechselnder Bodenwasserversorgung auf die Photosyntheseintensität und den Diffusionswiderstand bei Rebblättern

von

W. HOFÄCKER

Investigations on the influence of changing soil water supply on the photosynthesis intensity and the diffusive resistance of vine leaves

S u m m a r y . — On the cultivars Aris and Müller-Thurgau planted in pots, photosynthesis, leaf diffusive resistance, water and chlorophyll content — influenced by changing soil water supply — were investigated on 4 dates.

- 1) Decreasing soil water supply reduces the net photosynthesis rate of Aris vines from 15.6 to 5.1, of Müller-Thurgau without fruits from 13.1 to 6.2 and of fruit-bearing Müller-Thurgau from 17.1 to 11.8 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹. A significant reduction of the photosynthesis is only observed below 50—60% water capacity.
- 2) When decreasing water supply the leaf diffusive resistance increases on an average from 5.6 to > 25 (Aris); from 7.1 to 12.6 (Müller-Thurgau without fruits); from 4.6 to 9.2 cm sec⁻¹ (Müller-Thurgau with fruits).
- 3) At all levels of soil moisture the cultivar Aris shows a higher net photosynthesis rate and a lower leaf diffusive resistance than Müller-Thurgau.
- 4) Vines with fruits always show a higher net photosynthesis rate and a lower leaf diffusive resistance than vines without clusters.
- 5) Reduction of the soil water supply effects a decrease in the water content of leaves up to 2.7%, of shoots up to 7.2% and of roots up to more than 20%. The water content in the leaves of the cultivar Aris is not diminished, not even by extreme soil dryness.
- 6) The chlorophyll content ranges between 4.36 and 5.42 mg/g fresh weight (Aris) and 2.96 and 3.54 mg/g fresh weight (Müller-Thurgau) respectively. Only the cultivar Aris shows an alteration depending on water supply. At first, decreasing soil moisture effects an increase and then, however, extreme dryness causes a decrease in the chlorophyll concentration of the leaves.

1. Einleitung

Für den Ertrag ist die Bodenwasserversorgung von besonderer Bedeutung. Selbst in unserem Klimaraum mit meist ausreichenden Niederschlägen kann daher eine Zusatzberegnung durchaus zur Ertrags- und auch Qualitätsverbesserung führen (KLENK *et al.* 1948, BURCKHARDT 1961, BRÜDLMAYER 1968, KIEFER und STEINBERG 1974). Die Rolle, die hierbei die Wasserversorgung spielt, ist sehr vielfältig und reicht von der Aufrechterhaltung des vegetativen Wachstums bis hin zur Translokation der Assimilate vom Blatt in die Traube.

In der vorliegenden Arbeit soll daher der Einfluß der Bodenfeuchte auf die Photosyntheseintensität bei traubentragenden und nichttraubentragenden Reben aufgezeigt werden.

2. Material und Methoden

Als Versuchspflanzen dienten 1jährige Stecklinge der Rebsorte Aris und Grünstecklinge der Rebsorte Müller-Thurgau, die in einer Mischung aus Braunerde, Torf und Quarzsand (4 : 1 : 0,5) in 6-l-Mitscherlich-Kulturgefäße eingepflanzt waren und im Gewächshaus unter einheitlichen Bedingungen kultiviert wurden. Die Düngung erfolgte im 4wöchigen Turnus mit 2 g Hakaphos/Pflanze. Als Grundlage für die Bemessung der Wassergaben wurde jeweils vor Versuchsbeginn direkt aus den Kulturgefäßen eine Bodenprobe entnommen und die Wasserkapazität bestimmt (SCHLICHTING und BLUME 1966). Sodann wurde entsprechend den angestrebten Bodenfeuchtestufen unter Berücksichtigung des Pflanzengewichtes und des Zuwachses das Sollgewicht der Töpfe ermittelt und während der Versuchsdauer in 2- bis 3tägigem Abstand kontrolliert. Zwischenzeitlich wurden Standardwassermengen verabreicht.

Die Photosynthese wurde in Anlehnung an SAUTTER (1971) gemessen; anstelle geschlossener Küvetten wurden jedoch halboffene Pflanzenküvetten¹⁾ aus Plexiglas verwendet (vgl. KRIEDEMANN und SMART 1971), die in einen Pflanzenwuchsschrank installiert und durch diesen klimatisiert wurden (20 °C; 70% r.F.; 50 klx). Die Küvetten sind so konstruiert, daß sie stets ein definiertes Blattsegment einschließen. Die Versuchsdauer betrug 2 Stunden, dieser ging eine Adaptationszeit der Pflanzen von mehreren Stunden in einem abgedunkelten Thermostaten voraus.

Die Messung des Blattdiffusionswiderstandes erfolgte unmittelbar nach Beendigung der Photosynthesemessung am gleichen Blatt mit einem Diffusive Resistance-Meter der Lambda Instruments Corporation. Hierbei wird über einen LiCl-Fühler die Wasserdampfabgabe (v. BAVEL *et al.* 1965) eines Blattsegmentes bestimmt. Die Chlorophyllbestimmung wurde in Anlehnung an STEUBING (1965) vorgenommen.

3. Ergebnisse

3.1. Einfluß der Wasserversorgung auf die Photosynthese und den stomatären Diffusionswiderstand bei nicht fruchtenden Pflanzen

Eine abnehmende Bodenwasserversorgung der Rebe führt zu einer beachtlichen Reduktion der Nettophotosyntheserate (NPR), und zwar bei der Sorte Aris im Mittel von 4 Meßterminen (Tabelle 1) von 15,5 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ auf 5,3 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ bei gleichzeitiger Herabsetzung der Bodenfeuchte von 100% WK auf 25% WK. Ähnlich deutlich ist auch die Verminderung der NPR bei der Rebsorte Müller-Thurgau (Tabelle 2). Hier verursachte eine Verminderung der Wasserkapazität von 100% auf 30% eine Reduktion der NPR von 13,1 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ auf 6,2 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹.

Wenngleich eine geringfügige Einschränkung der Bodenwasserversorgung bereits zum Rückgang der NPR führt, so ist doch deutlich zu erkennen, daß sie erst beim Unterschreiten einer Wasserkapazität von 60—50% auch statistisch signifikant vermindert ist, so daß bei extremer Trockenheit nur noch NPR zwischen 33% und 47% der Optimalwerte erreicht werden. Des weiteren ist zu beobachten, daß die Herabsetzung der NPR mit andauernder Bodentrockenheit zunehmend deutlicher wird. So wird sie bei Aris (Tabelle 1) zu Versuchsbeginn von 100% auf 37%, zu Versuchsende jedoch von 100% auf 17% reduziert. Für Müller-Thurgau liegen die ver-

¹⁾ Die Anfertigung der Küvetten wurde dankenswerterweise von der Technischen Zentrale der Universität Hohenheim übernommen.

Tabelle 1

Nettophotosyntheserate und stomatärer Diffusionswiderstand von Rebblättern der Sorte Aris in Abhängigkeit von der Wasserversorgung (1975)
 Net photosynthesis rate and stomatal diffusive resistance of vine leaves of the cultivar Aris depending on water supply (1975)

Wasser- versorgung % WK	a) ¹⁾	rel.	b	rel.	c	rel.	d	rel.	\bar{x}	rel.
Nettophotosyntheserate [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]										
100	19,2	100	16,2	100	13,5	100	13,5	100	15,6	100
75	18,7	97	14,2	87	12,7	94	12,9	98	14,6	94
50	16,6	87	13,5	83	11,4	84	12,3	94	13,5	87
25	7,1	37	5,1	32	5,9	44	2,3	17	5,1	33
\bar{x}	15,4		12,3		10,9		10,3		—	
GD 5%: 1,7										
Stomatärer Diffusionswiderstand [cm sec ⁻¹]										
100			3,3	100	7,2	100	6,2	100	5,6	100
75			5,0	151	6,7	93	8,4	136	6,7	120
50			6,4	194	8,4	169	10,4	167	8,4	151
25			>25,0	750	>25,0	346	>25,0	405	>25,0	>450
GD 5%: 1,9										

Beginn der Wasserzuteilung 2. 6.

- ¹⁾ Meßperioden: a: 19.—20. 6.
 b: 2.—5. 7.
 c: 17.—25. 7.
 d: 5.—6. 8.

Messungen an 8 Pflanzen, 7.—10. Blatt von der Triebbasis gezählt.

gleichbaren Werte zu Versuchsbeginn bei 100% und 56% und zu Versuchsende bei 100% und 36%. Dies dürfte, neben einem Alterseffekt, u. a. auch durch eine verminderte Stomatareaktionsfähigkeit infolge unzureichender Wasserversorgung bedingt sein.

Mit zunehmender Bodentrockenheit war auch eine signifikante Erhöhung des stomatären Diffusionswiderstandes (SDW) verbunden, und zwar — wie die Tabellen 1 und 2 zeigen — im Mittel von 5,6 auf > 25 cm sec⁻¹ (Aris) und von 7,1 auf 12,6 cm sec⁻¹ (Müller-Thurgau). Vergleichbar der Reaktion der NPR ist auch bei diesem Parameter ein verstärkter Einfluß abnehmender Bodenfeuchte erst ab 60% bzw. 50% der Wasserkapazität zu erkennen. Mit fortschreitender Versuchsdauer nimmt der relative Anstieg des SDW ab. Auch diese Reaktion dürfte vermutlich auf die bereits angedeutete verminderte Stomatareaktionsfähigkeit bei anhaltender Trockenheit zurückzuführen sein. Beim Vergleich der NPR mit dem SDW ist ein hohes Maß an Übereinstimmung zu erkennen: Hohe NPR treten nur bei geringem SDW und umgekehrt auf. Hierzu wurden auch die in Tabelle 3 zusammengestellten Korrelations- und Regressionskoeffizienten berechnet.

Die in den Tabellen 1 und 2 wiedergegebenen Befunde lassen deutliche Sortenunterschiede erkennen. So liegt das Niveau der NPR bei Aris über jenem von Müller-Thurgau. Entsprechend ist auch der SDW bei Aris geringer als bei Müller-Thurgau. Die in diesem Zusammenhang interessante Frage, welche der beiden Sorten Wasserknappheit am ehesten toleriert, kann aufgrund der voneinander abweichenden

Tabelle 2

Nettophotosyntheserate und stomatärer Diffusionswiderstand von Rebblättern der Sorte Müller-Thurgau in Abhängigkeit von der Wasserversorgung (1975)

Net photosynthesis rate and stomatal diffusive resistance of vine leaves of the cultivar Müller-Thurgau depending on water supply (1975)

Wasser- versorgung % WK	a ¹⁾	rel.	b	rel.	c	rel.	\bar{x}	rel.
Nettophotosyntheserate [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]								
100	14,4	100	13,2	100	11,7	100	13,1	100
60	11,6	81	11,0	83	8,5	72	10,4	79
30	8,1	56	6,2	47	4,2	36	6,2	47
\bar{x}	11,4		10,1		8,1			
GD 5% : 0,95								
Stomatärer Diffusionswiderstand [cm sec ⁻¹]								
100	5,1	100	6,8	100	9,4	100	7,1	100
60	4,8	94	7,0	103	12,2	129	8,0	112
30	10,0	195	11,9	176	16,0	169	12,6	177
\bar{x}	6,6		8,6		12,6			
GD 5% : 1,27								

Beginn der Wasserzuteilung 25. 8.

¹⁾ Meßperioden: a: 10.—15. 9.

b: 26.—29. 9.

c: 22.—25. 10.

Messungen an 10 Pflanzen, 7.—10. Blatt von der Triebbasis gezählt.

Tabelle 3

Korrelations- (r) und Regressionskoeffizienten (b) zwischen der Nettophotosyntheserate und dem stomatären Diffusionswiderstand bei der Rebsorte Müller-Thurgau (1975)

Correlation (r) und regression (b) coefficients between the net photosynthesis rate and the stomatal diffusive resistance of the cultivar Müller-Thurgau

	Mit Trauben			Ohne Trauben		
	a ¹⁾	b	c	a	b	c
r	-0,32	-0,53**	-0,57**	-0,46*	-0,71**	-0,52**
b	-0,30	-0,72	-0,38	-0,38	-0,80	-0,35

¹⁾ Meßperioden, vgl. Legende Tab. 2.

* Signifikant bei P = 5%.

** Signifikant bei P = 1%.

den Bodenfeuchtestufen nicht eindeutig beantwortet werden. Doch deutet der Vergleich der Relativwerte der NPR bei abnehmender Bodenfeuchte die allgemein bekannte, geringere Trockentoleranz der Sorte Müller-Thurgau an.

Von Bedeutung ist ferner noch die Frage, wie sich die NPR der Rebe bei erneuter Wassergabe nach vorausgegangener Trockenheit verhält. Hierzu wurde ein Versuch mit der Rebsorte Aris angesetzt. Nach einer optimalen Anzucht wurde der Bodenwassergehalt für die Dauer von 4 bzw. 6 Wochen auf 25% WK herabgesetzt. Danach erfolgte erneut eine optimale Wasserversorgung der Pflanzen. Wie aus Abb.

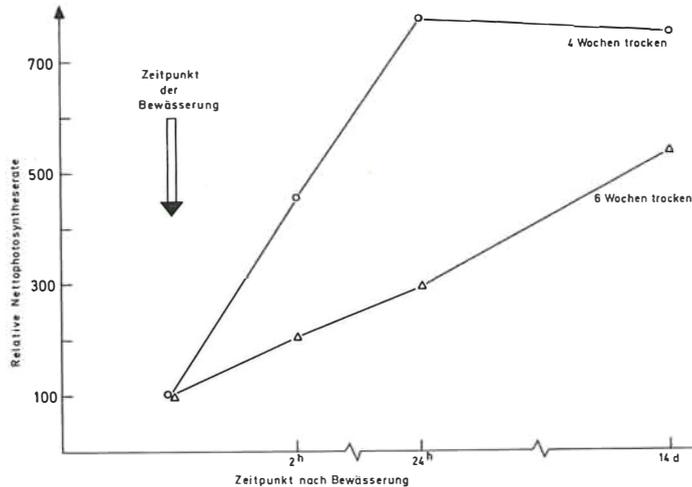


Abb. 1: Restitution der Nettophotosyntheserate nach Trockenstress bei der Rebsorte Aris (1975).

Restitution of the net photosynthesis rate of the cultivar Aris as a result of stress caused by dryness (1975).

1 hervorgeht, besteht zwischen der Restitution der NPR und der Dauer der Trockenheit eine enge Beziehung. Während Pflanzen nach 4wöchiger Trockenheit einen raschen Anstieg der Photosynthese zeigen — nach 24 h erreichen sie bereits ihr endgültiges Niveau — steigt die NPR nach 6wöchiger Trockenheit nur sehr langsam an. Selbst nach 14 d war das Niveau der Pflanzen mit nur 4 Wochen Trockenheit noch nicht erreicht. Der Versuch wurde 14 d nach der erneuten Bewässerung abgebrochen, so daß keine Befunde über den weiteren Verlauf der NPR vorliegen. Das Photosyntheseniveau der ständig optimal mit Wasser versorgten Pflanzen liegt $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ höher als bei jenen, die einem Trockenstress unterworfen wurden.

3.2. Einfluß der Wasserversorgung auf die Photosynthese und den stomatären Diffusionswiderstand bei traubentragenden Pflanzen

Die bisher vorgelegten Ergebnisse wurden an vegetativ wachsenden Versuchspflanzen gewonnen. Einige Beobachtungen deuteten darauf hin, daß sich traubentragende Pflanzen bei Wassermangel zumindest quantitativ anders verhalten als Pflanzen ohne Früchte. Eine Überprüfung dieser Frage bestätigte diese Vermutung, wie die in Abb. 2 wiedergegebenen Versuchsdaten an der Rebsorte Müller-Thurgau zeigen. Traubentragende Pflanzen wiesen stets eine höhere NPR und einen geringeren SDW auf als traubenlose Pflanzen, gleichgültig welche Bodenfeuchte vorlag. Im Mittel aller Meßtermine führte hier eine Verminderung der Wasserkapazität von 100% auf 30% zu einer Reduktion der NPR von $17,1 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ auf $11,8 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$, während der SDW von $4,6 \text{ cm sec}^{-1}$ auf $9,2 \text{ cm sec}^{-1}$ anstieg. Zunehmende Bodentrockenheit kommt bei Pflanzen mit Trauben weniger stark zum Ausdruck: So wird z. B. bei einer WK von 30% im Mittel aller Termine bei traubentragenden Pflanzen eine NPR von $11,8 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ (69%) erreicht, gegenüber einer NPR von $6,18 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ (47%) bei traubenlosen Pflanzen. Ebenso ist auch bei traubentragenden Pflanzen die Verminderung der photosynthetischen Aktivität mit zunehmendem Pflanzenalter weniger stark ausgeprägt. Ent-

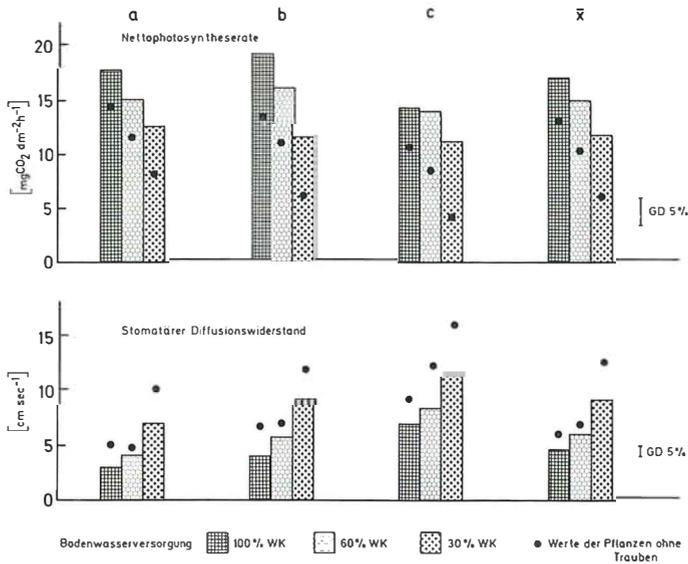


Abb. 2: Nettophotosyntheserate und stomatärer Diffusionswiderstand von Rebblättern der Rebsorte Müller-Thurgau „mit Trauben“ in Abhängigkeit von der Wasserversorgung (1975). Legende vgl. Tabelle 2.

Net photosynthesis rate and stomatal diffusive resistance of vine leaves of the cultivar Müller-Thurgau “with grapes” depending on water supply (1975). Legend cf. Table 2.

sprechend umgekehrt ist die Reaktion des SDW. Gleichwohl läßt abnehmende Bodenwasserversorgung den SDW bei traubentragenden Pflanzen relativ stärker ansteigen: $4,6 \text{ cm sec}^{-1}$ (100%) auf $9,2 \text{ cm sec}^{-1}$ (198%), gegenüber $7,1 \text{ cm sec}^{-1}$ (100%) auf $12,6 \text{ cm sec}^{-1}$ (177%) bei traubenlosen Pflanzen.

3.3. Einfluß der Wasserversorgung auf den Wasser- und Chlorophyllgehalt von Reborganen

Bei der Rebsorte Müller-Thurgau wird mit abnehmender Wasserversorgung der Wassergehalt¹⁾ von Blättern und Sproßachsen um 2,5–6,1%, derjenige der Wurzeln sogar um über 20% herabgesetzt (Tabelle 4). Die Sorte Aris zeigt zwar bei den Sproßachsen und Wurzeln ebenfalls einen verminderten Wassergehalt (um 7,2–8,5%), nicht jedoch bei den Blättern. Im gewissen Gegensatz zu NPR und SDW ist hier der Behandlungseinfluß bereits bei wenig verminderter Bodenwasserkapazität deutlich zu erkennen.

Die untersuchten Chlorophyllgehalte (a + b)¹⁾ der Blätter (Tabelle 5) liegen zwischen 4,36 und 5,42 mg/g FG (Aris) bzw. 2,96 und 3,54 mg/g FG (Müller-Thurgau) und somit im oberen Bereich der von WILLSTAETTER und STOLL (1913) und WILBERG (persönliche Mitteilung) genannten Mittelwerte von 0,15–0,35% des Frischgewichtes. Auch bei Verwendung der Blattfläche als Bezugsmaß liegen die Chlorophyllgehalte deutlich über jenen, die von KRIEDEMANN (1968) und KRIEDEMANN *et al.* (1970) mitgeteilt wurden.

Im einzelnen war bei der Rebsorte Aris mit abnehmender Bodenfeuchte zunächst ein leichter Anstieg des Chlorophyllgehaltes zu erkennen — er könnte durch

¹⁾ Die Wasser- und Chlorophyllgehalte wurden lediglich beim letzten Meßtermin bestimmt

Tabelle 4

Wassergehalt in Abhängigkeit von der Bodenwasserversorgung bei den Sorten Aris und Müller-Thurgau (1975)

Water content depending on the soil water supply of the cultivars Aris and Müller-Thurgau (1975)

Wasser- versorgung %WK	Blatt %	Sproßachse %	Wurzel %
Aris			
100	67,8	67,4	82,3
75	64,7	64,2	83,0
50	65,9	62,4	81,6
25	67,9	60,2	73,8
Müller-Thurgau mit Trauben			
100	75,3	65,5	81,4
60	73,8	63,5	74,5
30	72,6	63,0	56,8
Müller-Thurgau ohne Trauben			
100	75,5	65,7	84,3
60	73,2	62,2	71,6
30	72,7	59,6	63,5

Tabelle 5

Der Chlorophyllgehalt der Blätter in Abhängigkeit von der Bodenwasserversorgung bei den Sorten Aris und Müller-Thurgau (1975)

The chlorophyll content in leaves depending on the soil water supply of the cultivars Aris and Müller-Thurgau (1975)

Wasser- versorgung % WK	a ¹⁾	mg/g FG			mg/100 cm ² Blattfläche				
		b ²⁾	a + b	a/b	a	b	a + b	a/b	
Aris									
100	4,08	1,06	5,14	3,84	7,68	2,01	9,67	3,82	
75	4,09	1,08	5,17	3,78	8,16	2,17	10,33	3,76	
50	4,27	1,15	5,42	3,71	8,70	2,35	11,05	3,70	
25	3,57	0,81	4,38	4,40	7,68	1,76	9,44	4,36	
Müller-Thurgau mit Trauben									
100	2,81	0,73	3,54	3,84	3,44	0,89	4,33	3,86	
60	2,41	0,61	3,02	3,95	3,08	0,78	3,86	3,94	
30	2,80	0,73	3,53	3,83	3,34	0,89	4,23	3,75	
Müller-Thurgau ohne Trauben									
100	2,52	0,60	3,12	4,20	3,21	0,77	3,98	4,16	
60	2,27	0,69	2,96	3,28	2,89	0,88	3,78	3,28	
30	2,71	0,69	3,39	3,92	3,46	0,88	4,34	3,93	

¹⁾ Chlorophyll a

²⁾ Chlorophyll b

ein vermindertes Blattflächenwachstum verursacht sein —, der unter extremer Trockenheit dann allerdings wieder abnahm; eine ähnliche Reaktion konnte bereits früher bei der Rebsorte Bacchus nachgewiesen werden (HOFÄCKER 1974). Die Rebsorte Müller-Thurgau hingegen zeigte die niedrigsten Chlorophyllgehalte bei 60% Wasserkapazität, während bei 100% und 30% jeweils höhere Gehalte festgestellt wurden. Hier könnten Veränderungen in der Blattstruktur als Folge einer Adaptationsreaktion die eigentliche Ursache sein.

4. Diskussion

In den meisten bisher vorliegenden Untersuchungen zeigte sich bei der Einschränkung der Wasserversorgung auch eine Reduktion der Photosyntheseintensität (LOUSTALOT 1945, WOODHAMS und KOZLOWSKI 1954, BARNER 1954, BRIX 1962, EL-SHARKAWY und HESKETH 1964, BOYER 1970, 1971, SCHULZE *et al.* 1972 a, b, REGEHR *et al.* 1975). Bei Reben konnten SCHANDERL (1930), GEISLER (1963), KOBAYASHI *et al.* (1963), KRIEDEMANN und SMART (1971) und MAGRISO und SLAVCHEVA (1975) den gleichen Sachverhalt zeigen, und auch die hier vorgelegten Ergebnisse weisen den engen Zusammenhang zwischen Wasserversorgung und Photosynthese nach. Mit besonderem Nachdruck sollte jedoch auf die Tatsache verwiesen werden, daß unter den gegebenen Versuchsbedingungen die NPR erst unterhalb einer Wasserkapazität von 60—50% signifikant vermindert wird. MAGRISO und SLAVCHEVA (1975) kamen bei Gefäßversuchen zu gleichen Ergebnissen; auch KRIEDEMANN und SMART (1971) beobachteten erst dann einen stärkeren Abfall der NPR, wenn ein Wasserpotential von —13 bar unterschritten wurde, und in eigenen Untersuchungen (HOFÄCKER 1974) an der Rebsorte Bacchus war erst bei extremer Bodentrockenheit (pF 3,8) ein Rückgang der Photosyntheseintensität festzustellen. Andererseits dürfen die Befunde bei mäßigem Wassermangel (100—60% WK), also die relativ geringe Reduktion der NPR, nicht darüber hinwegtäuschen, daß sie über die Gesamtvegetationszeit hinweg zweifelsohne zu Ertragsdepressionen führt.

Parallel zur NPR wurde auch das Verhalten des Blattdiffusionswiderstandes bei den einzelnen Bodenfeuchtestufen verfolgt. Unter Zugrundelegung der bei WALTER und KREB (1970) dargestellten Zusammenhänge und der experimentellen Befunde von SCHULZE *et al.* (1972 c) sowie REGEHR *et al.* (1975) darf unter Vernachlässigung der kutikulären Transpiration die Höhe der Wasserdampfabgabe als Maß für die stomatare Transpiration bzw. für den Grad der Stomataöffnung aufgefaßt werden. Hier tritt natürlich die Frage auf, ob dabei auch zur Photosyntheserate eine kausale Beziehung besteht, oder ob für Wasserdampf und CO₂ unterschiedliche Durchgangswiderstände existieren (vgl. SCHULZE *et al.* 1972 b und BRAVDO *et al.* 1972).

In den hier vorgelegten Befunden erfährt der SDW bei abnehmender Bodenfeuchte eine deutliche Erhöhung, während die NPR entsprechend reduziert wurde, wie dies auch KRIEDEMANN und SMART (1971) beobachteten und wie es aufgrund abgeleiteter Ergebnisse von EL-SHARKAWY und HESKETH (1964), BOYER (1971), SMART (1974) sowie REGEHR *et al.* (1975) zu erwarten war. Als weiteres Indiz der engen Beziehungen zwischen NPR und SDW dürfen auch die signifikanten Korrelations- und Regressionskoeffizienten gewertet werden.

Die Tatsache, daß traubentragende Pflanzen, gleichgültig welche Bodenwasserversorgung vorliegt, immer eine höhere NPR und einen geringeren SDW aufweisen als nicht fruchtende Pflanzen, ist wegen der Konkurrenz zwischen vegetativem Wachstum und Fruchtwachstum vor allem auch für die weinbauliche Praxis von Bedeutung.

Über höhere Photosyntheseraten sowie mehr bzw. weiter geöffnete Stomata und geringere Gasdiffusionswiderstände bei fruchttragenden gegenüber nichtfruchttragenden Pflanzen wurde bereits mehrfach berichtet (KAZARYAN *et al.* 1965, HANSEN 1967, 1969, 1970, 1971, LENZ und DAUNICHT 1970, 1971, TUNSUWAN und BÜNEMANN 1973, HOFFMANN und LENZ 1974). Die Rebe scheint aufgrund der vorliegenden Befunde auch zu den Pflanzen zu zählen, die diesem Reaktionsmuster folgen. Als Gründe für dieses Verhalten werden die höheren Assimilat- bzw. Saccharose- und Stärkegehalte in den Blättern (LENZ und WILLIAMS 1973, HOFFMANN und LENZ 1974) angesehen. Dabei stellt man sich einerseits einen gewissen Rückstau an Inhaltsstoffen vor, andererseits ist auch an einen Feedback-Mechanismus zu denken, bei dem enzymatische Vorgänge, die an der weiteren Einschleusung der photosynthetischen Primärprodukte in den Stoffwechsel beteiligt sind, blockiert sein könnten. Gleichzeitig könnte die Stärkeanreicherung in den Chloroplasten, wie es HOFFMANN *et al.* (1975) in elektronenmikroskopischen Untersuchungen zeigten, deren optimale Lichtabsorption behindern. LENZ (1976) stellt hierzu auch die erhöhte Photorespiration bei nichtfruchtenden Pflanzen als Erklärungsmöglichkeit zur Diskussion. Nicht zuletzt ist natürlich auch über Phytohormone ein Einfluß zu erwarten (vgl. ALLEWELDT *et al.* 1975), wobei besonders an die Früchte als Träger der Sinkaktivität und -kapazität zu denken ist.

Für das gleichzeitig veränderte Verhalten der Stomata mit seinen Auswirkungen auf den Gasdiffusionswiderstand kann nach STRÄLFELT (1966) eine passive Schließreaktion angenommen werden, wobei die höheren Blattkohlenhydratgehalte bei nichtfruchtenden Pflanzen — letzteres konnte gleichfalls in den durchgeführten Experimenten festgestellt werden — die osmotischen Verhältnisse so verändern, daß es zu einem teilweisen Stomatenschluß kommen kann. Selbstverständlich liegt jedoch auch hier ein Zusammenhang mit Phytohormonen nahe.

Die abnehmende Bodenfeuchte spiegelt sich auch in verringerten Wassergehalten von Blatt, Sproßachse und Wurzel wieder. Lediglich bei der Sorte Aris war bei den Blättern kein eindeutiger Einfluß der Wasserversorgung zu erkennen, obwohl GEISLER (1960) und ZIMMERMANN (1963) gerade deren starke Umweltmodifikabilität betonten. Gleichwohl hat jedoch GEISLER (1960) bei Trocken- gegenüber Feuchtkultur Rebsorten mit erhöhten Blattwassergehalten gefunden. Um so erstaunlicher ist deshalb in unserem Falle, daß die NPR trotzdem signifikant vermindert und der SDW erhöht war, weshalb hier noch weitere Zusammenhänge vermutet werden müssen.

Eine chlorophyllabhängige Intensitätsminderung der Photosynthese kann, vor allem aufgrund der vergleichsweise hohen Chlorophyllkonzentration bei allen Varianten, weitgehend ausgeschlossen werden, es sei denn, daß sich die Chloroplasten hinsichtlich ihrer Aktivität unter Trockenstress anders verhalten als bei günstiger Wasserversorgung.

Abschließend soll noch der Wasserverbrauch je 1 g Trockensubstanz bei wechselnder Wasserversorgung diskutiert werden. Ohne Berücksichtigung der Boden- evaporation werden bei hoher Wasserversorgung (100% WK) zur Bildung von 1 g Trockensubstanz 265 ml (Aris) bzw. 720 ml Wasser (Müller-Thurgau) verbraucht. Bei einer Wasserkapazität von 75 bzw. 60% vermindert sich der Wasserverbrauch bei Aris auf 188 ml und bei Müller-Thurgau auf 245 ml/g Trockensubstanz. Unter extremer Bodentrockenheit (25 bzw. 30% WK) wurde für Aris ein Wasserverbrauch von nur 58 ml, für Müller-Thurgau 187 ml/g Trockensubstanz errechnet. Bei der Sorte Müller-Thurgau wurden diese Berechnungen auch an traubentragenden Pflanzen angestellt; dabei lag der Wasserverbrauch je 1 g Trockensubstanz zwischen 164 und 535 ml und damit unter jenem der Pflanzen ohne Trauben. Insgesamt gesehen

ergibt sich, daß die Rebsorte Aris zumindest bei guter Wasserversorgung eine erheblich höhere Trockensubstanzproduktivität, bezogen auf den Wasserverbrauch, als Müller-Thurgau besitzt und daß ferner die Produktivität der Pflanzen mit abnehmender Bodenwasserversorgung zunimmt. Allerdings dürfen diese Angaben nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Gesamttrockensubstanzproduktion der Pflanzen bei abnehmender Wasserversorgung doch vermindert ist. Deshalb muß beim Faktor Bodenwasser ein gewisser „Luxuskonsum“ in Kauf genommen werden, bei dem zwar einerseits keine maximalen Photosyntheseraten erzielt werden, jedoch andererseits das unter unseren Bedingungen notwendige Ertrags- und Qualitätsniveau bereits erreicht wird. Hierzu dürfte eine ständige Bodenwasserkapazität von 60% ausreichen.

5. Zusammenfassung

In Gefäßversuchen mit den Rebsorten Aris und Müller-Thurgau wurden die Photosynthese, der Battdiffusionswiderstand, der Wasser- und der Chlorophyllgehalt unter dem Einfluß wechselnder Bodenwasserversorgung an 4 Terminen untersucht.

1. Abnehmende Bodenwasserversorgung verminderte die Nettphotosyntheserate (NPR) bei Aris von 15,6 auf 5,1, bei Müller-Thurgau ohne Trauben von 13,1 auf 6,2 und bei Müller-Thurgau mit Trauben von 17,1 auf 11,8 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹. Erst unterhalb von 50—60% Wasserkapazität war eine signifikante Reduktion der Photosynthese zu erkennen.
2. Der Battdiffusionswiderstand (SDW) stieg bei abnehmender Wasserversorgung im Mittel von 5,6 auf > 25 (Aris); von 7,1 auf 12,6 (Müller-Thurgau ohne Trauben); von 4,6 auf 9,2 cm sec⁻¹ (Müller-Thurgau mit Trauben).
3. An der Sorte Aris wurde bei allen Bodenfeuchtestufen eine höhere NPR und ein geringerer SDW als an Müller-Thurgau gemessen.
4. Pflanzen mit Trauben zeigten stets eine höhere NPR und einen geringeren SDW als Pflanzen ohne Trauben.
5. Die Verminderung der Bodenwasserversorgung bewirkte einen Rückgang des Wassergehaltes bei Blättern bis 2,7%, bei Sproßachsen bis 7,2% und bei Wurzeln bis über 20%. Bei der Sorte Aris war der Wassergehalt der Blätter auch unter extremer Bodentrockenheit nicht herabgesetzt.
6. Der Chlorophyllgehalt lag zwischen 4,36 und 5,42 mg/g FG (Aris) bzw. 2,96 und 3,54 mg/g FG (Müller-Thurgau). Lediglich bei der Rebsorte Aris war eine von der Wasserversorgung abhängige Veränderung zu erkennen, indem mit abnehmender Bodenfeuchte zunächst eine Zunahme, bei extremer Trockenheit jedoch eine Abnahme der Chlorophyllkonzentration der Blätter eintrat.

Den Mitarbeitern des Lehrstuhles für Weinbau danke ich für ihre Mithilfe bei der technischen Durchführung dieser Arbeit.

6. Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G., DÜRING, H. und WAITZ, G., 1975: Untersuchungen zum Mechanismus der Zucker-einlagerung in die wachsenden Weinbeeren. *Angew. Bot.* 49, 65—73.
- BARNER, J., 1954: Die Standorteinwirkung auf Assimilation und Atmung, dargestellt an Stoff-produktions-Analysen mit Hilfe des Infrarot-Absorptions-Schreibers. *Z. Naturforsch.* 9 b, 742—743.
- V. BAVEI, C. H. M., NAKAYAMA, F. S., and EHRLER, W. L., 1965: Measuring transpiration resistance of leaves. *Plant Physiol.* 40, 535—540.

- BOYER, J. S., 1970: Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46, 233—235.
- — , 1971: Nonstomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potentials and high light intensities. *Plant Physiol.* 48, 532—536.
- BRAYDO, B., LAVÉE, S. and SAMISH, R. M., 1972: Analysis of water consumption of various grapevine cultivars. *Vitis* 10, 279—291.
- BRIX, H., 1962: The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plant.* 15, 10—18.
- BRÜDLMAYER, W., 1968: Erfahrungsbericht über Beregnung von Weingärten. *Winzer (Wien)* 24, 98—100.
- BURCKHARDT, H., 1961: Die Auswirkungen künstlicher Beregnung im Weinbau. *Weinberg u. Keller* 8, 255—281.
- EL-SHARKAWY, M. A. and HESKETH, J. D., 1964: Effects of temperature and water deficit on leaf photosynthetic rates of different species. *Crop Science* 4, 514—518.
- GEISLER, G., 1960: Die Bedeutung blattmorphologischer Merkmale für die Züchtung dürreresistenter Rebenunterlagssorten. *Vitis* 2, 153—171.
- — , 1963: Die CO₂-Assimilationsrate wurzelechter und gepfropfter Weinreben (*Vitis*) unter dem Einfluß wechselnder Wasserversorgung. *Angew. Bot.* 37, 270—280.
- HANSEN, P., 1967: ¹⁴C studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. *Physiol. Plant.* 20, 382—391.
- — , 1969: ¹⁴C studies on apple trees. IV. Photosynthates consumption in fruits in relation to the leaf-fruit ratio and to the leaf-fruit position. *Physiol. Plant.* 22, 186—198.
- — , 1970: ¹⁴C studies on apple trees. VI. The influence of the fruit on the photosynthesis of the leaves and the relative photosynthetic yields of fruits and leaves. *Physiol. Plant.* 23, 805—810.
- — , 1971: The effect of fruiting upon transpiration rate and stomatal opening in apple leaves. *Physiol. Plant.* 25, 181—183.
- HOFÄCKER, W., 1974: Einfluß von Umweltfaktoren auf Ertrag und Mostqualität der Rebe. Ein Beitrag zur methodischen Ermittlung der optimalen Standortbedingungen im Weinbau. *Diss. Hohenheim*.
- HOFMANN, E. und LENZ, F., 1974: Die Photosyntheseraten und Kohlenhydratgehalte der Blätter bei fruchttragenden und nichtfruchttragenden Auberginen- und Erdbeerpflanzen. *Gartenbauwiss.* 39, 539—547.
- — , MIX, G. und LENZ, F., 1975: Der Stärkegehalt der Chloroplasten bei fruchttragenden und nichtfruchttragenden Auberginen- und Erdbeerpflanzen. *Angew. Bot.* 49, 115—121.
- KAZARYAN, V. O., BALAGEZYAN, N. V. and KARAPETYAN, K. A., 1965: Influence of the fruits of apple trees on the physiological activity of the leaves. *Soviet Plant Physiol.* 12, 265—269.
- KIEFER, W. und SEINBERG, B., 1974: Einfluß der Bodenfeuchte auf Menge und Güte des Ertrages bei der Rebe. *Dt. Weinbau* 29, 352—356.
- KLENK, E., NAGY, J. und RIEDE, P., 1948: Künstliche Beregnung von Rebkulturen. *Mitt. Württ. Lehr- Versuchsanst. Wein- Obstbau Weinsberg, H. 1*.
- KOHAYASHI, A., KURETANI, M. and OTO, H., 1963: Effects of soil moisture on the growth and nutrient absorption of grapes. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 32, 1—8.
- KRIEDEMANN, P. E., 1968: Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature, and leaf age. *Vitis* 7, 213—220.
- — , KLEWER, W. M., and HARRIS, J., 1970: Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. *Vitis* 9, 97—104.
- — and SMART, R. E., 1971: Effects of irradiance, temperature and leaf water potential, on photosynthesis of vine leaves. *Photosynthetica* 5, 6—15.
- LENZ, F., 1976: Einfluß der Frucht auf Photosynthese und Dunkelatmung. Vortrag beim Kolloquium über Speicherungsprozesse in Kulturpflanzen und deren Regulation. Hohenheim, 3. 3. 1976.
- — und DAUNICHT, H. J., 1970: Die Photosynthese von Erdbeerpflanzen in Abhängigkeit von Ernährung und Fruchtbehang. *Erwerbsobstbau* 12, 61—62.
- — und — — , 1971: Einfluß von Wurzel und Frucht auf die Photosynthese bei Citrus. *Angew. Bot.* 45, 11—20.
- — and WILLIAMS, N. C., 1973: Effect of fruit removal on net assimilation and gaseous diffusive resistance of soybean leaves. *Angew. Bot.* 47, 57—63.
- LOUSTALOT, A. J., 1945: Influence of soil-moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. *J. Agricult. Res.* 71, 519—532.
- MACHISO, YU. und SLAVCHEVA, T., 1975: Einfluß der Düngung und der Bodenfeuchte auf die Intensität der Photosynthese bei der Rebe. *Gradinar. Lozar. Nauka (Sofia)* 12, 64—72.

- REGEHR, D. L., BAZZAZ, F. A., and BOGGESE, W. R., 1975: Photosynthesis, transpiration and leaf conductance of *Populus deltoides* in relation to flooding and drought. *Photosynthetica* 9, 52—61.
- SAUTTER, L., 1971: Einfluß der NPK-Düngung auf die Photosynthese der Rebe. Diss. Hohenheim.
- SCHANDLER, H., 1930: Untersuchungen über die Photosynthese einiger Rebsorten, speziell des Rieslings, unter natürlichen Verhältnissen. *Wiss. Archiv f. Landwirtsch. Abt. A. Pflanzenbau* 3, 529—560.
- SCHLICHTING, E. und BLUME, H. P., 1966: *Bodenkundliches Praktikum*. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- SCHULZE, E. D., LANGE, O. L. und KOCH, W., 1972 a: Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen in der Negev-Wüste. II. Die Wirkung der Außenfaktoren auf CO₂-Gaswechsel und Transpiration am Ende der Trockenzeit. *Oecologia* 8, 334—355.
- — — — — und — — — — —, 1972 b: Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen in der Negev-Wüste. III. Tagesläufe der Nettphotosynthese und Transpiration am Ende der Trockenzeit. *Oecologia* 9, 317—340.
- SMART, R. E., 1974: Aspects of water relations of the grapevine (*Vitis vinifera*). *Amer. J. Enol. Viticult.* 25, 84—91.
- STRÄLFELT, M. G., 1966: The role of the epidermal cells in the stomata movements. *Physiol. Plant.* 19, 241—256.
- STEBUNG, L., 1965: *Pflanzenökologisches Praktikum*. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- TUNSUWAN, R. und BÜNEMANN, G., 1973: Spaltöffnungsverhalten bei Apfelbäumen mit und ohne Früchte. *Gartenbauwiss.* 38, 109—115.
- WALTER, H. und KREEB, K., 1970: Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre ökophysiologische Bedeutung. *Protoplasmatologie Bd. II C 6*, Springer Verlag, Wien, New York.
- WILBERG, E.: pers. Mitt.
- WILLSTAETTER, R. und STOLL, A., 1913: *Untersuchungen über Chlorophyll*. Springer Verlag, Berlin.
- WOODHAMS, D. H. and KOZLOWSKI, TH. T., 1954: Effect of soil moisture stress on carbohydrate development and growth in plants. *Amer. J. Bot.* 41, 316—320.
- ZIMMERMANN, J., 1963: Untersuchungen über die Modifikabilität und Variabilität der Blattstruktur bei *Vitis*-Arten, Sorten und Nachkommen aus interspezifischen Kreuzungen. *Vitis* 3, 177—189.

Eingegangen am 24. 5. 1976

Dr. W. HOFÄCKER
 Inst. für Obst-, Gemüse- u. Weinbau
 Universität Hohenheim
 Postfach 106
 D 7000 Stuttgart 70