

Aus dem Institut für Pflanzenernährung
der Justus-Liebig-Universität Gießen

**Einfluß von Trocken- und Salzstreß auf die Ertragsbildung, die CO₂-
Assimilation, das Phytohormonsystem und die Konzentration an
Mineralstoffen bei verschiedenen Kulturpflanzen**

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors der Agrarwissenschaften (Dr. agr.)
beim Fachbereich Agrarwissenschaften, Oekotrophologie und Umweltmanagement
der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von

Eleonore Laskowska-Kosegarten

aus Wroclaw/Polen

2001

1. Gutachter:	Prof. Dr. K.H. Neumann
2. Gutachter:	Prof. Dr. Dr. hc K. Mengel
Prüfer:	Prof. Dr. T. Harrach
Prüfer:	Prof. Dr. B. Honermeier

INHALTSVERZEICHNIS

1	EINLEITUNG	1
1.1	Bedeutung von Trockenstreß und Salinität für die pflanzliche Produktion	1
1.2	Einfluß von Trockenstreß auf die Ertragsbildung	2
1.3	Einfluß von NaCl-Salinität auf die Ertragsbildung	5
1.4	Zielsetzung der vorliegenden Arbeit	8
2	MATERIAL UND METHODEN	11
2.1	Feldversuch mit Zuckerrüben	11
2.2	Gefäßversuch mit Sommerweizen, Zuckerrüben und Karotten	12
2.2.1	Versuchsboden	13
2.2.2	Düngung	13
2.2.3	Aussaat und Wachstumsbedingungen der verschiedenen Varianten	14
2.2.4	Applikation von $^{14}\text{CO}_2$	15
2.2.5	Ernte	16
2.3	Mineralstoffanalysen	17
2.3.1	Gesamt-N-Bestimmung nach Kjeldahl	17
2.3.2	Analysen von P, K, Ca, Mg, Na und Cl	17
2.3.2.1	Aufschluß des Pflanzenmaterials	17
2.3.2.2	Phosphatbestimmung	18
2.3.2.3	Chloridbestimmung	18
2.3.2.4	Bestimmung von Kalium, Natrium, Calcium und Magnesium	18
2.4	Analyse des ^{14}C-markierten Pflanzenmaterials	18
2.4.1	Extraktion des ^{14}C -markierten Pflanzenmaterials und die Bestimmung der ^{14}C -Aktivität	18
2.4.2	Trennung des Ethanolextraktes in verschiedene Stofffraktionen (Lipide, Aminosäuren, organische Säuren und Zucker) und Messung der ^{14}C -Aktivität in den Fraktionen	19
2.5	Analyse der Phytohormone	19
2.5.1	Überprüfung auf Störsubstanzen	20
2.5.2	Extraktion des Pflanzengewebes	23

2.5.3	Vorreinigung der Pflanzenextrakte	24
2.5.4	Methylierung von IES mit Diazomethan	25
2.5.5	Reinigung der Phytohormone von Störsubstanzen mittels HPLC	25
2.5.6	Bestimmung der extrahierten und gereinigten Phytohormone mittels ELISA	26
2.5.6.1	Tracersynthese	26
2.5.6.2	Durchführung des ELISA-Testes	28
2.6	Prolinbestimmung	29
2.7	Verwendete Materialien, Chemikalien und Reagenzien für die Untersuchung der Phytohormone	29
3	ERGEBNISSE	32
3.1	Feldversuch	32
3.1.1	Erträge	32
3.1.2	Mineralstoffkonzentrationen	32
3.2	Gefäßversuch (Zuckerrüben, Karotten und Sommerweizen)	38
3.2.1	Wasserverbrauch und zugeführte Salzmenge während der Vegetation	38
3.2.2	Erträge	44
3.2.3	Mineralstoffkonzentrationen bei der 1. Ernte	54
3.2.4	Prolinkonzentration	58
3.2.5	Konzentration der verschiedenen Phytohormone	59
3.2.6	Photosyntheseleistung und Verteilung der Assimilate	63
3.2.6.1	Photosyntheseleistung	63
3.2.6.2	Verteilung der Assimilate auf einzelne Stoffgruppen	65
4	DISKUSSION	68
4.1	Methodische Aspekte der Phytohormonanalytik und die Bedeutung der Phytohormone bei Trockenstreß und NaCl-Salinität	68
4.2	Einfluß von Trockenstreß und NaCl-Salinität auf die Ertragsbildung von Zuckerrüben, Karotten und Sommerweizen	71
4.3	Ausblick: Sollen Ertragseinbußen durch Trockenperioden toleriert werden oder soll mit salzbelastetem Wasser bewässert werden?	85

5	ZUSAMMENFASSUNG	88
6	LITERATURVERZEICHNIS	93
7	ANHANG	

1. EINLEITUNG

1.1 Bedeutung von Trockenstreß und Salinität für die pflanzliche Produktion

Trockenstreß und Salinität führen weltweit zu erheblichen Ertragsdepressionen. Trockenstreß tritt hauptsächlich bei geringen jährlichen Niederschlagsmengen in den ariden und semi-ariden Regionen weltweit auf und ist hier der begrenzende Faktor für die Pflanzenproduktion. Auch in Mitteleuropa, wo im allgemeinen die Niederschlagszufuhr ausreichend ist, kann es an einzelnen Standorten zu regelmäßig auftretenden Trockenzeiten kommen (Boyer 1982; Gales 1983). Man kann dies häufig auf dem Feld, insbesondere im Sommer während der höchsten Sonneneinstrahlung zur Mittagszeit beobachten. Zu diesen Standorten in Deutschland zählt das "Hessische Ried", in dem eine Verbesserung der Wasserversorgung durch Beregnung mit aufbereitetem Rheinwasser erreicht wird (Herrmann 1985). Dieses Gebiet liegt im Bundesland Hessen in der Nähe von Darmstadt und ist durch eine erhöhte mittlere Jahrestemperatur von 9.5 bis 10 °C und durch geringe Jahresniederschläge von 480 mm bis 520 mm charakterisiert. In einzelnen Jahren kann diese Niederschlagsmenge sogar unterschritten werden, so daß dieses Gebiet zu den niederschlagsärmsten Regionen in Hessen zählt. Insofern liegen über 90% der beregneten hessischen Flächen im "Hessischen Ried" (Herrmann 1985).

Auf Grund falscher Bewässerungsmaßnahmen nimmt die Bodenversalzung ständig zu (Mengel 1991). Momentan sind etwa 6% aller Böden als salin einzustufen (Flowers and Yeo 1995); von den landwirtschaftlich genutzten Flächen sind nahezu 33% durch Salinität beeinflusst (Wyn Jones 1981). Versalzung von Böden erfolgt häufig in Küstennähe, aber in zunehmenden Maße auch überall dort, wo salzbelastetes Wasser zur Bewässerung eingesetzt wird und die Evaporation größer ist als die Niederschlagsmenge. Grundsätzlich kann der Salzakkumulation in Böden durch geeignete Maßnahmen wie Auswaschung und Gipsdüngung bei gleichzeitiger Drainung begegnet werden. Allerdings führt nur der Einsatz von nicht bzw. wenig belastetem Wasser zu Erfolgen. Auf schweren Böden ist auf Grund der Pufferkapazität dieser Böden die Auswaschung von Salzen nur begrenzt möglich, so daß gerade auf diesen besseren Böden die Gefahr einer dauerhaften Schädigung besteht. Darüberhinaus existiert bei falscher Bewirtschaftung grundsätzlich immer die Gefahr eines kapillaren Wasseraufstieges und der darin gelösten Salze. Infolge von Grundwasseranbindung kommt es dann zu einer sog. sekundären Salinität.

1.2. Einfluß von Trockenstreß auf die Ertragsbildung

Auf trockenen Böden ist es vornehmlich der geringe Wassergehalt, der die osmotisch bedingte Wasseraufnahme sehr stark limitiert und damit zum dominierenden Streßfaktor wird. Auf salinen Standorten (siehe 1.3.) dagegen ist in der Regel genügend Wasser vorhanden; allerdings durch hohe Konzentrationen an verschiedenen Salzen ist das Wasser wenig pflanzenverfügbar. Daher treten hier neben einem osmotisch bedingten Wasserstreß Salzakkumulation und Ionenungleichgewichte als zusätzliche Streßfaktoren auf (Mengel und Kirkby 2001).

Ertragsbildung umfaßt Wachstum und Speicherung. Das Wachstum von Kulturpflanzen ist bei Trockenstreß der sensibelste Prozeß, der negativ beeinflusst wird. Das Pflanzenwachstum bei Trockenstreß hängt hauptsächlich von der Pflanzenart, dem Bodengefüge und der Wasserkapazität eines Bodens ab.

Eine Wachstumshemmung bei Trockenstreß tritt bereits ein, wenn die Wasserverfügbarkeit im Boden nur geringfügig sinkt. Die Abnahme des Wasserpotentials im Boden nur um einige Zehntel MPa führt bei den Kulturpflanzen der humiden Klimate zu Wasserverlusten in der Pflanze von 10-15%, was einer deutlichen Abnahme des Wasserpotentials im Blatt von 0.6 MPa entspricht (Hsiao et al. 1976). Dieser Abfall kann auf einen deutlichen Abfall des Zellurgors beruhen und damit das Wachstum hemmen. Wachstum umfaßt Zellteilung und Zellstreckung, wobei insbesondere der letztere Prozeß von der Beschaffenheit der Zellwand und vom Zellturgor abhängt (Boyer 1987) und damit sehr sensitiv auf Trockenstreß reagiert. Unter nicht gestreßten Bedingungen wird bei entsprechender Wasseraufnahme ein hoher Zellturgor aufgebaut. Außerdem ist unter diesen Bedingungen der apoplastische pH niedrig (Säure-Wachstums-Hypothese nach Hager et al. 1971), so daß die Zellwand "gelockert" werden kann (*wall stress relaxation*, Cosgrove 1997). Mit der Lockerung ist ein kurzfristiger Abfall des Turgors verbunden, der zur Wasseraufnahme in die Zelle führt und damit zur Zellstreckung, gefolgt von einem erneuten Aufbau eines adäquaten Zellurgors. In den letzten zehn Jahren haben Forschungsarbeiten auf diesem Gebiet gezeigt, daß im Vergleich zum Zellturgor andere, deutlich weniger reversible Ereignisse, wie die Aushärtung der Zellwand, sog. *wall hardening* (z.B. Passioura and Fry 1992) das Wachstum von noch turgeszenten Blättern bereits bei leichtem Trockenstreß deutlich behindern. Bei gehärteten Zellwänden (was auf komplexen Veränderungen in der Zellwandbeschaffenheit beruht) ist letztlich ein höherer Turgor erforderlich als bei ungestressten Blättern, um die gleiche Wachstumsrate zu erzielen (Matthews et al. 1984).

Darüberhinaus ist auch die Proteinsynthese (Frota and Tucker 1978, Teermaat and Munns 1986) wie auch die native Proteinstruktur (Crowe and Crowe 1992) durch Dehydrierung beeinträchtigt und kann ähnlich wie bei der Salinität (1.3.) den Proteinturnover im jungen wachsenden Blatt und damit das Blattwachstum empfindlich schädigen.

Die Ertragsbildung wird außerdem negativ beeinflusst, wenn die Synthese organischer Substanz durch die Photosynthese beeinträchtigt wird; letzterer Prozeß hängt mit einer ausreichenden Versorgung an CO₂ zusammen und damit auch mit den Anpassungsstrategien der Pflanzen, effizient CO₂ bei gleichzeitig niedrigen Wasserverlusten zu nutzen (siehe C₄ und CAM Metabolismus). Das Phytohormon Abscisinsäure (ABA) akkumuliert in der Pflanze bereits bei moderatem Trockenstreß (Daie et al. 1984, Schulte-Altedornburg 1990) und leitet den Stomataschluß als eine der bekanntesten Reaktionen auf Trockenstreß ein. Die Schwellenwerte des Wasserpotentials im Blatt für einen Stomataschluß liegen beispielsweise für Mais und Sonnenblume bei -0.7 MPa und für die Sojabohne bei -1.0 MPa (Boyer 1970). Abscisinsäure steuert den Stomataschluß vermutlich über eine Vielzahl von Vorgängen (Blatt und Thiel 1993), die über die Membrandepolarisation der Schließzelle, zur massiven Freisetzung von K⁺ führt; Wasser diffundiert entlang des Wasserpotentialgradienten heraus und führt damit durch Turgorabfall zum Stomataschluß. ABA wird im Blattmesophyll synthetisiert, aber zum Teil auch in der Wurzel. In diesem Zusammenhang wird dem Phytohormon Signalcharakter zugesprochen; niedrige Bodenwasserpotentiale führen zum Anstieg der ABA-Konzentration im Xylem und zum Aufwärtstransport in das Blatt, wo der Stomataschluß über eine komplexe Reaktionskette induziert wird (Davies und Zhang 1991). Die Konzentration an ABA liegt im Xylemsaft von *Helianthus annuus* zwischen 1 und 15 µmol/m³ und bei Trockenstreß steigt sie auf 3 mmol/m³ an (Schurr et al. 1992). Auch wurde unter Trockenstreß ein Anstieg des pH im Blatt- und Xylemapoplasten gefunden (Hartung et al. 1988; Willkinson and Davies 1997), vermutlich als Folge verminderter ATPase-Aktivität der Plasmalemma-Protonenpumpe. Bei höherem pH liegt ABA unprotoniert und damit geladen vor und wird auf diese Weise vermehrt bis zum Zielort, den Schließzellen, transportiert, ohne schon vorher in benachbarte Mesophyllzellen zu diffundieren (Cornish and Zeevart 1985). Durch den Stomataschluß wird der oberirdische Wasserverlust deutlich reduziert, aber auch die Diffusion von CO₂ aus der Atmosphäre zu den Chloroplasten (z.B. Boyer 1970, 1995; Herppich et al. 1996). Der Prozeß der Photosynthese ist gewöhnlich bei moderatem Trockenstreß nicht gehemmt; bei *Helianthus annuus* und bei *Phaseolus vulgaris* war die CO₂-Assimilation beispielsweise erst völlig bei - 0.8 MPa bzw. - 0.9 MPa blockiert (Boyer, 1970; O'Toole et al., 1977).

Pflanzen haben unterschiedlichste Anpassungsstrategien entwickelt, um einem Trockenstreß zu begegnen. Neben dem Stomataschluß synthetisiert die Pflanze sog. *compatible solutes*, um den oberirdischen Wasserverlust noch weiter einzuschränken. Insbesondere in jungen wachsenden Blättern sinkt das osmotische Potential zur Mittagszeit ab und schützt damit die Pflanze vor zu hohem Wasserverlust (Morgan 1984). Zwischen den Pflanzenarten gibt es große Unterschiede; das osmotische Potential für die meisten Kulturpflanzen liegt zwischen -0.5 bis -2 MPa. Pflanzen, die an extreme Trockenheit angepaßt sind, sog. Xerophyten zeigen osmotische Potentiale von -3 bis -4 MPa (Slatyer 1963). Es gibt aber auch eine ganze Reihe von Pflanzen, die diese osmotische Anpassung (*osmotic adjustment*) nicht oder nur sehr schlecht zeigen. Dazu gehören die Sojabohne, die Kartoffel und der Reis; die Kuhbohne (*Vigna unguiculata*) ist überhaupt nicht zum *osmotic adjustment* in der Lage und spart Wasser ausschließlich über frühzeitigen Stomataschluß.

Neben K^+ , NO_3^- , Na^+ , Cl^- , Zuckern und organischen Säuren sind die wichtigsten Osmotika die sog. *compatible solutes*. Es handelt sich hier um spezifische Substanzen, die bei Trockenstreß wie auch bei Salinität im Cytoplasma synthetisiert werden, um das Wasserpotential in diesem Kompartiment dem des Apoplasten und der Vakuole anzugleichen. Darüberhinaus schützen diese Substanzen durch stabile Wasserbindung und auch durch Interaktion mit toxischen Ionen die native Struktur von Proteinen und damit die Aktivität von Enzymen gegenüber Dehydrierung und toxischen Ionenkonzentrationen. Details zu diesen überaus interessanten Mechanismen sind in Somero et al. (1992) beschrieben. Zu den *compatible solutes* zählen quaternäre NH_4^+ -Verbindungen, wie die Betaine (McNeil et al. 1999), Polyole (Stoop et al. 1996) und Amino- bzw. Iminosäuren wie das Prolin (Delauney and Verma 1993).

Pflanzen mit der Fähigkeit zum *osmotic adjustment* zeigen auf Grund des niedrigen osmotischen Potentials bei Trockenstreß ebenfalls ein niedriges Wasserpotential im Blatt. Auf Grund der verbesserten Wasserretention kann der Zellturgor aufrecht erhalten bleiben, die Stomata sind offen und die CO_2 Assimilation kann uneingeschränkt erfolgen. Allerdings ist bereits unter diesen Bedingungen, wenn der Zellturgor noch nicht erniedrigt ist, das Zellwachstum auf Grund von Verhärtungen in der Zellwand (siehe oben) eingeschränkt.

Dieser Anpassungsmechanismus vermag in bestimmten Grenzen die angepaßten Pflanzen vor Dehydrierung besser schützen; allerdings ist die Produktionsleistung dieser Pflanzen nicht unbedingt höher als die von nicht-angepaßten Pflanzen (McCree and Richardson 1987). Der Stomataschluß bei den nicht-angepaßten Pflanzen ist in der Regel unvollständig, so daß häufig zwar der Wasserverlust über Transpiration erfolgreich eingeschränkt wird, nicht aber

unbedingt die CO₂-Diffusion in die Atemhöhle des Blattes (z.B. Slatyer and Bierhausen 1964; Gale and Hagan 1966). Damit ist eine relativ hohe Photosyntheserate bei niedrigem Wasserverlust auch bei den nicht-angepaßten Pflanzen realisiert (McCree and Richardson 1987). Zusätzlich verbraucht die Synthese von osmotischen Substanzen bei den angepaßten Pflanzen viel Energie (Wyn Jones 1981; Yeo 1983), so daß ein beträchtlicher Teil des assimilierten Kohlenstoffs, wie auch an chemischer Energie nicht für Wachstums- und Speicherprozesse zur Verfügung steht.

1.3. Einfluß von NaCl-Salinität auf die Ertragsbildung

Wie beim Trockenstreß reagiert auch beim Salzstreß das Wachstum von Kulturpflanzen am empfindlichsten. Bei höherem bzw. langandauernden Streß wird dann auch die Photosynthese negativ beeinflusst (Yeo et al. 1991). Pflanzen, die unter NaCl-Salinität leiden, haben einen geringen Energiestatus, der beispielsweise durch Erhöhung der Lichtintensität verbessert werden kann (Helal und Mengel 1981); der Habitus von nicht-angepaßten Pflanzen auf salinen Standorten ist in der Regel kümmerlich.

Das Pflanzenwachstum hängt neben der Pflanzenart und der Wasserverfügbarkeit des Bodens zusätzlich von der Konzentration und der Zusammensetzung der Salze in der Bodenlösung saliner Böden ab. Saline Böden sind durch hohe Konzentrationen verschiedener löslicher Salze charakterisiert; zu den dominierenden Ionenspecies zählen Na⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, Cl⁻, SO₄²⁻, HCO₃⁻, CO₃²⁻, PO₄³⁻, B(OH)₄⁻ und NO₃⁻. Nach Chapman (1974) gilt ein Boden als salin, wenn in der Bodenlösung mindestens 0,5% Salz vorhanden ist. Das Pflanzenwachstum auf salinen Böden wird hauptsächlich durch hohe NaCl-Konzentrationen beeinflusst (Linthurst 1979) und die pH-Werte in der Bodenlösung sind nicht unbedingt alkalisch, im Gegensatz zu den salin-alkalischen Böden mit den dominanten Bodentypen Solonchak (Weißalkaliböden) und Solonetz (Schwarzalkaliböden). Letztere können sich unter anaeroben Bedingungen aus Solonchakböden bilden und Hydrogencarbonat bzw. Carbonat werden zu den dominierenden Anionen mit pH-Werten in der Bodenlösung von 9 bis 10.

Pflanzen können bezüglich Salztoleranz grob in zwei Gruppen eingeteilt werden: Halophyten mit einer hohen Salztoleranz und die Nicht-Halophyten (sog. Glykophyten), zu denen alle Kulturpflanzen zählen und die eine vergleichsweise geringe Salztoleranz aufweisen. Nach Koyro und Lieth (1998) wachsen Glykophyten bei NaCl-Konzentrationen von 0 bis 7 g/l, niedrigsalztolerante Pflanzen bei 7 bis 25 g/l und die salztoleranten Halophyten bei 25 bis 65

g/l (im Vgl. dazu enthält Meerwasser etwa 10 g Na^+ und 19 g Cl^- auf der Basis von 35 g Meersalz/l, z. B. Bock et al. 1999). Salztoleranz wird sehr unterschiedlich definiert; nach Kinzel (1982) beispielsweise werden Pflanzen, die bei hohen Salzkonzentrationen eine Wachstumsdepression von bis zu 50% zeigen, als salztolerant angesehen. Der Grad der Versalzung eines Bodens wird eingeteilt nach seiner elektrischen Leitfähigkeit, ausgedrückt in dS/m und steigt mit zunehmender Elektrolytkonzentration in der Bodenlösung an (Bernstein 1970). Auf Grund einer unterschiedlichen Salztoleranz reagieren die verschiedenen Kulturpflanzen mit der gleichen Ertragsdepression bei unterschiedlich hohen Salzbelastungen des Bodens, beispielsweise mit einem Ertragsrückgang um 25%, bei der salztoleranten Zuckerrübe bei einer relativ hohen elektrischen Leitfähigkeit des Bodens von 13,0 und beim eher salzsensitiven Weizen bei einer niedrigeren elektrischen Leitfähigkeit von 10 dS/m (Bernstein 1970).

Nach Munns (1993) wird das Wachstum zunächst durch Wasserstreß in einer bis zu mehreren Wochen dauernden 1. Phase ohne genotypische Unterschiede und in einer durch Salzstreß geprägten 2. Phase, wo auf Grund von Ionentoxizität genotypische Unterschiede vorliegen, beeinflusst.

- 1) Wasserstreßeffekte treten vornehmlich in den jungen Blättern auf, nach dem ein Anstieg von Abscisinsäure im Xylemsaft unter salinen Bedingungen erfolgt (Wolf et al. 1990; Zhao et al., 1991; Saab et al. 1995). Der Turgor spielt hier offenbar keine Rolle (Cramer und Bowman 1991), denn häufig treten gleiche oder sogar höhere Turgordrucke im Vergleich zu nicht-salinen Bedingungen auf (z.B. Lloyd et al. 1987; Yang et al. 1990) und sensitive Genotypen zeigen häufig höhere Turgordrucke als tolerante Genotypen (z.B. Munns 1993). Letzteres hängt mit einer häufig auftretenden schwachen Salzexklusion an der Wurzel bei sensitiven Genotypen zusammen. Zur Aufrechterhaltung des Turgors reagiert das wachsende Gewebe dann sehr schnell mit osmotischer Anpassung (Matsuda und Riazzi 1981). Kurzfristige Veränderungen des Turgors meistens im Minuten- bis Stundenbereich zu Beginn einer Salzbehandlung (Cramer 1992; Yeo et al. 1991) sind nur unbedeutend für die bis zu mehreren Wochen andauernden Wasserstreßeffekte. Nach Chazen und Neumann (1994) wird die Zellwandaushärtung als primäres Ereignis in einer Kette von Reaktionen auf den osmotischen Streß in dieser 1. Phase des gehemmten Pflanzenwachstums (Munns 1993) gewertet.
- 2) Ionenstreßeffekte in der 2. Phase treten hauptsächlich an älteren Blättern auf. Ist die Kapazität erreicht, Ionen in der Vakuole zu speichern, reichern sich die Ionen im Apoplasten

und im Cytoplasma an. Ionenakkumulation im Apoplasten dürfte zu einem Turgorverlust führen (Munns und Passioura 1984) und damit zur Zellschrumpfung. Schließlich dehydriert das Gewebe. Die Akkumulation von Na^+ und Cl^- im Cytoplasma ist ebenfalls toxisch. K^+ übt vielfältige positive Effekte auf die Proteinsynthese, wie auch auf die Aktivität verschiedener Enzyme im Cytoplasma aus (Leigh und Wyn Jones 1984; Wyn Jones 1999). Ein ungünstiges K^+/Na^+ -Verhältnis im Cytoplasma hat dementsprechend möglicherweise einen negativen Einfluß auf die Proteinsynthese im Blatt (Helal und Mengel 1979; Wyn Jones et al. 1979; Flowers and Läuchli 1983). K^+ -Zugabe sowohl in Nährlösungskultur (Helal und Mengel 1979) wie auch im Feld (Anac et al. 1997) führten zu einer deutlichen Verbesserung der Proteinsynthese und des Blattwachstums, vermutlich, weil unter diesen Bedingungen das K^+/Na^+ -Verhältnis im Cytoplasma deutlich verbessert wurde. Ein hohes K^+/Na^+ -Verhältnis wird von vielen Autoren als entscheidend für eine hohe Salztoleranz angesehen (Yeo, 1998; Matthius und Amtmann 1999; Läuchli, 1999). Bei hoher Lichtintensität waren im Unterschied zu niedrigen Lichtintensitäten die K^+/Na^+ -Verhältnisse bei *Vicia faba* balanciert (Helal und Mengel 1979). Während Na^+ mit den kationischen Bindungsstellen für K^+ und Mg^{2+} von verschiedenen Enzymen interagiert (Serrano et al. 1999), ist der Zielort von Cl^- weniger klar. Serrano et al. (1999) vermuten eine toxisch wirkende Interaktion mit RNA.

Die Mechanismen der Salztoleranz sind recht unterschiedlich. Bei den terrestrischen Halophyten und einigen Kulturpflanzen, insbesondere aus der Familie der *Chenopodiaceen*, handelt es sich um typische Includer, die hohe Konzentrationen an NaCl im Gewebe, und zwar in der Vakuole akkumulieren können und z.T. hohe cytoplasmatische Na^+ -Konzentrationen durch Substitution von unspezifischen oder sogar spezifischen Kaliumfunktionen erdulden können (Greenway und Munns 1980; Koyro et al. 1997). Zu den Vertretern der *Chenopodiaceen* gehören die Wildrübe (*Beta vulgaris ssp. maritima* L.) und Kulturpflanzen wie die Zuckerrübe (*Beta vulgaris var. vulgaris* L.), die Futterrübe (*B. vulgaris var. crassa* L.), die Rote Rübe (*B. vulgaris var. sativus* L.), Mangold (*B. vulgaris var. rubra* L.) und Spinat (*Spinacea oleracea* L.), die eine relativ hohe Salztoleranz aufweisen.

Viele Gräser sind demgegenüber Salzausschließer (Na^+ -Excluder), die sich so vor Iontoxizität schützen, aber durch massive Synthese von Osmotika die Wasseraufnahme sicherstellen müssen. Hohe Salztoleranz durch Exklusion findet nicht nur bei einigen halophytischen Gräsern (z.B. *Puccinellia peisionis*) statt; die Gerste gehört zu den relativ salztoleranten Kulturgräsern, die zwar Na^+ mit der Wurzel aufnimmt (Jeschke 1984), aber vor Weitertranslokation in den Sproß durch Kompartimentierung in der Vakuole der Wurzelkortezellen

schützt (Lynch und Läuchli 1984; Wolf und Jeschke 1986). Demgegenüber gehören Mais, Weizen und Reis zu den eher salzempfindlichen Pflanzen. Das verminderte Na^+ -Ausschlußvermögen von der Wurzel in den Sproß sowohl bei Reis (Ramani und Kannan 1986) als auch bei Weizen (Schachtman und Munns 1992) führt zu einem frühzeitigen Absterben der Blätter. Auch der Mais ist eine relativ salzempfindliche Pflanze und ist ebenfalls ein Na^+ -Excluder (Drew und Läuchli 1985). Eine Möglichkeit der Na^+ -Exklusion ist die Retranslokation von Na^+ aus den Xylemgefäßen in die Xylemparenchymzellen, die beispielsweise der Maissorte *Pioneer* eine höhere Salzresistenz im Vergleich zur Sorte *Across* verleiht (Fortmeier und Schubert 1995). Durch Na^+ -Exklusion ist das K^+/Na^+ -Verhältnis bei Gräsern in der Regel deutlich höher als bei dicotylen Pflanzen (Kinzel 1982).

1.4 Zielsetzung der vorliegenden Arbeit

Trockenperioden können also empfindliche Ertragseinbußen mit sich bringen. Die zentrale Frage der vorliegenden Arbeit ist, ob Ertragseinbußen durch Trockenperioden in niederschlagsarmen Regionen Mitteleuropas zu tolerieren sind oder ob durch Beregnung mit NaCl-haltigem Wasser der Ertrag zu steigern ist. Ebenso ist es möglich, je nach dem wie hoch die Salzempfindlichkeit der entsprechenden Kulturpflanze ist, daß durch die Beregnung die Probleme der Ionentoxizität überwiegen und den Ertrag eventuell noch stärker reduzieren als nach einer Trockenperiode. Es ist bekannt, daß eine Pflanze wie *Sorghum bicolor*, die Dürreperioden bei Bodenwasserpotentialen bis zu -2 MPa überleben kann, relativ salzempfindlich ist und es bereits bei relativ niedrigen Konzentrationen an NaCl von 180 mol NaCl/m^3 (entspricht einem Wasserpotential von -0.8 MPa) zur NaCl-Toxizität kommt (Jorden und Sullivan, 1982). Die osmotische Anpassung an Trockenstreß erfordert einen deutlich höheren energetischen Aufwand als bei Salzstreß. Neben der Synthese von Zuckern, Betainen und Prolin erfolgt bei vielen salztoleranten Pflanzen eine osmotische Anpassung durch Aufnahme von Na^+ und Cl^- aus dem salinen Habitat. Die Aufnahme anorganischer Ionen erfordert weit weniger Energie als die Synthesen organischer Moleküle. Nach Wyn Jones (1981) liegen die Energiekosten für die Synthese von 300 mol/m^3 Zucker 100-fach höher als für die Aufnahme äquivalenter NaCl-Konzentrationen.

Untersuchungen zum Einfluß von Trockenheit und Salinität im Feld sind bislang vorwiegend in ariden Gebieten durchgeführt worden und können somit nicht ohne weiteres auf

mitteleuropäische Verhältnisse übertragen werden. Die Basis für die in dieser Arbeit beschriebenen Untersuchungen waren Feldversuche im “Hessischen Ried”. Grundsätzlich kann es durch Beregnung mit NaCl-haltigem Wasser bei salzempfindlichen Kulturen wie Sommerweizen und Karotten zu Ertragsdepressionen kommen. Natrium und Chlorid, die beiden weltweit vorherrschenden und zu Ertragsminderungen führenden Ionenspezies, sind auch von zentraler Bedeutung im Rheinwasser. Der Salzgehalt des Rheinwassers lag in den achtziger Jahren bei bis zu 150 mg/l Na^+ und bis zu 200 mg/l Cl^- (Neumann und Pauler, 2000). Eine Beregnung mit Rheinwasser kann bei geringer Auswaschung auf Grund niedriger Niederschlagsmengen im “Hessischen Ried” zur Salzakkumulation im Boden führen und damit langfristig nicht nur die Bodenfruchtbarkeit im negativen Sinne beeinflussen, sondern auch die Ertragsbildung, insbesondere von empfindlichen Kulturen.

Es wurde daher zunächst zusätzlich ein weiterer, orientierender Feldversuch (1984) durchgeführt, und zwar auf zwei verschiedenen Böden, einem Lehm- und einem Sandboden, um den Einfluß einer Bewässerung mit zunehmender Salzzufuhr auf den Ertrag der salztoleranten Zuckerrübe zu untersuchen. Es wurden Mineralstoffanalysen in der Rübe und in der oberirdischen Sproßmasse durchgeführt und die Ertragsbildung der mit verschiedenen Salzstufen behandelten sowie mit unbelastetem Wasser beregneten Pflanzen (Kontrollvariante) untersucht.

Auf der Basis dieser Feldversuche wurde dann ein Gefäßversuch (1986) angesetzt, um jetzt den Einfluß von Trockenstreß und der Bewässerung mit NaCl auf den Ertrag bei salzempfindlichen und salztoleranten Kulturpflanzen miteinander zu vergleichen. Es wurde die Wirkung eines kurzfristigen Trockenstreßes (ca. 10 Tage), der in Mitteleuropa in niederschlagsarmen Gebieten auftreten kann, zu bestimmten Entwicklungsphasen der Versuchspflanzen (siehe Material und Methoden) im Vergleich zu einer kurzfristigen Salzwirkung im gleichen Zeitraum in einer zweiten Variante untersucht. Dazu wurde eine Zwischenernte am Ende der Trockenstreßperiode bzw. am Ende der kurzfristigen Salzgabe durchgeführt. Darüberhinaus wurde die Wirkung einer langfristigen Salzgabe durch eine Endernte am Ende der Vegetationsperiode erfaßt. Um die Wirkung von NaCl auf die verschiedenen Pflanzenarten besser zu verstehen und insbesondere die ionenspezifische von der osmotischen Komponente unterscheiden zu können, wurde ein weiteres Versuchsglied mit einer kombinierten Salz- und Trockenstreßbehandlung durchgeführt; am Ende der Vegetationsperiode wurde also in dieser Variante die Wirkung einer langfristigen Salzgabe nach einer Trockenstreßperiode untersucht. In der Kontrollvariante wurden die Pflanzen mit salzunbelastetem Wasser optimal während der gesamten Versuchsdauer versorgt und hier wurde ebenfalls eine Zwischen- und eine Endernte durchgeführt. Es wurde die **Zuckerrübe** (*Beta vulgaris* var. *vulgaris* L.) als salztoleran-

te Kulturpflanze ausgewählt; als salzempfindliche Kulturpflanzen wurde die Ertragsbildung bei **Sommerweizen** (*Triticum aestivum* L.) und **Karotte** (*Daucus carota* L.) untersucht. Es wurden Ertrags- und Mineralstoffanalysen durchgeführt und die Verhältnisse von K^+ , Ca^{2+} und Mg^{2+} zum Na^+ ermittelt.

Um den Einfluß von Salz- und Trockenstreß auf die Ertragsbildung dieser verschiedenen Kulturpflanzen besser zu verstehen, wurde nach mehrwöchiger Salzbehandlung sowie unmittelbar nach der Trockenstreßphase die CO_2 -Assimilation durch Applikation von $^{14}CO_2$ bei intakten Pflanzen sowie die ^{14}C -Assimilatverlagerung in die Speicherorgane zum Zeitpunkt intensiver Speicherung untersucht. Miteinbezogen in die Untersuchungen sind damit die unterschiedlichen Source-Sink-Systeme der verschiedenen Kulturpflanzen, nämlich das generative Sink-System der Getreidekörner wie auch die vegetativen Sink-Organen der Karotte und der Zuckerrübe. Verschiedene Autoren messen dem Phytohormon Abscisinsäure sowohl bei Trocken- wie auch bei Salzstreß als Botenstoff in der Reaktion des Pflanzenwachstums eine zentrale Bedeutung zu (Zhao et al. 1991; Asghari et al. 1993; Bohra et al. 1995). Um die Bedeutung der verschiedenen Phytohormone und insbesondere von Abscisinsäure für die Ertragsbildung dieser verschiedenen Speichersysteme bei Trocken- und Salzstreß zu untersuchen, wurde eine neuartige, sehr sensitive Methode zur Bestimmung der Phytohormone Indoleessigsäure und der Abscisinsäure in den verschiedenen Source- und Sinkorganen an die Versuchsbedingungen angepaßt und angewendet.

2 MATERIAL UND METHODEN

2.1 Feldversuch mit Zuckerrüben

Der Feldversuch im Jahr 1984 wurde mit **Zuckerrüben** (*Beta vulgaris* cv Regina) in Abhängigkeit einer bei Beregnung mit Grundwasser gesteigerten Salzzufuhr durchgeführt. Es sollte der Einfluß der Bodenart bei gleichzeitig steigendem Salzstreß auf den Ertrag bei **Zuckerrüben** untersucht werden. Die verschiedenen Salzstufen sind in Tabelle 2.1 zusammengefaßt. Pro Variante wurde jeweils eine Parzelle angelegt.

Tab. 2.1: Übersicht der einzelnen Varianten des Feldversuches 1984. GW: Grundwasser.

Pflanzenart	NaCl-Zugabe (mg/l)	
	Standort III	Standort V
Zuckerrübe	GW + 0 mg NaCl/l	GW + 0 mg NaCl/l
	GW + 127 mg NaCl/l	GW + 127 mg NaCl/l
	GW + 415 mg NaCl/l	GW + 415 mg NaCl/l
	GW + 830 mg NaCl/l	GW + 830 mg NaCl/l
	-	GW + 1660 mg NaCl/l

Für die Anlage des Feldversuches wurden zwei benachbarte Standorte im „Hessischen Ried“ bei Almendfeld mit unterschiedlichen Böden ausgewählt. Bei dem ersten Standort (Standort III) handelte es sich um einen schweren Boden (toniger Lehm bis sandiger Ton), bei dem zweiten Standort (Standort V) um einen leichten Boden (schluffiger Sand). Die Fläche der beiden Standorte betrug jeweils 130 m². Die Standorte wurden zwecks unterschiedlicher Beregnung (Tab. 2.1) in Parzellen einer Fläche von jeweils 22 m² unterteilt. An drei verschiedenen Terminen wurden diese Flächen mit je 25 mm beregnet (Parzellen des Standortes III am 23.7., 22.8. und 29.8 sowie die des Standortes V am 27.7., 21.8. und 30.8). Damit war die Wasserversorgung der beregneten Pflanzen im Jahr 1984 optimal. Die Ernte der Sproßmasse und des Rübenkörpers erfolgte am 16. 10. 1984. Die Konzentration der Mineralstoffe in der Pflanze wurde wie unter 2.3. beschrieben, analysiert.

Die Kenndaten der beiden Versuchsböden sind in Tabelle 2.2 aufgeführt.

Tab. 2.2: Kenndaten der Versuchsböden des Feldversuches 1984.

Kenndaten	Standort III	Standort V
Bodenart	toniger Lehm-sandiger Ton	schluffiger Sand
pH-Wert (CaCl ₂)	7,0	6,4
Ton	49,0 %	12,2 %
Schluff	47,5 %	14,2 %
Sand	3,5 %	73,5 %
Kationenaustauschkapazität (KAK) in mval:		
Natrium	0,53	0,55
Kalium	0,98	0,54
Magnesium	2,52	0,98
Calcium	20,16	1,54
Gesamt-KAK	27,67	3,82

2.2 Gefäßversuch mit Sommerweizen, Zuckerrüben und Karotten

Mit dem Gefäßversuch des Jahres 1986 wurde ebenfalls der Einfluß einer langfristigen NaCl-Gabe sowie darüberhinaus der Einfluß eines kurzfristigen Trockenstresses (35% Wasserkapazität im Boden über einen Zeitraum von durchschnittlich 10 Tagen) auf den Ertrag, die Nährstoffkonzentration sowie die endogene Konzentration einiger Phytohormone (Abscisinsäure, Indolelessigsäure sowie die Cytokinine Zeatin, Zeatinribosid, Dihydrozeatin, Dihydrozeatinribosid, 2-Isopentenyladenin und 2-Isopentenyladeninribosid) in der Pflanze untersucht. Darüberhinaus wurde die Assimilationsleistung des Sources sowie die Assimilatverteilung zwischen Source und Sink bei **Sommerweizen** (*Triticum aestivum* L. cv Schirokko), **Zuckerrüben** (*Beta vulgaris* L. cv Regina) und **Karotten** (*Daucus carota* L. cv Rote Riesen) untersucht.

Das Gefäßversuch wurde unter den natürlichen Bedingungen der Gefäßversuchsstation des Institutes für Pflanzenernährung in Gießen durchgeführt. Der Versuch wurde in Mitscherlichgefäßen (6,5 kg Boden bei **Karotten** und **Sommerweizen**; 17 kg Boden bei **Zuckerrübe**) angelegt, die auf fahrbaren Wagen standen, welche bei Regen in eine überdachte Halle gefahren wurden. Dies ermöglichte eine kontrollierte Wasserzufuhr.

2.2.1 Versuchsboden

Da sich im Feldversuch 1984 auf dem tonigen Lehm kein Einfluß eines zunehmenden Salzstreßes auf den Ertrag bei der **Zuckerrübe** zeigte (siehe Ergebnisteil, Abb. 3.1 und 3.2), erfolgte die weitere Anzucht der **Karotten** und des **Sommerweizens** beim Gefäßversuch 1986 ausschließlich im Sandboden (Tab. 2.2), und zwar im Oberboden aus dem Krumenbereich (0-15 cm) der Parzelle V.

Auf grund des sehr schlechten Aufganges und eines vermehrten Pilzbefalles im Wurzelhalsbereich bei **Zuckerrüben** auf dem Boden aus dem „Hessischem Ried“ im Vorversuch des Jahres 1985, wurde 1986 ein anderer Boden eingesetzt (schluffiger Sand, Herkunft Kleinlinden). Dieser Boden war bezüglich seiner Kenndaten dem Boden des Standortes V ähnlich. Es ist somit eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse gewährleistet. Die Eigenschaften der Versuchsböden sind in Tabelle 2.3 beschrieben.

Tab. 2.3: Kenndaten der im Gefäßversuch 1986 verwendeten Versuchsböden (n.b.: nicht bestimmt).

Kenndaten	Boden-Kleinlinden	Boden-Standort V
Bodenart	schluffiger Sand	schluffiger Sand
pH-Wert	6,65	6,4
Na	n.b.	2,3 mg/100g Boden
Cl	n.b.	11,8 mg/100g Boden
Ton	9,7%	12,2 %
Schluff	12,9%	14,2 %
Sand	77%	73,5 %
Phosphorgehalt (CAL)	2,56 mg P ₂ O ₅ /100 g Boden	n.b.
Kaliumgehalt (CAL)	3,43 mg K ₂ O/100 g Boden	n.b.
Magnesiumgehalt (CAL)	18,70 mg MgO/100 g Boden	n.b.

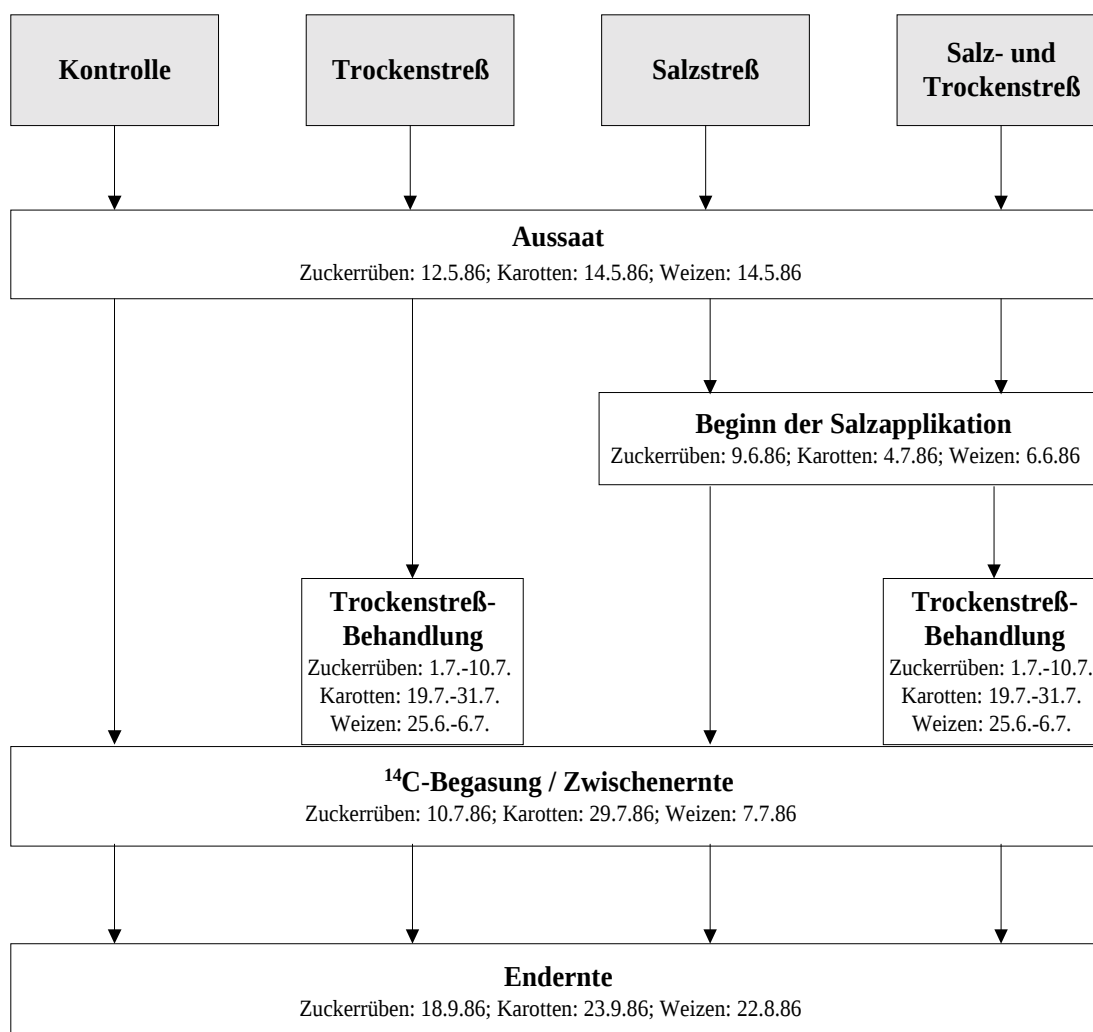
2.2.2 Düngung

Die Grunddüngung (vor der Aussaat) pro kg Versuchsboden umfaßte: 240 mg N, 100 mg P und 300 mg K. Am 16.7.1986 wurde pro kg Versuchsboden mit 130 mg N, 120 mg P und 300 mg K nachgedüngt.

2.2.3 Aussaat und Wachstumsbedingungen der verschiedenen Varianten

Die Aussaat der **Zuckerrüben** erfolgte am 12.5.86. **Sommerweizen** und **Karotten** wurden am 14.5.86 ausgesät. Etwa 10 Tage später wurde **Weizen** auf 25 Pflanzen pro Gefäß vereinzelt. Fünf Wochen nach ihrer Aussaat wurden die **Zuckerrüben** auf zunächst sieben und drei Wochen später auf 3 Pflanzen pro Gefäß vereinzelt. Die **Karotten** wurden auf 6 Pflanzen pro Gefäß vereinzelt.

Abb.. 2.1: Übersicht über die einzelnen Varianten des Gefäßversuches 1986.



Die Gefäße wurden zunächst auf 60% der Wasserkapazität gegossen. Die Bewässerung der Pflanzen der Salzstreßvariante mit NaCl-haltigem Wasser erfolgte bei **Sommerweizen** ab dem 6.6., bei **Zuckerrüben** ab dem 9.6. und bei **Karotten** ab dem 4.7.86

und zwar jeweils bis zum Ende der Vegetationsperiode. In den Salzstreßvarianten wurde 1350 mg/l NaCl mit dem Gießwasser appliziert. Der Trockenstreß wurde zu den in Abb. 2.1 angegebenen Zeiträumen durch Gießen der Gefäße auf 35% Wasserkapazität gesetzt, und zwar bei **Sommerweizen** zum Ende Schossen/Beginn des Ährenschiebens (Stadium Nr. EC 37-51); bei **Zuckerrübe** und **Karotte** befanden sich die Pflanzen mitten in der vegetativen Entwicklungsperiode. Die Pflanzen bei **Karotten** waren in etwa im 7-Blatt- und bei **Zuckerrüben** in etwa im 10-Blattstadium. Die Auswahl der Trockenstreß-Zeiträume für die drei untersuchten Pflanzenarten erfolgte in Anlehnung an die 1985 durchgeführten Versuche im Rahmen eines Projektes zur Verregnung von aufbereitetem Rheinwasser (veröffentlicht in Neumann und Pauler 2000). Neben ausschließlichem Trockenstreß wurde Salz- und Trockenstreß auch kombiniert untersucht. Nach Ende der Trockenstreßphase wurden die entsprechenden Varianten bis zum Ende der Vegetationsperiode auf 60% der Wasserkapazität mit Aqua dest. (Kontrolle und Trockenstreß-Variante) bzw. mit NaCl-haltigem Wasser gegossen. Die Abb. 2.1 enthält eine Übersicht der verschiedenen Varianten. Pro Variante wurden im Versuch bei **Wiesen** und **Karotte** zwölf und bei **Zuckerrübe** dreizehn Gefäße angelegt. Die Anzahl der biologischen Wiederholungen ist bei den entsprechenden Ergebnissen vermerkt.

2.2.4 Applikation von $^{14}\text{CO}_2$

Im Anschluß an den Trockenstreß (und zum gleichen Termin bei den Kontrollpflanzen und den Pflanzen unter Salstreß) wurde jeweils ein voll entwickeltes Source-Blatt pro Pflanze und pro Gefäß mit $^{14}\text{CO}_2$ begast. Bei **Sommerweizen** handelte es sich um das zweitjüngste Blatt; das Fahnenblatt war zum Zeitpunkt dieser Untersuchungen nämlich noch nicht bei allen Varianten fertig ausgebildet. Bei **Zuckerrübe** und **Karotte** wurde zweitältesten Blättern $^{14}\text{CO}_2$ appliziert. Pro Variante wurde die Assimilationsleistung und -verlagerung an drei verschiedenen Pflanzen (aus drei verschiedenen Gefäßen) untersucht.

Die $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation erfolgte unter natürlichen Bedingungen mit Hilfe einer im Institut für Pflanzenernährung entwickelten Plexiglaskammer (Bender 1984; Neumann und Pauler 2000), auf der ein kleiner Behälter zur Entwicklung von $^{14}\text{CO}_2$ befestigt war (siehe Abb. 2.2). Das zu begasende Blatt wurde in die Kammer eingespannt. Anschließend wurde $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (1 μCu) in den Vorratsbehälter gegeben. Nach Zugabe von

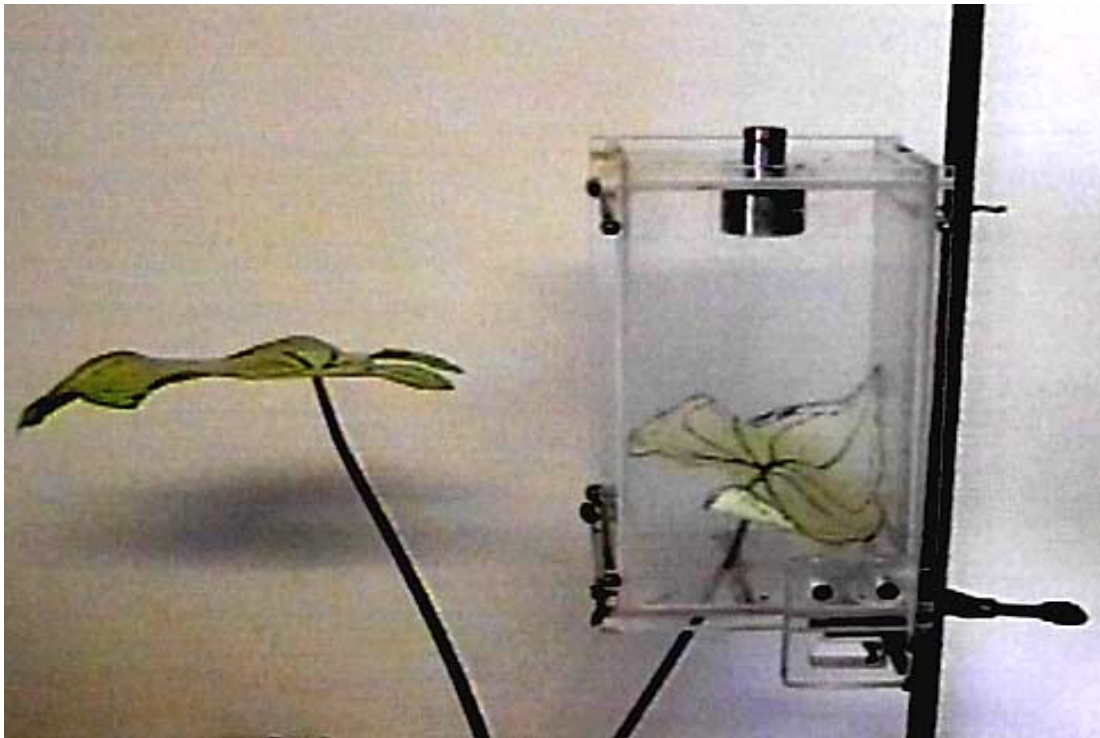


Abb. 2.2 Vorrichtung zur ^{14}C -Begasung von Blättern zur Bestimmung der Intensität von Photosynthese und der Assimilat-Verlagerung. (entnommen aus Neumann und Pauler 2000)

In HCl bildete sich $^{14}\text{CO}_2$ in dem Vorratsgefäß und strömte über eine offene Verbindung in die Applikationskammer.

Die $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation der einzelnen Varianten wurde immer zwischen 11 und 14 Uhr durchgeführt. In diesem Zeitraum wurde jedes Blatt für 30 Minuten mit $^{14}\text{CO}_2$ begast (Puls-Phase). Danach wurde die Kammer entfernt und nach einer Fixierungsphase über einen Zeitraum von 90 Minuten (Chase-Phase) wurde dann die gesamte Pflanze geerntet. Die einzelnen Pflanzenteile (begastetes Blatt, übrige Blätter, Ähren, Wurzel bzw. Rübenkörper) wurden getrennt voneinander in 80%-igem (v/v) Ethanol extrahiert.

2.2.5 Ernte

Pro Variante wurden 2 Ernten durchgeführt. Die erste Ernte (Zwischenernte) erfolgte am letzten Tag der Trockenstressperiode (auch bei den nicht trockengesteßten Varian-

ten, s. Abb 2-1). Die Ernte zum Vegetationsende wurde bei **Sommerweizen** am 22.8., bei **Zuckerrüben** am 18.9. und bei **Karotten** am 23.9.86 durchgeführt.

Zu jedem Erntetermin erfolgte eine Ertragsbestimmung (Frisch- und Trockenmasse). Ein Teil des bei der ersten Ernte gewonnenen Pflanzenmaterials (bei **Sommerweizen** die unreifen Ähren, bei **Karotten** und **Zuckerrüben** Sproß und Wurzel als die wichtigsten Sinkorgane) wurde zur Bestimmung der Phytohormone und von Prolin mit flüssigem N₂ schockgefroren und anschließend gefriergetrocknet. Das restliche, für Mineralstoffanalysen bestimmte Pflanzenmaterial wurde bei 105 °C getrocknet. Das zu Vegetationsende geerntete Pflanzenmaterial (Stroh und Ähren bzw. Sproß und Wurzel) wurde ausschließlich bei 105°C für Mineralstoffanalysen getrocknet. Nach dem Trocknen wurden bei **Sommerweizen** die Körner von den übrigen Ährenanteilen getrennt.

2.3 Mineralstoffanalysen

2.3.1 Gesamt-N-Bestimmung nach Kjeldahl

Die Bestimmung des Gesamt-N (nach Kjeldahl 1883) im Pflanzenmaterial wurde im Institut für Milchwirtschaft der JLU Gießen mit einem Kjel-Foss-Automaten (Fa. Foss Electric, Dänemark) durchgeführt. Dazu wurden jeweils ca. 2 mg gemahlenes Pflanzenmaterial in stickstofffreies Papier eingewogen. Aufschluß und Destillation erfolgten im Analyseautomaten nach der Methode von Crössmann (1975).

2.3.2 Analysen von P, K, Ca, Mg, Na und Cl

2.3.2.1 Aufschluß des Pflanzenmaterials

Das getrocknete Pflanzenmaterial wurde fein gemahlen und über Nacht im Muffelofen bei 570° C verascht. Zur abgekühlten Asche wurden dann 2 ml Aqua dest. und 5 ml HNO₃ (bei einem Mischungsverhältnis von 1 Volumenteil HNO₃ konz. + 2 Volumenteilen Wasser) zugegeben und bis zur Rauchentwicklung erhitzt. Die Asche wurde auf diese Weise gelöst; nach Abkühlung wurde die Lösung filtriert und mit Aqua dest. auf 100 ml aufgefüllt. In der Probenlösung wurden im Anschluß die verschiedenen Nährstoffe bestimmt.

2.3.2.2 Phosphatbestimmung

Die Phosphatbestimmung erfolgte nach der Vanadat-Molybdat-Methode (Scheffer und Pajenkamp 1952). Dazu wurde 25 ml der Probenlösung mit 15 ml Vanadat-Molybdat-Lösung und 1,25 ml HNO_3 (Mischungsverhältnis wie oben angegeben) versetzt und mit Aqua dest. auf 50 ml aufgefüllt. Nach 30 Minuten wurde die Lichtabsorption des gebildeten Komplexes bei 450 nm nach Korrektur um die Absorption durch die Blindlösung gemessen. Die Kalibrierkurve war im Meßbereich (5 bis 30 ppm PO_4) linear.

2.3.2.3 Chloridbestimmung

Die Chloridbestimmung erfolgte titrimetrisch nach DEV (Deutsche Einheitsverfahren) mit 0,002 n $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$ unter Zugabe des Farbindikators Diphenylcarbazon und Bromphenolblau.

2.3.2.4 Bestimmung von Kalium, Natrium, Calcium und Magnesium

Die Nährstoffe K, Na, Ca und Mg wurden direkt am Atom-Absorptions-Spektralphotometer (Fa. Perkin-Elmer) gemessen. Natrium und Kalium wurden durch Flammenemission bei 589 nm bzw. 766,5 nm, Calcium und Magnesium durch Atomabsorption bei 422,7 nm bzw. 285,2 nm gemessen.

2.4 Analyse des ^{14}C markierten Pflanzenmaterials

2.4.1 Extraktion des ^{14}C markierten Pflanzenmaterials und die Bestimmung der ^{14}C -Aktivität

Die Extraktion des ^{14}C -markierten Materials erfolgte nach der von Bender (1984) beschriebenen Methode. Es wurde 2 mal mindestens 24 Stunden mit ca. 10 ml 80%-igem Ethanol pro g Frischmasse extrahiert. Anschließend wurde eine dritte Extraktion (72 Stunden) mit siedendem Ethanol durchgeführt. Alle drei Extrakte wurden vereinigt und auf ein definiertes Volumen eingestellt.

Die Messung der Radioaktivität im Rohextrakt erfolgte durch Flüssigkeitsszintillationsmessung eines aliquoten Teils des Extraktes in Plastik-Zählgefäßen in einem Gerät

der Fa. Packard (Mod. TRI-CARB 4430) mit einem kommerziellen Scintillator (Packard PI 199). Die ^{14}C -Aktivität in den Extrakten wurde in dpm mit Hilfe des sog. „Spectral Sample Index“-Systems (SIS) und automatischer Quenchkorrektur angegeben.

2.4.2 Trennung des Ethanolextraktes in verschiedene Stofffraktionen (Lipide, Aminosäuren, organische Säuren und Zucker) und Messung der ^{14}C -Aktivität in den Fraktionen

Die Auftrennung der Rohextrakte in lipidlösliche Substanzen, Zucker, Aminosäuren und organische Säuren erfolgte nach der von Bender (1984) beschriebenen Methode. Von jedem Rohextrakt wurde ein aliquoter Teil (entsprechend ca 5g Frischmasse) zur weiteren Analyse eingesetzt. Zuerst wurden die Extrakte am Rotationsverdampfer bei 40°C zur Trockne eingengt. Nach Zugabe von Aqua dest. (5 ml/g FM) und Chloroform (10 ml/g FM) und vorsichtigem Schütteln wurde die Chloroformphase mit lipidlöslichen Substanzen (hauptsächlich Chlorophyll) entfernt.

Die wässrige Phase wurde über Ionenaustauscherchromatographie zunächst mittels Dowex 50W in Aminosäure-Fraktion und in die Fraktion der organischen Säuren, Phosphatester und Zucker aufgetrennt. Letztere Fraktion wurde dann mittels Dowex 1 in Zucker-Fraktion sowie in die Fraktion der organischen Säuren und Phosphatester weiter getrennt. Elutionsbedingungen und Konditionierung der Ionenaustauschersäulen ist bei Bender (1984) detailliert beschrieben. Die Messung der Radioaktivität in den einzelnen Fraktionen erfolgte wie unter 3.4.1 beschrieben.

2.5 Analyse der Phytohormone

Die quantitative Analyse der verschiedenen Pflanzenhormone erfolgte mittels Enzymimmunttest (sog. ELISA Methode; die Abkürzung bedeutet: **E**nzyme **L**inked **I**mmuno **S**orbent **A**ssay). Die ELISA Methode beruht auf dem Prinzip der Antigen-Antikörper Reaktion. Bei den Antigenen handelt es sich in diesem Fall um die verschiedenen Phytohormone. Die Antikörper sind an der Oberfläche des Reaktionsgefäßes fest gebunden; zur Bestimmung der einzelnen Phytohormone werden jeweils spezifische Antikörper eingesetzt, die spezifisch mit dem entsprechenden, in der Pflanzenprobe zu untersuchenden Phytohormon reagieren. Nach Reaktion zwischen Antikörper und Phytohormon in der Pflanzenprobe wird zum Ansatz nun ein markiertes Phytohormon (Tracer)

zugegeben. An das markierte Phytohormon ist kovalent ein Enzym gebunden. Je kleiner nun die Konzentration des zu untersuchenden Phytohormones in der Pflanzenprobe ist, umso mehr Tracer wird von den noch freien Antikörpern gebunden. Anschließend wird ein Substrat des Tracerenzym zum Ansatz gegeben und entsprechend der von den Antikörpern gebundenen Tracermenge wird über eine spezifische Farbreaktion die Menge des gebundenen Tracers und damit auch die Menge des eigentlichen Phytohormons in der Probe bestimmt.

Zur Phytohormonbestimmung wurden sog. monoklonale Antikörper eingesetzt, die von Prof. Weiler (Universität Osnabrück) zur Verfügung gestellt wurden. Die Charakterisierung der Antikörper ist bei Mertens et al. (1983), Mertens et al. (1985) und Eberle et al. (1986) detailliert beschrieben.

Die Extraktion, die Reinigung des Pflanzenextraktes sowie die Durchführung des ELISA Testes für die Cytokinine erfolgte wie bei Paasch (1994) bzw. Paasch et al. (1997) ausgeführt. Im Folgenden werden daher nur die entsprechenden Extraktions- und Reinigungsschritte sowie ELISA-Teste für die IES und ABA Bestimmung beschrieben.

2.5.1 Überprüfung auf Störsubstanzen

Ein Pflanzenextrakt enthält viele verschiedene Substanzen. Deshalb muß für jeden, noch nicht untersuchten Pflanzenextrakt vor der Durchführung des ELISA-Tests überprüft werden, ob dieser Störsubstanzen enthält, die das Bindungsverhalten der Phytohormone an die monoklonalen Antikörper beeinflussen. Diese Überprüfung war an gegebenenfalls weitere erforderliche Aufreinigungsschritte des Extraktes gekoppelt und mußte für alle in Rahmen dieser Arbeit untersuchten Pflanzen, d.h. bei **Zuckerrübe**, **Karotte** und **Weizen** als auch deren unterschiedliche Organe erfolgen. Die Prüfung auf Störsubstanzen erfolgte mittels zwei Verfahren (Crozier et al. 1986; Pengelly 1986; Wang et al. 1986).

- a) Es wurde eine dünnschichtchromatographische Auftrennung des Pflanzenextraktes mit anschließender Elution einzelner Trennbereiche auf der Dünnschichtplatte sowie der ELISA Test von jedem einzelnen Eluat durchgeführt (Abb. 2.3). Für die Dünnschichtchromatographie wurden Kieselgelplastikfolien (F254, Fa. Merck) verwendet. Für die Untersuchung von IES wurde als Laufmittel Chloroform und Methanol im Mischungsverhältnis 9 : 1 (RF-Wert = 0.64) und für die Bestimmung von ABA das Laufmittelsystem Toluol : Ethylacetat : Essigsäure (25:15:3)(RF-Wert=0.6)

verwendet. Nach den einzelnen Chromatographieläufen wurden die DC-Folien in 0,5 cm Streifen geschnitten und die Streifen wurden dann über Nacht in Methanol (abs.) eluiert. Die Eluate wurden unter N_2 -Atmosphäre getrocknet und dann auf Störsubstanzen im ELISA Test untersucht. Abbildung 2.3 stellt exemplarisch das Ergebnis dieser Überprüfung für IES aus dem Sproßgewebe der **Zuckerrübe** dar. Die Reaktion des ELISA Testes mit dem Eluat 22 war ausschließlich auf IES zurückzuführen wie zusätzlich interne Referenzierung mit ^{14}C -markiertem IES-Standard gezeigt hat. Das Ergebnis des ELISA Testes zeigt weiterhin, daß die Anreicherung von IES mittels Dünnschichtchromatographie innerhalb einer Fraktion vollständig war. Da alle anderen Eluate der verschiedenen Banden auf der DC-Platte das gleiche Ergebnis im ELISA Test wie das DC-Material inklusive Laufmittel lieferte (erste und letzte Eluat), liegen bei dieser Aufreinigung des Pflanzenextraktes keine Kreuzreaktionen im ELISA Test mit anderen Stoffen im Extrakt vor.

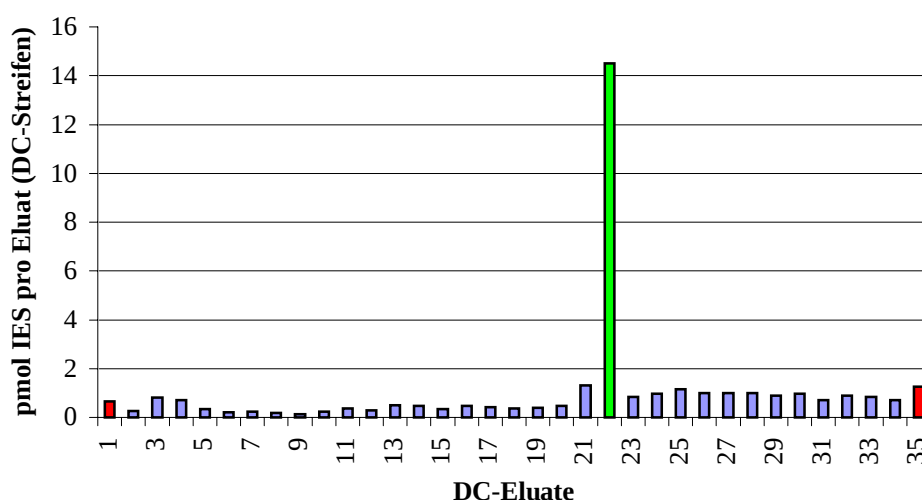


Abb. 2.3. Exemplarisches Beispiel für einen ELISA-Test einzelner DC-Streifen nach dünnschichtchromatographischer Trennung eines Extraktes aus dem Sproßgewebe von **Zuckerrüben**. Der grün markierte Balken war die IES-Bande (Eluat 22), das erste Eluat (rot markiert) entspricht Laufmittel plus DC-Beschichtung und das letzte Eluat (rot markiert) entspricht nur DC-Beschichtung. Die blau markierten Eluate zeigen die gleiche Reaktion mit dem Antikörper wie Laufmittel und DC- Beschichtung.

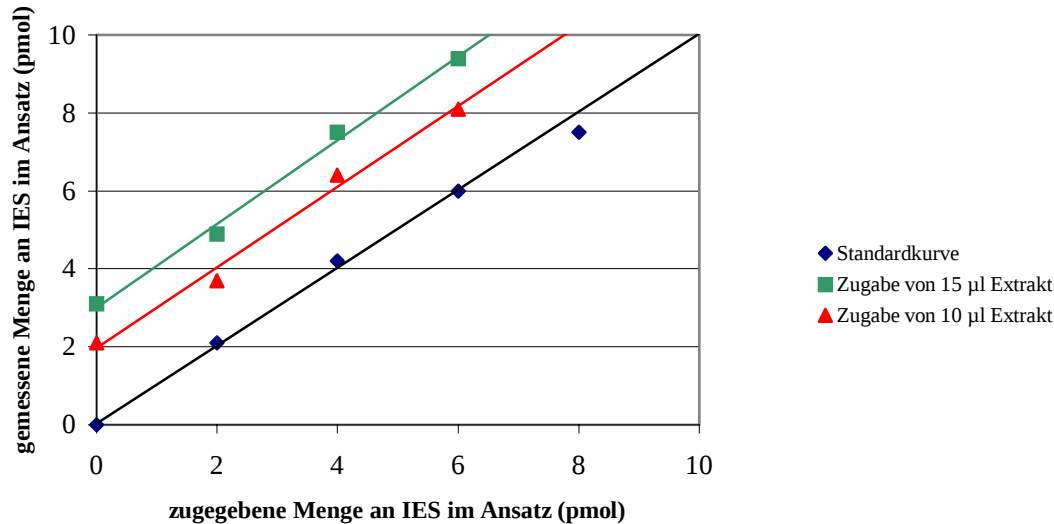


Abb. 2.4. Exemplarisches Beispiel für den Nachweis von IES mittels ELISA Test ohne (Standardreihe blau) sowie unter Zugabe von aufgereinigtem Pflanzenextrakt aus dem Ährengewebe von **Sommerweizen** (Extraktverdünnungsreihen rot und grün).

b) Mittels sog. Extraktverdünnungsreihen (Abb. 2.4) wurde ebenfalls in den Pflanzenextrakten bei unterschiedlicher Aufreinigung auf Störsubstanzen geprüft. Dazu wurde der Pflanzenextrakt zu verschiedenen Verdünnungen des zu messenden Phytohormons hinzugefügt. Im anschließenden ELISA Test wurde das Bindungsverhalten von Verdünnungsreihen ohne Extraktzugabe (Standardreihe) und mit Extraktzugabe miteinander verglichen. Die Menge an Pflanzenextrakt in der Verdünnungsreihe wurde immer so gewählt, daß die Konzentration des Phytohormons im linearen Meßbereich lag (Abb. 2.4). Tritt keine Störung der Bindung der Phytohormone durch andere Substanzen auf, müssen, wie in Abbildung 2.4 gezeigt, Standardkurve sowie die Kurven bei Pflanzenextraktzugabe parallel verlaufen. Abbildung 2.4 zeigt dies für einen aufgereinigten Extrakt aus dem Ährengewebe von **Sommerweizen**.

Nach jedem Reinigungsschritt wurde durch die Untersuchung des jeweiligen Extraktes nach beiden Verfahren (Abb. 2.3 und 2.4) überprüft, ob weitere Reinigungsschritte erforderlich waren. Mit dem folgenden unter 2.5.2 bis 2.5. 5 beschriebenen Extraktions- und Reinigungsverfahren (Abb. 2.5) wurde sichergestellt, daß in allen untersuchten Extrakten der verschiedenen Gewebe und Pflanzen keine Kreuzreaktionen zwischen den Phytohormonen und möglichen Störsubstanzen mehr erfolgten.

2.5.2 Extraktion des Pflanzengewebes

Das lyophilisierte Pflanzenmaterial wurde 1 Stunde mit 80%-igem Methanol in Gegenwart von Butylhydroxytoluol als Antioxidans (10 mg/l Methanol) im Überkopfschüttler im Dunkeln bei 4°C extrahiert. Die Extraktion wurde jeweils zweimal wiederholt. Pro g Frischmasse wurde ca. 10 ml Methanol zur Extraktion verwendet.

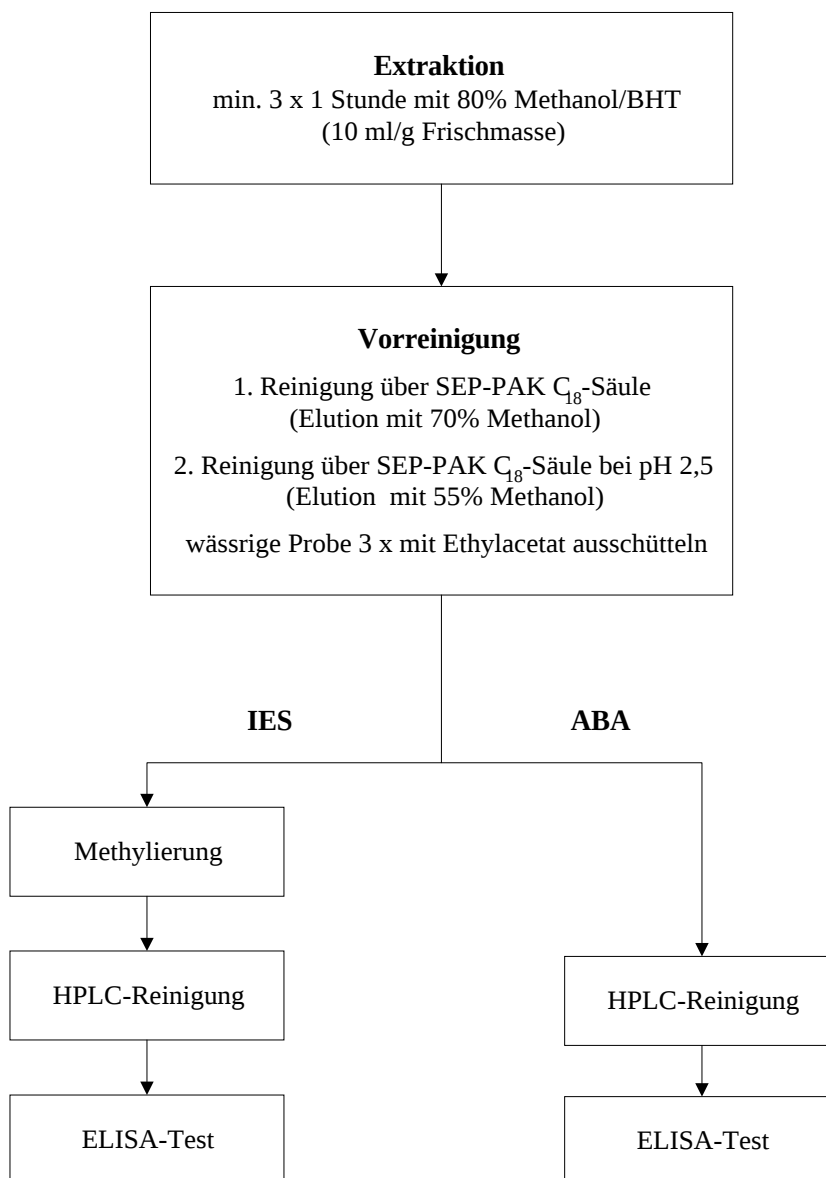


Abb. 2.5. Schematische Darstellung von Extraktions- und Reinigungsschritten vor der Bestimmung von IES bzw. ABA im ELISA-Test.

Zur Bestimmung der Wiederfindungsrate wurde jeder Probe radioaktiv-markierte [^3H]-Abscisinsäure und [^{14}C]-IES zugegeben und zwar mit einer spezifischen Aktivität, die einerseits die Bestimmung der Wiederfindungsrate über die Messung der Radioaktivitätsmenge durch Flüssigkeitsszintillationsmessung eines aliquoten Teils einer mittels HPLC gereinigten Probe unmittelbar vor dem ELISA Test ermöglichte, aber andererseits für die Bestimmung des Phytohormongehaltes in den Proben vernachlässigbar klein war (z.B. 4.25×10^{12} Bq/mmol ABA, wobei 185 Bq zur Bestimmung der Wiederfindungsrate eingesetzt wurden).

Nach jeder Extraktion wurde der Extrakt abzentrifugiert und der Überstand in kleine, braun gefärbte Kolben filtriert. Die vereinigten Extrakte wurden im Rotationsverdampfer zur Trockne eingengt (30 °C). Der Überstand wurde mit Hilfe von Ultraschall in 5 ml 70%-igem Methanol aufgelöst und zentrifugiert.

2.5.3 Vorreinigung der Pflanzenextrakte

Um lipophile Substanzen und Chlorophyll aus der Probe zu entfernen, wurden die im 70%-igem Methanol aufgenommenen Proben anschließend über SEP-PAK C_{18} -Säule gereinigt. Die Säulen wurden zuvor mit 70%-igem Methanol equilibriert. Im Anschluß an diesen Reinigungsschritt wurde die Probe unter N_2 -Atmosphäre auf ca 0,5-1 ml eingedampft.

Anschließend wurde der pH-Wert der Probe auf 2,5 eingestellt und die Probe zwecks weiterer Vorreinigung erneut auf eine SEP-PAK C_{18} -Säule gegeben. Die Probe wurde dann mit einem kleinen Volumen 20%-igem Methanol vorgewaschen und mit 55% Methanol eluiert.

Nach einem erneuten Eindampfen unter N_2 -Atmosphäre (bis ca 1 ml) wurde der pH-Wert auf 1,5 eingestellt. Nun wurde die wässrige Probe 3 mal mit Ethylacetat ausgeschüttelt und die Ethylacetatphase unter N_2 -Atmosphäre zur Trockne eingedampft.

Die Proben für die IES-Bestimmung wurden anschließend zur Stabilisierung methyliert (siehe Pkt. 3.5.4). Die ABS-Proben sowie die methylierten IES-Proben wurden trocken und unter N_2 -Atmosphäre verschlossen und bei -80 °C bis zu ihrer weiteren Verarbeitung aufbewahrt.

2.5.4 Methylierung von IES mit Diazomethan

Zuerst wurde Diazomethan nach folgender Prozedur hergestellt: 3 ml KOH (40 %) wurde mit 10 ml Diethylether in einem kleinen Erlenmeyerkolben gemischt. Unter Rühren wurde mit einem Hornspatel spatelspitzenweise (ca. je 100 mg) Nitrosomethylharnstoff zugegeben. Anschließend wurde die im Eis gekühlte, intensiv gelb gefärbte Reaktionsmischung 10 Minuten auf einem Magnetrührer gerührt. Die Etherschicht wurde vorsichtig abpipettiert (Pasteurpipette mit Silikonschlauchvorsatz) und 30 Minuten über KOH-Plättchen getrocknet.

Die IES-Proben wurden dann in Methanol (abs.) gelöst (100-200 µl). Danach wurde etwa das doppelte Volumen an Diazomethan bis zur Gelbfärbung der Probe zugegeben. Nach weiteren 10 Minuten wurde die Methylierung dann mit 0,2 n Essigsäure in Methanol gestoppt (200-300 µl oder mehr) und die Probe wurde wieder klar und hell. Durch die Zugabe der Essigsäure wurde überschüssiges Diazomethan zerstört. Die methylierten Extrakte wurden dann unter N₂-Atmosphäre bis zur Trockne eingedampft.

2.5.5 Reinigung der Phytohormone von Störsubstanzen mittels HPLC

Für die HPLC-Reinigung sowohl für Proben zur IES- als auch zur ABS-Bestimmung wurde eine RP-18-Säule mit ODS Hypersil als Säulenfüllung verwendet. Die Reinigung erfolgte zunächst isokratisch mit Laufmittel A und zwar solange bis IES bzw. ABS von der Säule eluiert wurden. Danach wurde die Säule über einen linearen Gradienten bis zu 100% Laufmittel B gespült. Im Folgenden sind die wichtigsten Daten der HPLC-Reinigung zusammengefaßt:

Laufmittel A: 45 %-iger Methanol in 0,2 N Essigsäure

Laufmittel B: 100 % Methanol

Flußrate: 1 ml/Minute

Bedingungen: 15 Minuten – Laufmittel A

10 Minuten – linearer Gradient bis 100% Laufmittel B.

Die mit einem Fraktionssammler aufgefangenen IES- bzw. ABS-Fractionen wurden am Rotationsverdampfer bei 35°C zur Trockne eingedampft, anschließend mit 100%-igem Methanol in Eppendorf-Gefäße überführt und erneut unter N₂-Atmosphäre getrocknet.

2.5.6 Bestimmung der extrahierten und gereinigten Phytohormone mittels ELISA

2.5.6.1 Tracersynthese

Als Tracer diente im vorliegenden ELISA Test IES bzw. ABS, die an die alkalische Phosphatase gebunden waren. Die Synthese der IES- und ABS-Tracer erfolgte nach Weiler (1981) bzw. Mertens (1985).

Synthese des Abscisinsäure-Tracers

Die Synthese des ABS-Tracers erfolgte in zwei Schritten. Zuerst wurde Abscisinsäure-4'-(p-aminobenzoyl)hydrazon synthetisiert: Cis-trans($\pm$)Abscisinsäure (22,5 mg bzw. 85 μ mol) wurde in 1,5 ml Methanol (abs.) gelöst. Dieser Lösung wurde ca 1 μ Ci 3 H ($\pm$) ABS zugegeben. Anschließend wurden 12,8 mg p-Aminobenzoylhydrazid (85 μ mol) und 250 μ l Eisessig zugegeben. Dieser Ansatz wurde im Wasserbad bei 50°C ($\pm$ 3 °C) unter N₂ im Dunkeln ca 18 Stunden inkubiert.

Die Bildung von ABS-4'-(p-Aminobenzoyl)hydrazon wie auch der Verbrauch an Hydrazid wurde dünnschichtchromatographisch auf Kieselgelplatten mit Fluoreszenzindikator (60F₂₅₄, Fa. Merck) überprüft. Zur Erfassung des Hydrazons wurde als Laufmittelsystem Toluol : Essigsäure : Ethylacetat (50 : 4 : 30; v/v/v) verwendet (RF-Wert von ABS: 0,5; RF-Wert von ABS-Hydrazon: 0,05). Da bei diesem Laufmittelsystem das gebildete Hydrazon nicht vom Hydrazid getrennt werden kann und damit der Verbrauch an Hydrazid nicht erfaßt werden kann, wurde der Verbrauch an Hydrazid durch eine zweite dünnschichtchromatographische Trennung mit Methanol : Essigsäure (95 : 5; v/v) überprüft (RF-Wert von ABS-Hydrazon 0,88; RF-Wert von Hydrazid 0,7).

Nach Umsetzung des Hydrazids erfolgte eine dünnschichtchromatographische Reinigung des Reaktionsgemisches und damit eine Abtrennung von möglicherweise noch nicht umgesetzter ABS. Als Laufmittelgemisch wurde Chloroform : Methanol (9 : 1) verwendet (RF-Wert von ABS-Hydrazon 0,18; RF-Wert von ABA 0,6). Das gereinigte ABS-Hydrazon wird in ca 5 ml Methanol (abs.) eluiert und die Konzentration aus der spezifischen Radioaktivität ermittelt.

Nun konnte in einem zweiten Schritt an das ABS-4'-(p-aminobenzoyl)hydrazon die alkalische Phosphatase gekoppelt werden. Zunächst wird ein ABS-Hydrazon-Diazoni-

umsalz hergestellt. Dazu wurden 500 nmol Hydrazonderivat in 100 µl Methanol (abs.) gelöst und mit 250 µl Wasser (angesäuert auf pH 1,5) auf ein pH von 1,5 im Reaktionsansatz eingestellt. Danach wurden 5 µmol NaNO₂ zugegeben und der Ansatz unter Rühren 10 Minuten im Eisbad inkubiert. Nach Zugabe von 6 µmol Ammoniumsulfamat (69 µl einer Lösung von 10 mg Ammoniumsulfamat/ml Wasser) wurde die Diazotierungsreaktion gestoppt und der Ansatz 5 Minuten im Eisbad inkubiert. Anschließend wurden 50 µl alkalische Phosphatase (0,5 mg) in 0,5 ml 0,1 M Boratpuffer/NaOH (pH 9,5 - 10) gegeben und das ABS-Hydrazon-Diazoniumsalz tropfenweise hinzugesetzt. Danach wurde der Ansatz 30 Minuten unter Rühren im Eisbad inkubiert.

Anschließend wurde der synthetisierte ABS-Tracer 3 mal 24 h gegen je 5 l TBS-Puffer (pH 7,8) dialysiert. Nach der Dialyse wurde der Tracer 1 : 1 mit Glycerin verdünnt und bei -80° C gelagert.

Synthese des IES-Tracers

Zunächst wurde IES mit 1-Ethyl-3-(3-dimethylaminopropyl)carbodiimid (EDC) gemischt. Dazu wurden 17,5 mg IES in 1 ml 50%-igem Dimethylformamid (DMF) gelöst und der pH-Wert auf 5 - 5,3 eingestellt. Dann wurden 26,5 mg 1-Ethyl-3-(3-dimethylaminopropyl)carbodiimid (EDC) ebenfalls in 1 ml 50%-igem DMF gelöst und der pH-Wert auf 5,3 eingestellt. Nach Mischung beider Lösungen wurde der Ansatz 15 Minuten bei Raumtemperatur gerührt; der pH-Wert wurde kontrolliert und gegebenenfalls auf 5,3 mit NaOH eingestellt.

Zur Kopplung von IES an die alkalische Phosphatase wurden 50 µl alkalische Phosphatase zusammen mit 100 µl 50%-igem DMF und 20 µl der IES-EDC-Lösung vereinigt und der pH-Wert auf 6,5 eingestellt. Danach wurde der Ansatz unter leichtem Rühren 4 Stunden bei 4 °C inkubiert. Nach dem Inkubieren wurde der pH-Wert kontrolliert und gegebenenfalls erneut auf 6,5 eingestellt.

Anschließend wurde der synthetisierte IES-Tracer zunächst 24 Stunden bei 4 °C gegen 10%-igem DMF und danach 3 mal 24 h gegen je 5 l TBS-Puffer (pH 7,8) dialysiert. Nach der Dialyse wurde der Tracer 1 : 1 mit Glycerin verdünnt und bei -80 °C gelagert.

2.5.6.2 Durchführung des ELISA-Testes

Zur Kopplung der ABA- und IES-spezifischen monoklonalen Antikörpern an das Trägermaterial der Mikrotiterplatten, wurden die Platten zunächst 16 Stunden bei 4 °C mit Kaninchen-anti-Maus-Ig-Antikörpern (RAMIG) inkubiert. Anschließend wurde die RAMIG-Suspension dekantiert und die Mikrotiterplatte weitere 16 Stunden bei 4 °C mit dem jeweiligen monoklonalen Antikörper durch Kopplung an die an das Trägermaterial gebundenen RAMIG-Antikörper beschichtet. Nach der Inkubation wurden die Platten mit Leitungswasser gewaschen.

Zur Durchführung des Testes wurde in jede Vertiefung (Reaktionsgefäß) der Mikrotiterplatten 50 µl TBS-Puffer (50 mM, pH 7,8) pipettiert. Pro Mikrotiterplatte wurde neben den zu untersuchenden Pflanzenproben immer eine Standardreihe (ABS: 0,02 bis 2,1 pmol; IES: 0,5 bis 50 pmol) des Phytohormons (gelöst in 50 mM TBS-Puffer, pH 7,8) angesetzt. Es wurden jeweils 3 Wiederholungen untersucht (Proben- bzw. Standardvolumen je 100µl). Nach 1 Stunde Inkubation bei 4 °C wurde in jedes Reaktionsgefäß je 50 µl Tracer (gelöst in 50 mM TBS-Gelatine-Puffer, pH 7,8) zugegeben und erneut bei 4 °C drei Stunden inkubiert. Danach wurde der Überstand dekantiert und die einzelnen Reaktionsgefäße mit Leitungswasser gespült. Anschließend wurde in jedes Reaktionsgefäß 200 µl der Substratlösung (1 mg p-Nitrophenylphosphat/ml NaHCO₃-Puffer) zugegeben und zur Enzymreaktion bei 37 °C inkubiert. Phosphat wird gespalten und es bildet sich Nitrophenol. Nach ca. 60 Minuten war die höchste Extinktion im Reaktionsansatz ohne Phytohormone (sog. B₀-Lösung) erreicht (E = 1). Zu diesem Zeitpunkt wurden alle Reaktionen durch Zugabe von je 50 µl 5 M KOH-Lösung gestoppt. Die Messung der Absorption des gebildeten Nitrophenols erfolgte im Photometer bei 405 nm. Die prozentuale Bindung des zu bestimmenden Phytohormons im Test wurde nach folgender Formel berechnet:

$$\% \text{ Bindung im Test} = \frac{B - UB}{B_0 - UB} \times 100$$

B = Extinktion des Phytohormonstandards bzw. einer Pflanzenprobe

B₀ = Maximale Extinktion (Reaktionsansatz ohne Phytohormon)

UB = Minimale Extinktion (Reaktionsansatz mit maximaler Standardkonz. an Phytohormon: 100 pmol ABS/100 µl TBS-Puffer; 1000 pmol IES/100µl TBS-Puffer.

Für die Bestimmung der Phytohormonkonzentration in den Pflanzenproben wurde neben dem Ergebnis des ELISA Testes durch Messung der radioaktiven Standardaktivität des zugegebenen Phytohormons auch die Wiederfindungsrate in der jeweiligen Probe (siehe Pkt. 3.5.2) berücksichtigt.

2.6 Prolinbestimmung

Die Prolinbestimmung erfolgte photometrisch nach Bates et al. (1973). Dazu wurden 2 g Pflanzenmaterial in 10 ml 3%-iger Sulfosalicylsäure homogenisiert. Nach dem Abfiltrieren des Homogenats wurde 2 ml des Filtrats mit 2 ml Eisessig und 2 ml Reaktionslösung (1,25g Ninhydrin + 30 ml Eisessig + 20 ml 6 M Phosphorsäure) kräftig geschüttelt und 1 Stunde bei 100 °C im Wasserbad inkubiert. Die Reaktion wurde dann im Eisbad bei 4 °C abgebrochen und das Reaktionsgemisch wurde dann mit 4 ml Toluol extrahiert. Die Prolinbestimmung erfolgte photometrisch durch Absorptionsmessung der Toluollösung bei 520 nm.

2.7 Verwendete Materialien, Chemikalien und Reagenzien für die Untersuchung der Phytohormone

Extraktion des Pflanzenmaterials

DL-cis,trans[G-³H]-Abscisinsäure von Fa. Amersham

BHT: (2,6-Ditertbutyl-4-methylphenol=Butylhydroxitoluol) von Fa. Merck

Diethylether p. A. von Fa. Merck

Ethylacetat

10 3-[5(n)-³H] Indoleessigsäure von Fa. Amersham

Methanol abs. von Fa. Baker

SPETM Octadecyl (C₁₈) Disposable column von Fa. Baker

Methylierung

Diethylether p. A. von Fa. Merck

Eisessig

0,2 n Essigsäure in Methanol

KOH-Plättchen

Methanol abs.

Nitrosomethylharnstoff von Fa. Sigma

Hornspatel

Vorkontrollen

DC-Plastikfolien Kieselgel F₂₅₄, 0,2 mm, 20 x 20 cm von Fa. Merck

Tracer-Synthese

Abscisinsäure ($\pm$) cis-trans Isomer von Fa. Sigma

DL-cis,trans[G-³H]-Abscisinsäure von Fa. Amersham

Alkalische Phosphatase von Fa. Boehringer

p-Aminobenzoylhydrazid von Fa. Aldrich

Ammoniumsulfamat

0,1 M Boratpuffer (0,1 M Borsäure mit NaOH auf pH 9,6 eingestellt)

DMF (Dimethylformamid) von Fa. Baker

Eisessig

Ethylacetat

EDC (1-Ethyl-3(3-dimethylaminopropyl)carbodiimid) von Fa. Sigma

Ethylenglycol z. A. von Fa. Merck

Glycerin

Indol-3-essigsäure von Fa. Sigma

3-[5(n)-³H] Indolelessigsäure von Fa. Amersham

Methanol abs. Von Fa. Baker

Natriumborhydrid (NaBH₄) von Fa. Baker

NaJO₄ von Fa. Merck

NaNO₂

TBS-Puffer pH 7,8

Toluol

DC-Alufohlen Kieselgel 60F₂₅₄, 0,2 mm, 20 x 20 cm von Fa. Merck

Visking Dialysierschlauch 8/32, Ø 6 mm, Flachbreite 10 mm, 5 m von Fa. Serva

ELISA

Abscisinsäure ($\pm$) cis-trans Isomer von Fa. Sigma

Indol-3-essigsäure von Fa. Sigma

Mikrotiterplatten (MaxiSorp F96) von Fa. Nunc

Natriumhydrogencarbonat f. A. von Riedel de Häen (50 mM, pH 9,6)

Phosphatase-Substrat (p-Nitrophenylphosphat) von Fa. Sigma

RAMIG (Kanninchen-anti-Maus Antikörper) von Fa. Sigma

TBS-Gelatine-Puffer: Zusatz von 1 g Gelatine pro Liter TBS-Puffer

TBS-Puffer (50 mM, pH 7,8): 6,05 g Tris, 8,8 g NaCl, 0,203g MgCl₂

Alle für die anderen Analysen und nicht in dieser Liste aufgeführten Chemikalien und Reagenzien wurden von der Fa. Sigma und Merck bezogen.

3. ERGEBNISSE

3.1 Feldversuch

Es wurde zunächst 1984 ein Feldversuch mit **Zuckerrüben** durchgeführt, um den Einfluß der Beregnung von salzbelastetem Wasser auf den Ertrag und die Mineralstoffkonzentration im oberirdischen Sproß und im Rübenkörper zu untersuchen. Da die Parzellen der einzelnen Varianten relativ klein waren, ist eine statistische Auswertung von Ertragsparametern nicht möglich.

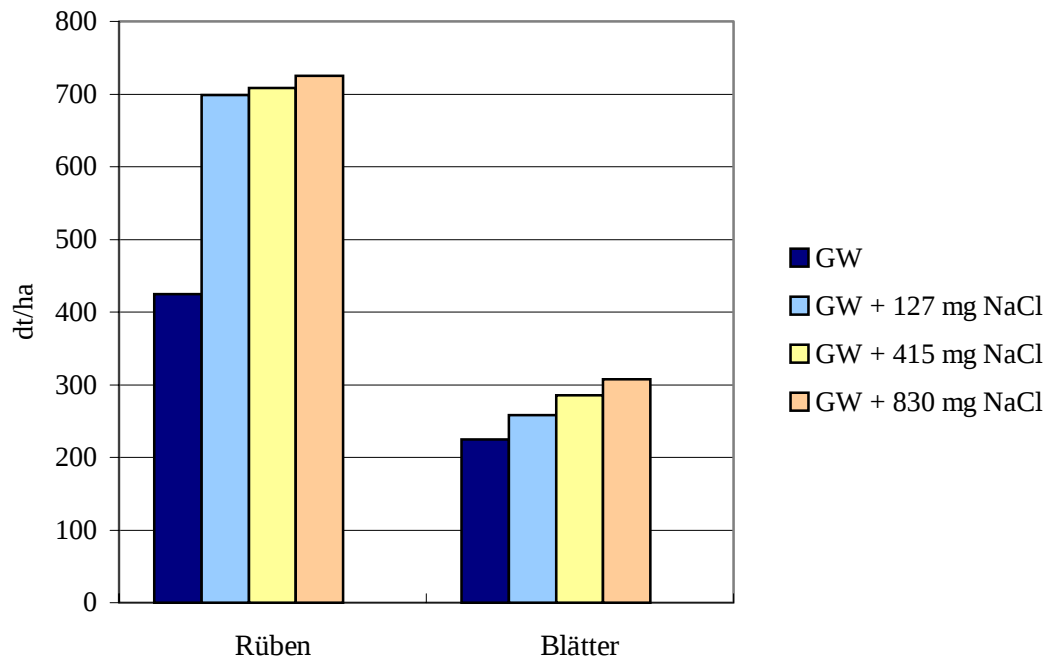
3.1.1 Erträge

Grundsätzlich war der Ertrag unabhängig von einer Salzzufuhr auf dem Sandboden deutlich niedriger als auf dem Lehm Boden. Man kann annehmen, daß bei der durchgeführten Bewässerung eine kontinuierliche Wasseranlieferung an die Wurzeln auf dem Sandboden nicht immer gewährleistet war und somit zum limitierenden Faktor für die Ertragsbildung wurde. Die Wirkung der NaCl-Zufuhr auf den Rüben ertrag war in Abhängigkeit von der Bodenart unterschiedlich. Auf dem Lehm Boden (Standort III) wurde der Ertrag durch Salzgaben gesteigert, wobei allerdings keine nennenswerten Unterschiede zwischen den drei Salzstufen zu beobachten waren (Abb. 3.1 und 3.2 sowie Tab. A-1 im Anhang). Demgegenüber zeigte sich auf dem Sandboden (Standort V) bei den beiden niedrigen Salzstufen kein positiver Effekt auf den Ertrag (Abb. 3.1 und 3.2 sowie Tab. A-2 im Anhang). Bei den beiden höchsten Salzstufen war sogar eine Ertragsdepression zu beobachten, wobei die besonders niedrigen Erträge bei der zweithöchsten Salzstufe in erster Linie auf eine versuchstechnisch bedingte deutlich niedrigere Bestandesdichte zurückzuführen waren. Im Unterschied zum Rüben ertrag wurde der Sproßertrag auf beiden Bodenarten durch die NaCl-Zufuhr kaum beeinflußt.

3.1.2 Mineralstoffkonzentrationen

Die Mineralstoffkonzentrationen, sowohl im Sproß wie im Rübenkörper wurden in der Tab. A-3 (Lehm Boden, Standort III) und Tab. A-4 (Sandboden, Standort V) im Anhang zusammengefaßt. Bei der Kontrolle (Beregnung ohne Salz-Zugabe) wie auch bei den Pflanzen, die mit Salzwasser beregnet wurden, lagen auf beiden Standorten die Konzentrationen

Lehmboden (Standort III)



Sandboden (Standort V)

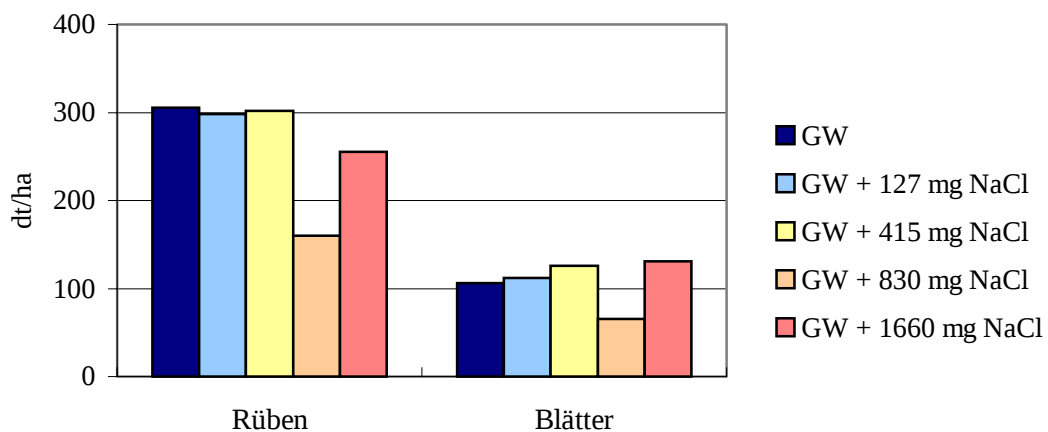
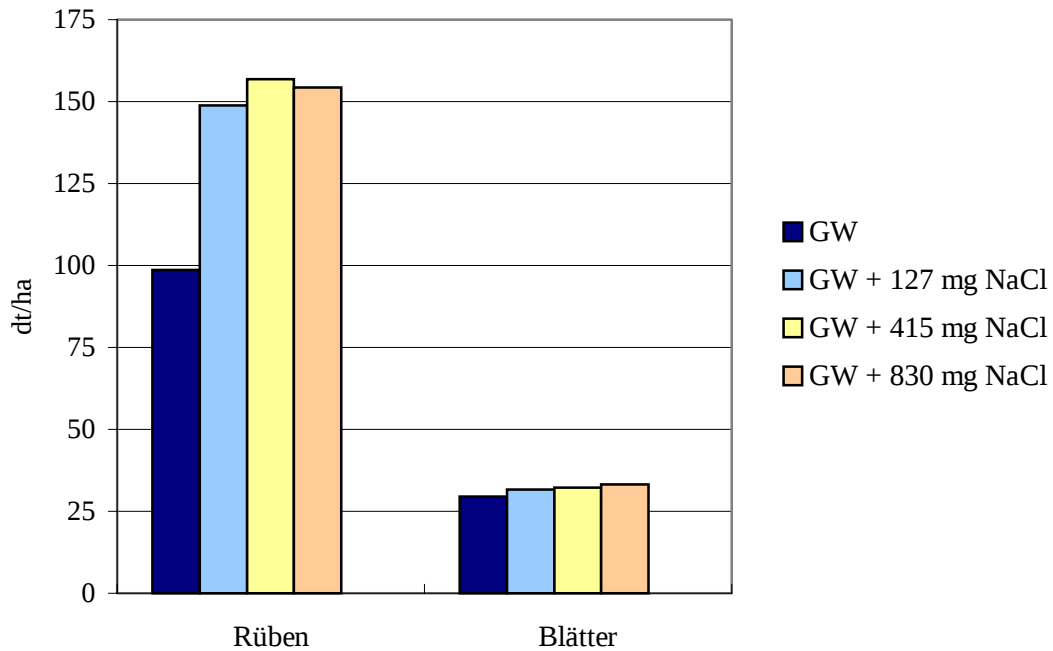


Abb. 3-1 Frischmasseertrag (in dt/ha) von **Zuckerrüben** auf dem Standort III (Lehmboden) und Standort V (Sandboden) mit zunehmender Salzbelastung im Beregnungswasser (GW: Grundwasser). Ernte erfolgte am 16.10.84.

Lehmboden (Standort III)



Sandboden (Standort V)

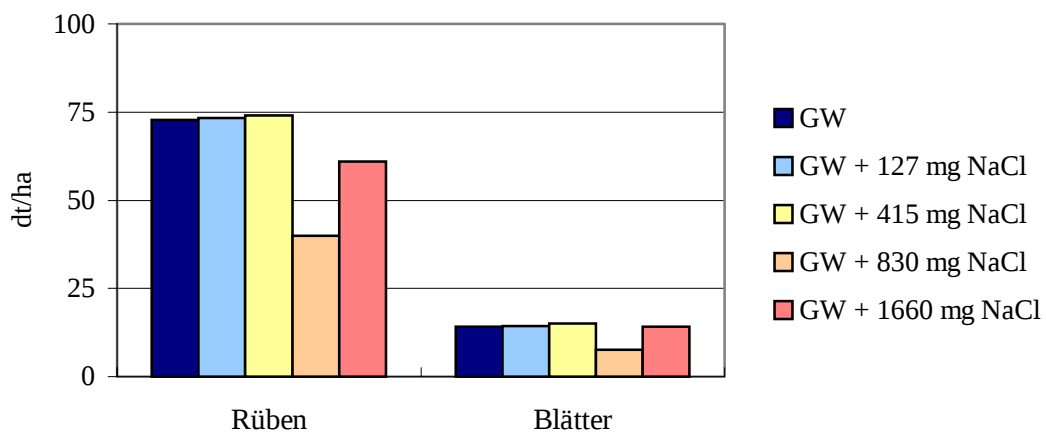


Abb. 3-2 Trockenmasseertrag (in dt/ha) von **Zuckerrüben** auf dem Standort III (Lehmboden) und Standort V (Sandboden) mit zunehmender Salzbelastung im Beregnungswasser (GW: Grundwasser). Ernte erfolgte am 16.10.84.

der meisten Nährstoffe (Stickstoff, Phosphor, Kalium, Magnesium) trotz zum Teil deutlicher Unterschiede im Sproß und im Rübenkörper im optimalen Bereich.

Die absolute Konzentration an untersuchten Nährstoffen war grundsätzlich im Rübenkörper deutlich niedriger als im Blatt, und zwar sowohl bei den Kontrollpflanzen als auch bei den Pflanzen nach Salzzufuhr. Die Konzentration an Natrium im Sproß der Kontrollpflanzen war auf dem Sandboden deutlich niedriger als auf dem Lehm Boden. Salzapplikation führte erwartungsgemäß auf beiden Bodenarten zu einem vergleichbaren, insgesamt für die Zuckerrübe tolerablen Anstieg an Natrium und Chlorid im Sproß. Auch nahm die Konzentration an Chlorid im Rübenkörper zu, und zwar insbesondere auf dem Lehm Boden. Demgegenüber zeigte sich interessanterweise kein Anstieg der Konzentration an Natrium im Rübenkörper. Die Kaliumkonzentration im Sproß wurde bei gleichzeitig ansteigender Na-Konzentration bei Pflanzen auf dem Sandboden deutlich (bis auf etwa 30%) reduziert (Tab. A-4 im Anhang), was auch in den stark erniedrigten K/Na-Verhältnissen (Tab. 3.2) zum Ausdruck kommt. Im Unterschied dazu wurde die Kaliumkonzentration im Sproß bei Pflanzen auf dem Lehm Boden nicht reduziert; sie wurde sogar bei hoher Salzgabe leicht erhöht. Im Rübenkörper änderten sich die Kalium-Konzentrationen nach Salzzufuhr in ähnlicher Weise, wobei die Abnahme der Kalium-Konzentration im Rübenkörper bei den Pflanzen auf dem Sandboden mit 10-20 % nicht so hoch war wie im Sproß. Auf dem Lehm Boden besteht eine kontinuierliche Nachlieferung von Kalium aus den Tonmineralen; eine erhöhte Aufnahme von Kalium bei Salzstreß könnte bei der Zuckerrübe eine Anpassung in Hinblick tolerabler K^+/Na^+ -Verhältnisse im Gewebe sein.

Im Unterschied zu den Nährstoffen N, P, K und Mg wurde Calcium im Sproß durch NaCl-Zufuhr auf beiden Böden sehr unterschiedlich beeinflusst. Auf dem Sandboden war der Rückgang der Ca-Konzentration im Sproß beachtlich; besonders eklatant war die Abnahme der Ca-Konzentration um etwa 50% bei den beiden höchsten Salzstufen (Tab. A-4 im Anhang) und lag damit im suboptimalen Bereich. Demgegenüber nahmen die Ca-Konzentrationen im Sproß bei Pflanzen auf dem Lehm Boden nicht ab (Tab. A-3 im Anhang). Vergleichbare Verhältnisse zeigten sich bei beiden Bodenarten im Rübenkörper; auch hier war bei den hohen Salzstufen die Ca-Konzentration im Rübenkörper auf dem Sandboden signifikant erniedrigt.

Tab. 3.1 K/Na-, Ca/Na- und Mg/Na-Verhältnisse im Sproß und Rübenkörper bei **Zucker-rüben** (Lehmboden, Standort III) mit zunehmender Salzbelastung (GW: Grundwasser). Die Ernte erfolgte am 16.10.84. Signifikante Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflanzenorgan/Variante	Mineralstoff-Verhältnisse		
	K/Na	Ca/Na	Mg/Na
<u>Sproß:</u>			
GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	0,72 ± 0,04	0,35 ± 0,05	0,11 ± 0,01
GW + 127 mg NaCl/l	0,64 ± 0,02***	0,34 ± 0,03	0,11 ± 0,01
GW + 415 mg NaCl/l	0,70 ± 0,03	0,35 ± 0,02	0,10 ± 0,01
GW + 830 mg NaCl/l	0,48 ± 0,03***	0,21 ± 0,02***	0,06 ± 0,01***
<u>Rübenkörper:</u>			
GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	0,77 ± 0,10	0,51 ± 0,12	0,16 ± 0,02
GW + 127 mg NaCl/l	0,70 ± 0,15	0,46 ± 0,08	0,12 ± 0,02**
GW + 415 mg NaCl/l	1,05 ± 0,19**	0,49 ± 0,12	0,25 ± 0,02***
GW + 830 mg NaCl/l	0,90 ± 0,17	0,40 ± 0,08*	0,16 ± 0,03

Entsprechend der zum Teil ausgeprägten Abnahme an K, Mg und Ca im Sproß bei Pflanzen auf dem Sandboden nehmen bei gleichzeitiger Zunahme der Na-Konzentration die relativen K/Na-, Mg/Na und Ca/Na-Verhältnisse im Sproß mit steigender Salzzufuhr zum Teil dramatisch ab (Tab.3.2). Die Abnahme dieser Verhältnisse auf dem Lehmboden im Vergleich zur Kontrolle ist zwar auch deutlich, aber weniger stark ausgeprägt im Vergleich zu den Pflanzen auf dem Sandboden (Tab. 3.1); sie ist auf dem Lehmboden in erster Linie auf die zunehmende Na-Konzentration im Sproß bei zunehmender Salzzufuhr zurückzuführen. Die Mineralstoffverhältnisse im Rübenkörper in Abhängigkeit von Salzzufuhr und Bodenart verhalten sich vergleichbar zum Sproß; allerdings deutlich weniger ausgeprägt (Tab. 3.1 und Tab. 3.2).

Tab. 3.2 K/Na-, Ca/Na- und Mg/Na-Verhältnisse im Sproß und Rübenkörper bei **Zucker-rüben** (Sandboden, Standort V) mit zunehmender Salzbelastung (GW: Grundwasser). Die Ernte erfolgte am 16.10.84. Signifikante Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflanzenorgan/Variante	Mineralstoff-Verhältnisse		
	K/Na	Ca/Na	Mg/Na
<u>Sproß:</u>			
GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	2,24 ± 0,10	0,73 ± 0,12	0,28 ± 0,03
GW + 127 mg NaCl/l	0,97 ± 0,05***	0,40 ± 0,03***	0,18 ± 0,03***
GW + 415 mg NaCl/l	0,54 ± 0,04***	0,22 ± 0,02***	0,09 ± 0,01***
GW + 830 mg NaCl/l	0,62 ± 0,02***	0,12 ± 0,01***	0,06 ± 0,01***
GW + 1660 mg NaCl/l	0,40 ± 0,03***	0,11 ± 0,01***	0,06 ± 0,01***
<u>Rübenkörper:</u>			
GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	1,30 ± 0,13	0,43 ± 0,06	0,21 ± 0,04
GW + 127 mg NaCl/l	1,13 ± 0,20	0,39 ± 0,12	0,20 ± 0,05
GW + 415 mg NaCl/l	1,14 ± 0,16*	0,52 ± 0,17	0,17 ± 0,03*
GW + 830 mg NaCl/l	1,18 ± 0,20	0,40 ± 0,15	0,17 ± 0,06
GW + 1660 mg NaCl/l	0,99 ± 0,11***	0,27 ± 0,04***	0,16 ± 0,02**

3.2 Gefäßversuch (Zuckerrüben, Karotten und Sommerweizen)

In diesem Gefäßversuch wurde zusätzlich zur Ertragsbildung bei der **Zuckerrübe** der Einfluß einer hohen NaCl-Gabe (1350 mg NaCl/l) auf die Ertragsbildung des **Sommerweizens** und der **Karotte** untersucht. *Daucus carota* zeigt ähnliche Source-Sink Wechselbeziehungen wie die **Zuckerrübe** während der Vegetationsperiode; allerdings gehört die **Karotte** im Unterschied zur **Zuckerrübe** zu den eher salzempfindlichen Pflanzen. **Sommerweizen** gehört ebenso wie die **Karotte** zu den salzempfindlichen Arten, ist jedoch durch ein anderes Source-Sink System charakterisiert. Zusätzlich zum Salzstreß wurde in diesem Gefäßversuch im Verlaufe der Vegetation auch noch ein Trockenstreß von etwa 10 Tagen durch Gießen auf 35% Wasserkapazität gesetzt. Am Ende der Trockenstreßphase erfolgte jeweils eine Zwischenernte. Zusätzlich zur Mineralstoffanalyse wurde die Konzentration von Prolin in den verschiedenen Organen der Versuchspflanzen bestimmt. Außerdem wurde die Konzentration verschiedener Phytohormone (IES, verschiedene Cytokinine und ABS) gemessen und bei einem Teil der Pflanzen wurde $^{14}\text{CO}_2$ appliziert und nach einer kurzen *chase*-Phase die ^{14}C -Assimilationsverteilung zwischen Source und Sink untersucht (Pkt. 3.2.6). Eine zweite Ernte zur Ermittlung des Ertrages wurde zum Vegetationsende der verschiedenen Versuchspflanzen durchgeführt.

3.2.1 Wasserverbrauch und zugeführte Salzmenge während der Vegetation

Die NaCl-Gabe bewirkte eine hoch signifikante Herabsetzung des Wasserverbrauchs pro Gefäß bei allen drei untersuchten Pflanzenarten (Tab. 3.3). Auf Grund der Trockenstreßphase war umgerechnet auf die gesamte Vegetationsperiode der Wasserverbrauch dieser Pflanzen ebenfalls hoch signifikant geringer im Vergleich zu den Kontrollpflanzen, die ausreichend mit Wasser während der gesamten Vegetationsperiode versorgt wurden. Dieser Zusammenhang ist in Tab. 3.3 aus dem Gesamtverbrauch ersichtlich wie auch aus dem Verlauf des Wasserverbrauches vom Zeitpunkt der ersten Salzzugabe bis zum Vegetationsende (Abb. 3.3 bis 3.5).

Tab. 3.3. Gesamter Wasserverbrauch (in ml/Gefäß) während der Vegetationsperiode. Der Wasserverbrauch wurde durch Wiegen der Gefäße vor dem Gießen bestimmt und aus den Einzeldaten der gesamte Wasserverbrauch während der Vegetationsperiode berechnet. Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflanzenart	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
Zuckerrüben	31800 ± 627	30430 ± 786***	28790 ± 494***	27580 ± 523***
Karotten	15911 ± 300	14694 ± 485***	9417 ± 182***	8817 ± 234***
Sommerweizen	16600 ± 216	13206 ± 302***	9805 ± 140***	7539 ± 176***

Die zugeführte Menge an NaCl war besonders hoch bei der **Zuckerrübe** (Tab. 3.4). In dem Gefäßversuch wurden bei dieser Pflanzenart große Mitscherlich-Gefäße mit jeweils 17 kg Boden eingesetzt, damit das Rübenwachstum nicht durch ein eventuell zu kleines Bodenvolumen eingeschränkt wird. Allerdings war dadurch sowohl die Bodenoberfläche wie auch die transpirierende Blattfläche pro Gefäß erhöht, die zu einem relativ hohen Wasserverbrauch (Tab. 3.3) und damit zu einer erhöhten Zufuhr an NaCl über die gesamte Vegetationsperiode geführt hat (Tab. 3.4). **Sommerweizen** und **Karotte** wurden in kleinen Kunststoffgefäßen (6,5 kg Boden) angezogen. Der Wasserverbrauch und damit die zugeführte NaCl-Menge pro Gefäß lagen bei **Sommerweizen** und **Karotte** somit niedriger als bei **Zuckerrüben** (Tab. 3.3 und 3.4). Alle drei Pflanzenarten verbrauchten bei Trockenstreß durch Gießen der Gefäße auf 35% Wasserkapazität grundsätzlich weniger Wasser im Vergleich zur Kontrolle (Tab. 3.3); insofern war die im Gießwasser zugeführte NaCl-Menge bei kombiniertem Streß ebenfalls niedriger (Tab. 3.4).

Tab. 3.4. Mit dem Gießwasser (1350 mg NaCl/l) zugeführte NaCl-Menge (in g/Gefäß) bis zum Ende der Vegetationsperiode bei **Zuckerrübe**, **Karotte** und **Sommerweizen**

Pflanzenart	Variante	
	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
Zuckerrüben	34,38 ± 0,67	32,37 ± 0,71
Karotten	10,55 ± 0,25	9,74 ± 0,32
Sommerweizen	11,62 ± 0,19	8,56 ± 0,24

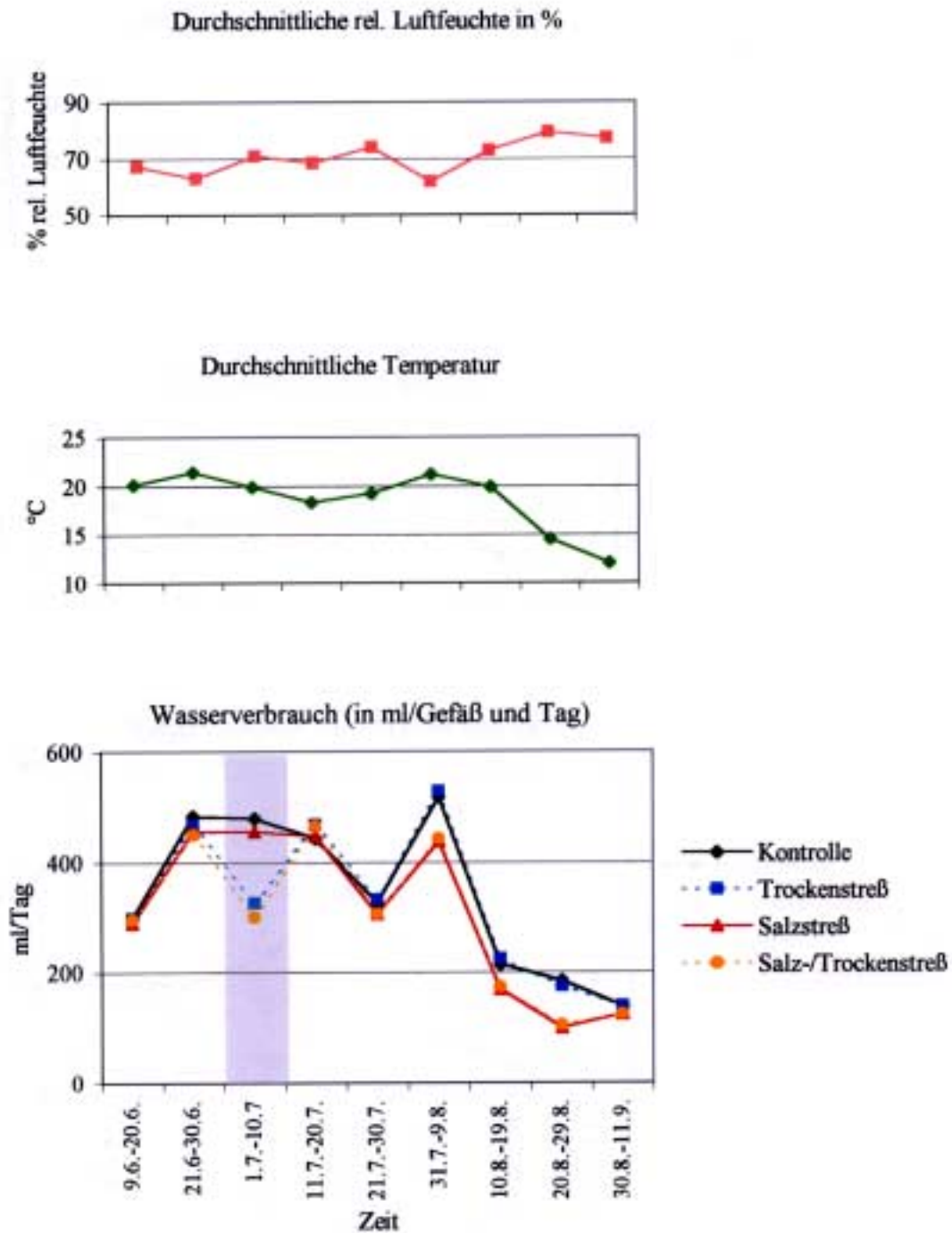


Abb. 3.3 Durchschnittliche Lufttemperaturen, relative Luftfeuchte und Wasserverbrauch (in ml/Gefäß) von **Zuckerrüben** während der Vegetationsperiode mit Beginn der ersten Salzapplikation. Trockenstreßbehandlung wurde in der Zeit von 1.7. bis 10.7. durchgeführt (grau markierte Fläche).

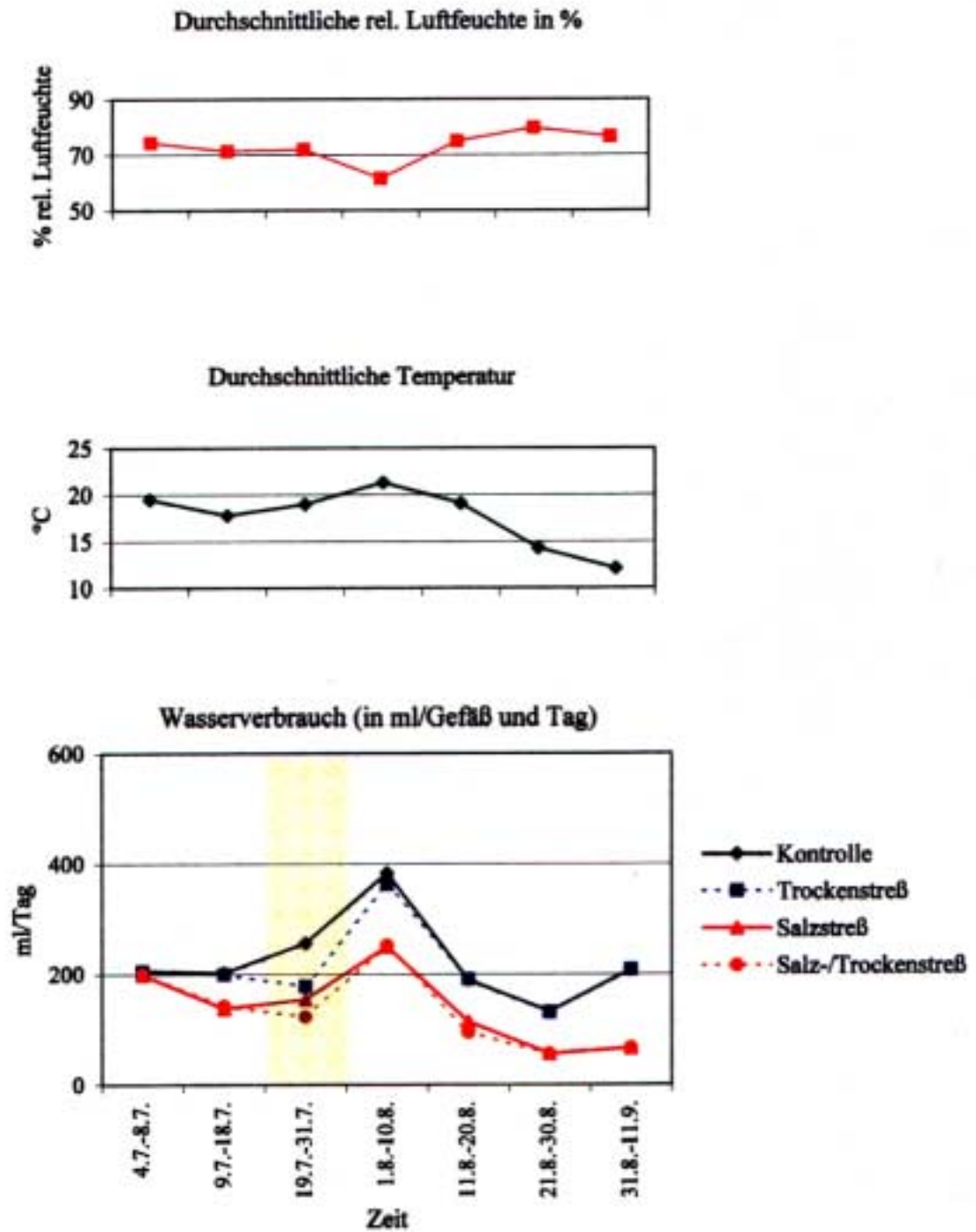


Abb. 3.4 Durchschnittliche Lufttemperaturen, relative Luftfeuchte und Wasserverbrauch (in ml/Gefäß) von **Karotten** während der Vegetationsperiode mit Erster Salzapplikation. Trockenstreßbehandlung wurde in der Zeit 19.7.-31.7. durchgeführt (grau markierte Fläche).

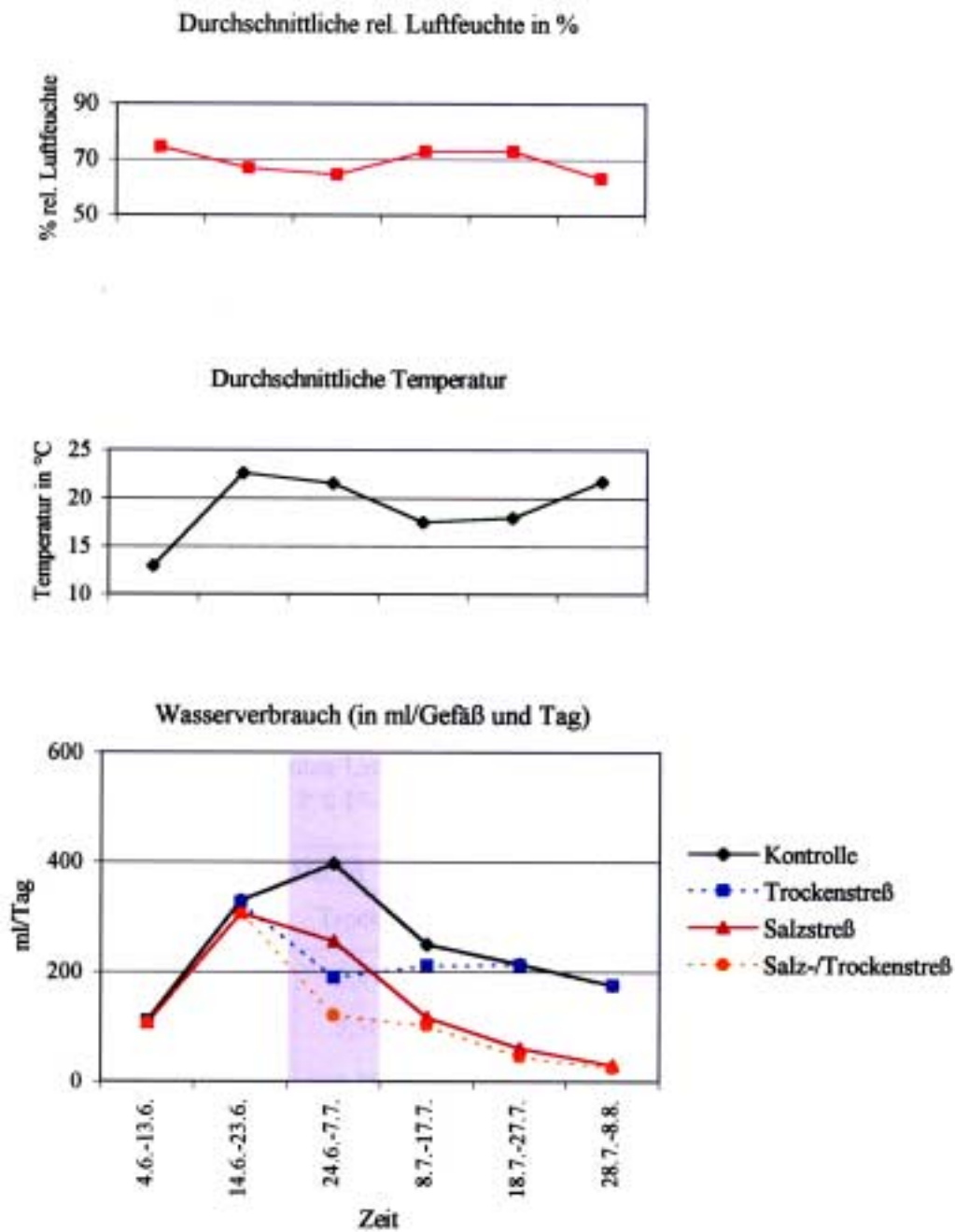


Abb. 3.5 Durchschnittliche Lufttemperaturen, relative Luftfeuchte und Wasserverbrauch (in ml/Gefäß) von **Sommerweizen** während der Vegetationsperiode mit Beginn der ersten Salzapplikation. Trockenstreßbehandlung wurde in der Zeit von 25.6. bis 6.7. durchgeführt (grau markierte Fläche).

Aus dem Verlauf des Wasserverbrauches (Abb. 3.3 bis 3.5) wird darüberhinaus deutlich, daß bei den salzsensitiven Pflanzen (**Karotte** und **Sommerweizen**) im Unterschied zur **Zuckerrübe** auf grund der Wachstumshemmung (Tab. A-7 bis A-10 im Anhang) mit Beginn der Salzapplikation der Wasserverbrauch dieser salzgestreßten Pflanzen signifikant erniedrigt war. Trockenstreß führte bei den verschiedenen Pflanzenarten ebenfalls zu einem erniedrigten Wasserverbrauch; allerdings war sowohl bei **Karotte** als auch bei **Zuckerrübe** der Wasserverbrauch nur kurzfristig zum Zeitpunkt des Trockenstreßes erniedrigt. Da nach der Trockenstreßphase durch weitergeführte Wassergabe auf 60% Wasserkapazität das Wachstum dieser beiden Pflanzenarten verbessert wurde (Tab. A-6 und A-8 im Anhang) und auf das Kontrollniveau wieder anstieg, lag dann der Wasserverbrauch wieder auf dem gleichen Niveau wie bei den Kontrollpflanzen. Bei **Sommerweizen** führte Trockenstreß trotz Wassergabe auf 60% Wasserkapazität im Anschluß an die Trockenstreßphase zu keinem Angleich des Wasserverbrauches während der vegetativen Wachstums- und Kornbildungsphase. Der maximale Wasserverbrauch war in der Regel am höchsten in Zeiträumen mit hoher Lufttemperatur und niedriger Luftfeuchte.

Tab. 3.5: „Water use efficiency“ (in mg gebildete Trockenmasse/g verbrauchten Wassers) bei **Zuckerrübe**, **Karotte** und **Sommerweizen**. Die „Water use efficiency“ wurde aus dem Trockenmasseertrag pro Gefäß am Ende der Vegetationsperiode und dem gesamten Wasserverbrauch während der Vegetationsperiode berechnet. Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflanzenart	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
Zuckerrüben	3,04 ± 0,23	2,97 ± 0,23	3,24 ± 0,23	3,28 ± 0,12
Karotten	4,94 ± 0,26	5,30 ± 0,45	4,24 ± 0,44***	4,35 ± 0,43***
Sommerweizen	3,50 ± 0,08	3,35 ± 0,16*	3,40 ± 0,06*	3,12 ± 0,12***

In der Tab. 3.5 wurde die „Water use efficiency“ der untersuchten Pflanzenarten dargestellt, angegeben in mg gebildete Trockenmasse pro Gramm verbrauchtes Wasser (Tanner 1981). Im Unterschied zur Angabe des reinen Wasserverbrauches (siehe oben) zeigt der Quotient der „Water use efficiency“ durch den Bezug auf die gebildete Trockenmasse die Effizienz einer Pflanze unter bestimmten Bedingungen, mit Wasser sparsam oder wenig haushälterisch umzugehen, meist genauer an. So führte der Trockenstreß nur bei der **Karotte** zu einem erniedrigten Wasserverbrauch pro gebildete Trockenmasseeinheit. Bei den

beiden anderen Pflanzenarten war die „Water use efficiency“ bei Trockenstreß leicht erniedrigt. Umgekehrt führte Salzzufuhr nur bei der salztoleranten **Zuckerrübe** zu einem sparsameren Wasserverbrauch im Vergleich zur Kontrolle. Bei den beiden salzsensitiven Pflanzenarten war der Wasserverbrauch pro gebildete Trockenmasseeinheit erhöht.

3.2.2 Erträge

Bei der **Zuckerrübe** zeigte die Zufuhr hoher NaCl-Konzentrationen zum Zeitpunkt der Zwischenernte (Abb. 3.6 und 3.7 sowie Tab. A-5 im Anhang) eine tendenziell positive Wirkung sowohl auf den Frisch- als auch auf den Trockenmasseertrag. Allerdings konnte zum Ende der Vegetationsperiode diese Ertragsförderung durch Salzzufuhr nicht mehr be



Abb. 3.6: Entwicklung des Sproßes bei der **Zuckerrübe** in Abhängigkeit der NaCl-Zugabe. Varianten, von links nach rechts: Bewässerung mit 0; 415 und 1350 mg/l NaCl. Dieses Ergebnis stammt vom Vorversuch 1985 und zeigt im Unterschied zum Gefäßversuch 1986 nicht die Varianten mit Trockenstreß. Man erkennt deutlich die fördernde Wirkung der Salzzufuhr auf die Sproßentwicklung. Bei beiden NaCl-Stufen zeigt sich eine Vergilbung bei einzelnen älteren Blättern (eventuell analog zur Wildrübe als Folge einer verstärkten Salzakkumulation in den älteren Blättern, um die jüngeren Blätter in ihrer Entwicklung vor zu hoher Salzbelastung zu schützen).

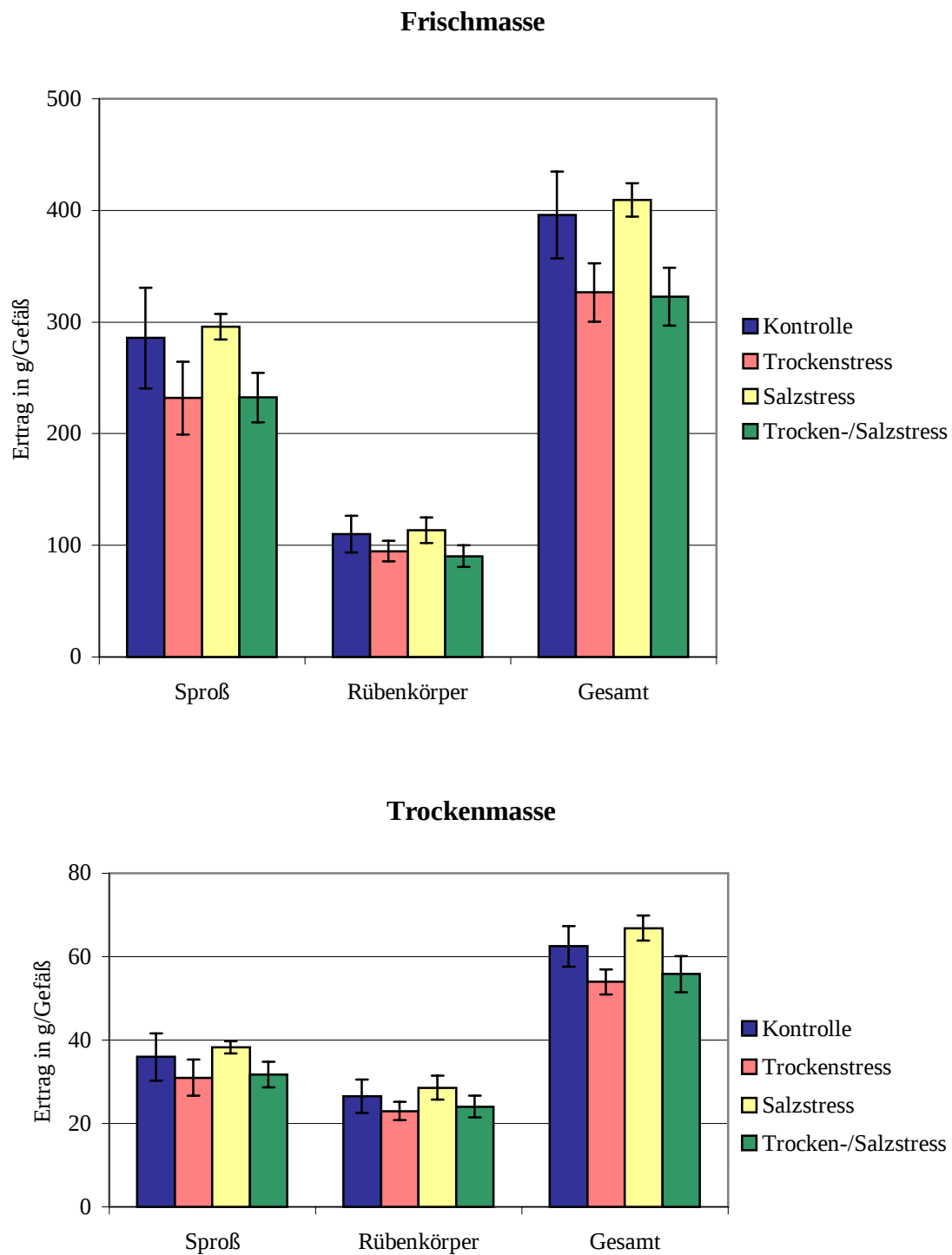


Abb. 3-7 Frisch- bzw. Trockenmasseertrag (in g/Gefäß) von **Zuckerrüben** bei der Zwischenernte am 10.7.86 am Ende der Trockenstressperiode. Die Trockenstressbehandlung wurde vom 1.7 bis 10.7.86 durchgeführt.

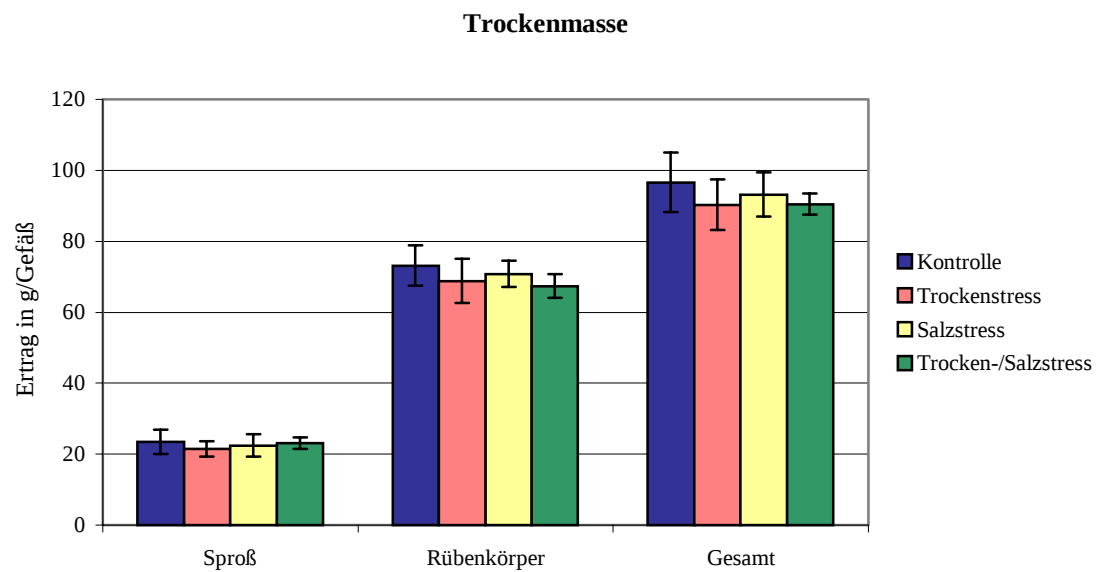
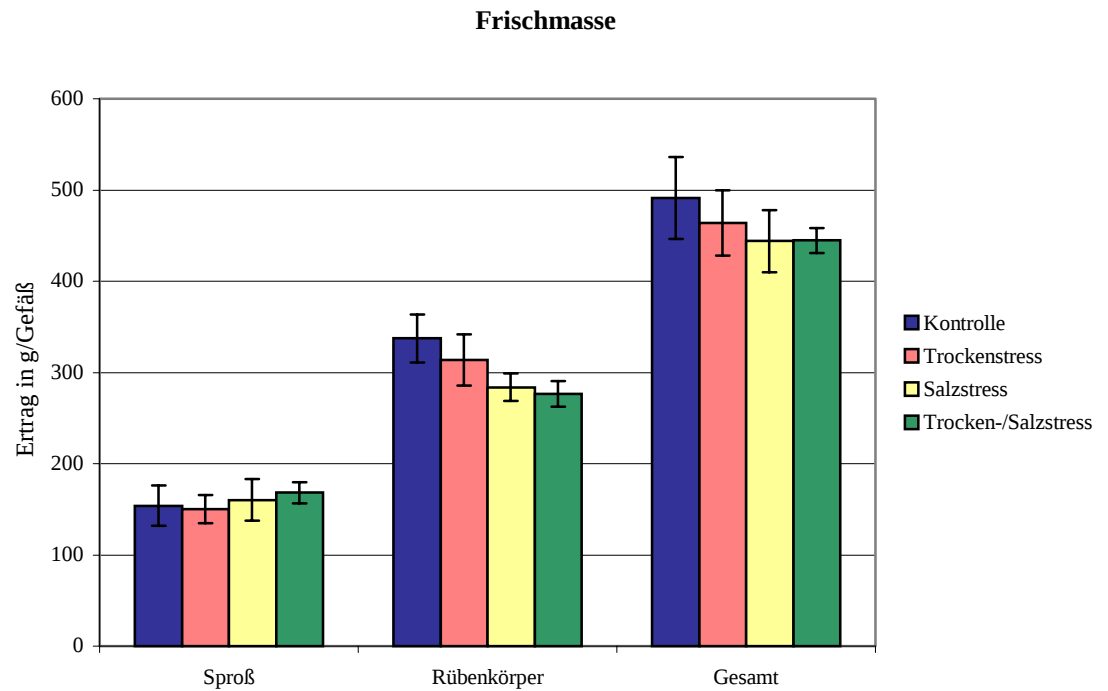


Abb. 3-8 Frisch- bzw. Trockenmasseertrag (in g/Gefäß) von **Zuckerrüben** am Ende der Vegetationsperiode (Ernte am 17.9.86)

obachtet werden. Die Frischmasse des Rübenkörpers war sogar signifikant erniedrigt; die Trockenmasse-Erträge lagen allerdings nur unwesentlich niedriger (Tab. A-6 im Anhang bzw. Abb. 3.8). Im Gegensatz zu dieser zuerst ertragsfördernden, dann eher ertragsneutralen Wirkung zeigten die Pflanzen auf den höchsten Salzstufen im Feldversuch 1984 auf dem Standort V (Sandboden) eine deutliche Ertragdepression und zwar war hier insbesondere der Rübenenertrag (Abb. 3.1 und 3.2) reduziert.

Der Trockenstreß, der unmittelbar vor der Zwischenernte gesetzt wurde, hatte einen deutlich negativen, zumeist signifikanten Einfluß auf sämtliche Ertragsparameter bei der **Zuckerrübe** (Tab. A-5 im Anhang sowie Abb. 3.7), und zwar unabhängig von der NaCl-Gabe. Interessanterweise wurde diese negative Wirkung des Trockenstreßes auf den Ertrag durch kontinuierlich weitergeführte Bewässerung nach der Trockenstreßperiode weitgehend wieder ausgeglichen (Tab. A-6 im Anhang bzw. Abb. 3.8).



Abb. 3.9: Entwicklung des Sproßes bei der **Karotte** nach der Trockenstreßphase. Varianten, von links nach rechts: Kontrolle, Trockenstreß, Salzstreß und die kombinierte Trocken- und Salzstreßbehandlung. Im Vergleich zu den Kontrollpflanzen ist insbesondere das Wachstum bei Salzstreß gehemmt.

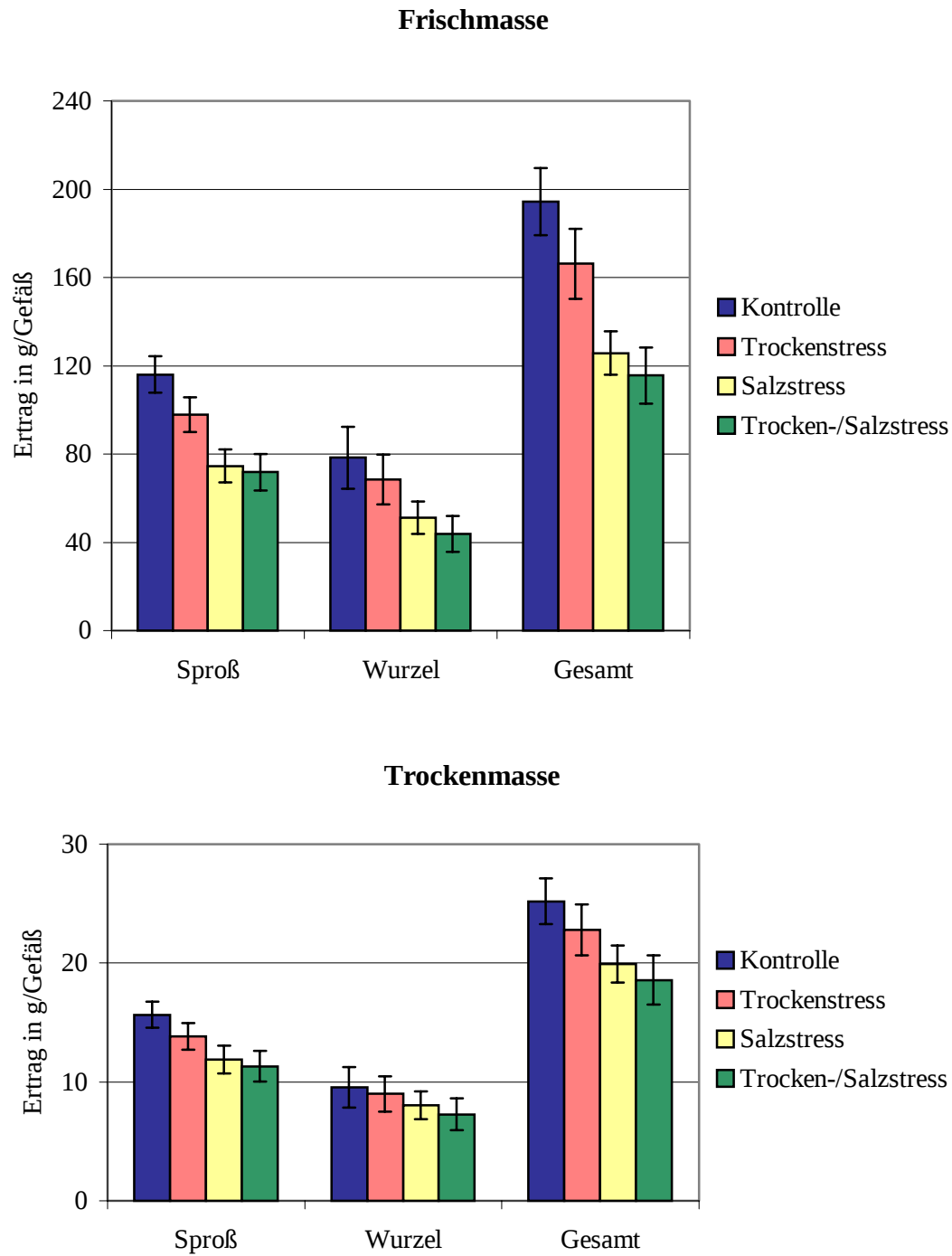


Abb. 3.10 Ertrag (in g/Gefäß) von **Karotten** am Ende der Trockenstressperiode (Zwischenernte am 31.7.86). Die Trockenstressbehandlung wurde vom 19.7. bis 31.7.86 durchgeführt.

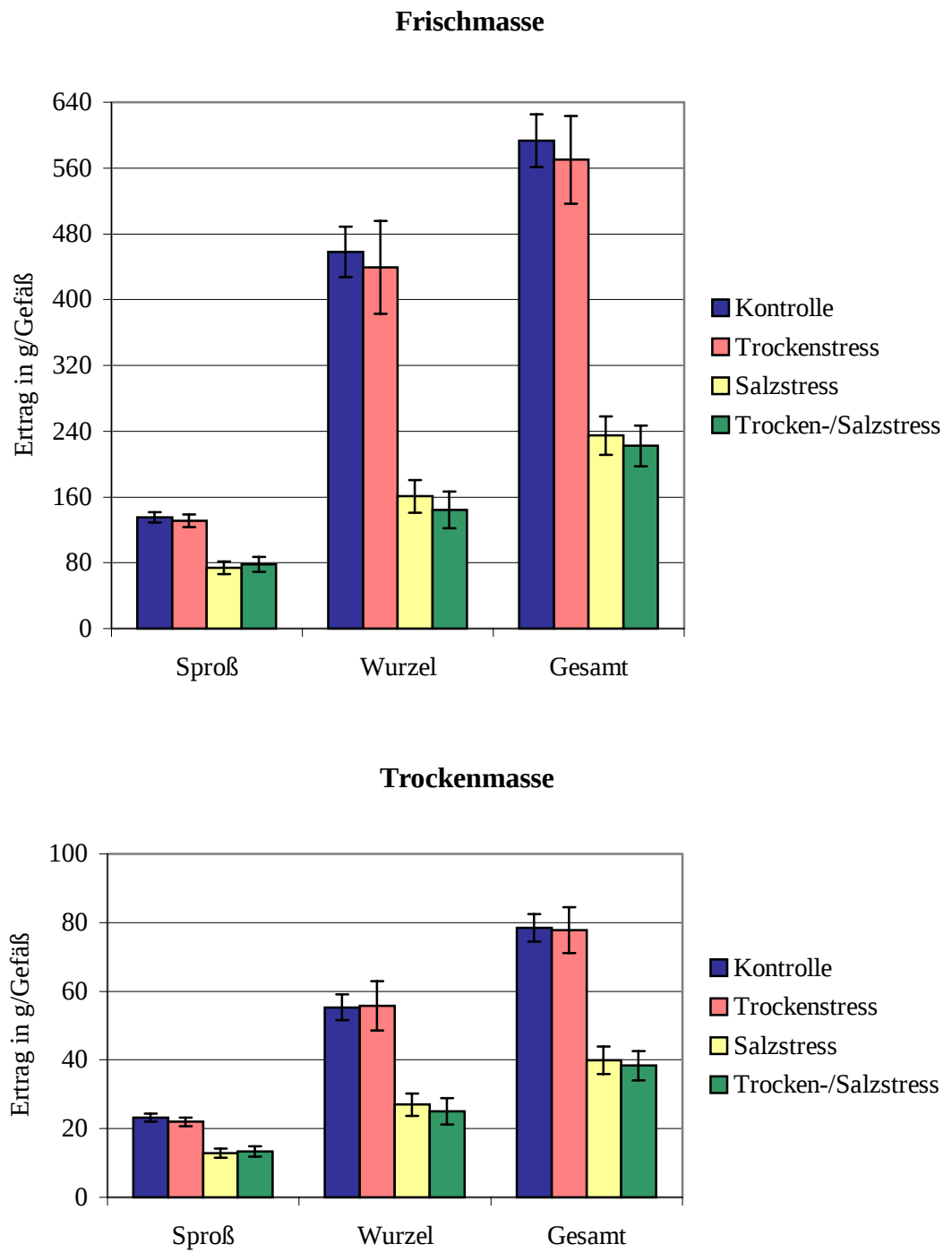


Abb. 3.11 Ertrag (in g/Gefäß) von **Karotten** am Ende der Vegetationsperiode (Endernte am 23.9.86)

Der Ertrag bei der **Karotte** zum Zeitpunkt der Zwischenernte wurde sowohl durch Trockenstreß als auch durch die Salzgabe signifikant reduziert (Tab. A-7 im Anhang bzw. Abb. 3.9 und 3.10). Interessanterweise war der negative Einfluß der NaCl-Gabe auf den Ertrag bereits zur Zwischenernte sehr viel stärker ausgeprägt als die Wirkung des Trockenstreßes. Pflanzen, die sowohl einem Salzstreß als auch einem Trockenstreß ausgesetzt waren, erfuhren die stärkste Ertragsdepression.

Der Ertragsrückgang durch Trockenstreß bei der **Karotte**, und zwar bezogen auf die gesamte Pflanzen-Trockenmasse zum Zeitpunkt der Zwischenernte (Abb. 3.10) wurde durch fortwährende Bewässerung in der Variante ohne NaCl-Gabe bis zum Ende der Vegetationsperiode wieder aufgehoben (Tab. A-8 im Anhang sowie Abb. 3.11). Die deutliche Ertragsdepression durch Salzstreß bereits bei der Zwischenernte hat sich im Verlaufe der Vegetationsperiode durch weitergeführte Salzgabe noch weiter verstärkt und führte zu einer über 50%-igen Ertragsreduktion bezogen auf Wurzel-Trockenmasse im Vergleich zur Kontrolle (Abb. 3.11), und zwar sowohl bei Pflanzen, die einem dauerhaften Salzstreß ausgesetzt waren als auch bei salzgestreßten Pflanzen, die zusätzlich einem kurzfristigen Trockenstreß kurz vor der Zwischenernte ausgesetzt waren. Alle Ertragsparameter, sowohl Frisch- als auch Trockenmasse von Sproß und Wurzel waren mit Ausnahme der Wurzelfrischmasse gleichermaßen stark betroffen. Die Frischmasse der Wurzel war sogar um über 65% im Vergleich zur Kontrolle reduziert (Abb. 3.11). Im Zeitraum zwischen der Zwischenernte und dem Ende der Vegetationsperiode ist die Situation der Ertragsbildung bei **Karotte** und **Zuckerrübe** vergleichbar. In beiden Fällen ist der stärkste Sink die wachsende und speichernde Wurzel; allerdings wird im Unterschied zur **Karotte** (Abb. 3.8) der Rüben-ertrag bei der **Zuckerrübe** durch Salzstreß nicht negativ beeinflusst (Abb. 3.11).

Die Zwischenernte bei **Sommerweizen** erfolgte nach der Entwicklungsphase des Ährenschiebens. Das vegetative Wachstum der Pflanzen war in dieser Phase im Vergleich zur Kontrolle sowohl bei Salz- als auch bei Trockenstreß bereits stark gehemmt (Ertragsrückgang von jeweils ca. 25%). Pflanzen, die beiden Streßarten ausgesetzt waren, zeigten sogar eine fast 50%-ige Depression des Trockenmasseertrages an oberirdischer Pflanzenmasse (Tab. A-9 im Anhang sowie Abb. 3.12 und 3.13).

Zum Ende der Vegetationsperiode hin nahm der Ertrag weiterhin deutlich ab und zwar insbesondere bei fortwährender Bewässerung mit NaCl (Tab. A-10 im Anhang bzw. Abb. 3.14). Im wesentlichen war der Kornertrag stark reduziert. Nicht nur eine Reduktion der

Anzahl an Körnern, sondern auch ein zunehmendes Ausbleiben der Kornentwicklung im oberen Ährendrittel und eine starke Tendenz zur Kümmerkornausbildung mit zunehmender Salzbelastung führte zu einer erheblichen Kornertragseinbuße, die bei der hohen Salzstufe bei ca. 90% lag. Infolgedessen nahm das Korn / Stroh-Verhältnis ebenfalls sehr deutlich ab.



Abb. 3.12: Entwicklung des Sproßes bei **Sommerweizen** nach der Trockenstressperiode. Varianten, von links nach rechts: Kontrolle, Trockenstress, die kombinierte Stressbehandlung und Salzstress. Im Vergleich zu den Kontrollpflanzen ist das Wachstum bei Salz- wie auch bei Trockenstress deutlich gehemmt. Man erkennt deutlich, daß bei Salzstress sehr viel mehr ältere Blätter im Vergleich sowohl zu Kontrolle als auch zu den trockengestressten Pflanzen seneszent sind.

Trockenstress bei **Sommerweizen** führte zu einer Verzögerung des Ährenschiebens bzw. zu einem unvollständigen Ährenschieben und zu einer verminderten Kornanlage. Bei **Sommerweizen**, der ausschließlich einem Trockenstress ausgesetzt war, konnte im Unterschied zur **Zuckerrübe** und zur **Karotte**, der Ertragsrückgang durch anschließende Bewässerung ohne Salzzufuhr nicht wieder ausgeglichen werden. Die Getreidepflanzen zeigten zwar eine geringere, aber absolut gesehen immer noch eine erhebliche Depression des Kornertrages um 27% zum Vegetationsende. In der Trockenstressvariante war haupt-

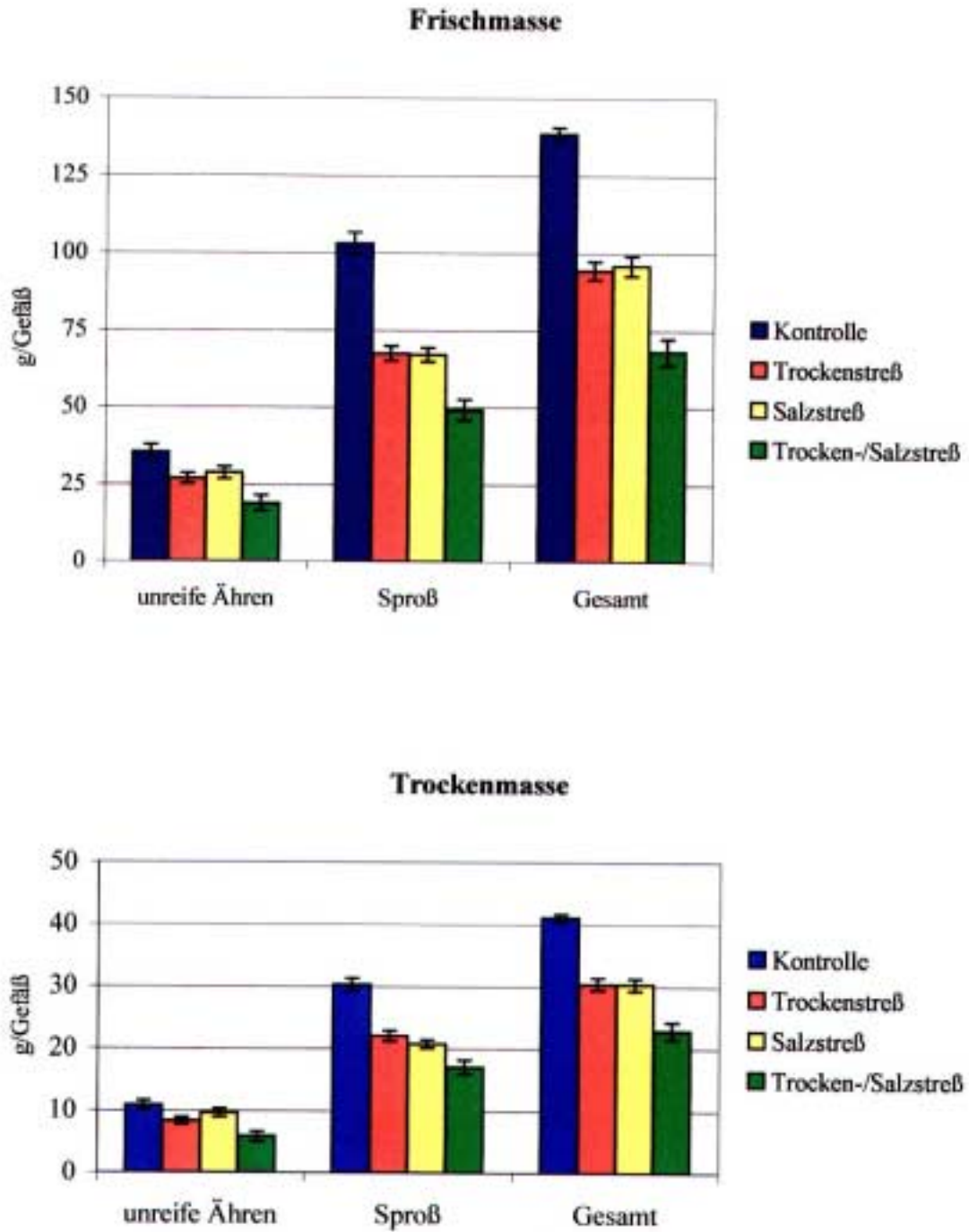


Abb. 3.13 Ertrag (in g/Gefäß) von **Sommerweizen** am Ende der Trockenstreßperiode (Zwischenernte am 7.7.86). Die Trockenstreßbehandlung wurde vom 25.6. bis 6.7.86 durchgeführt.

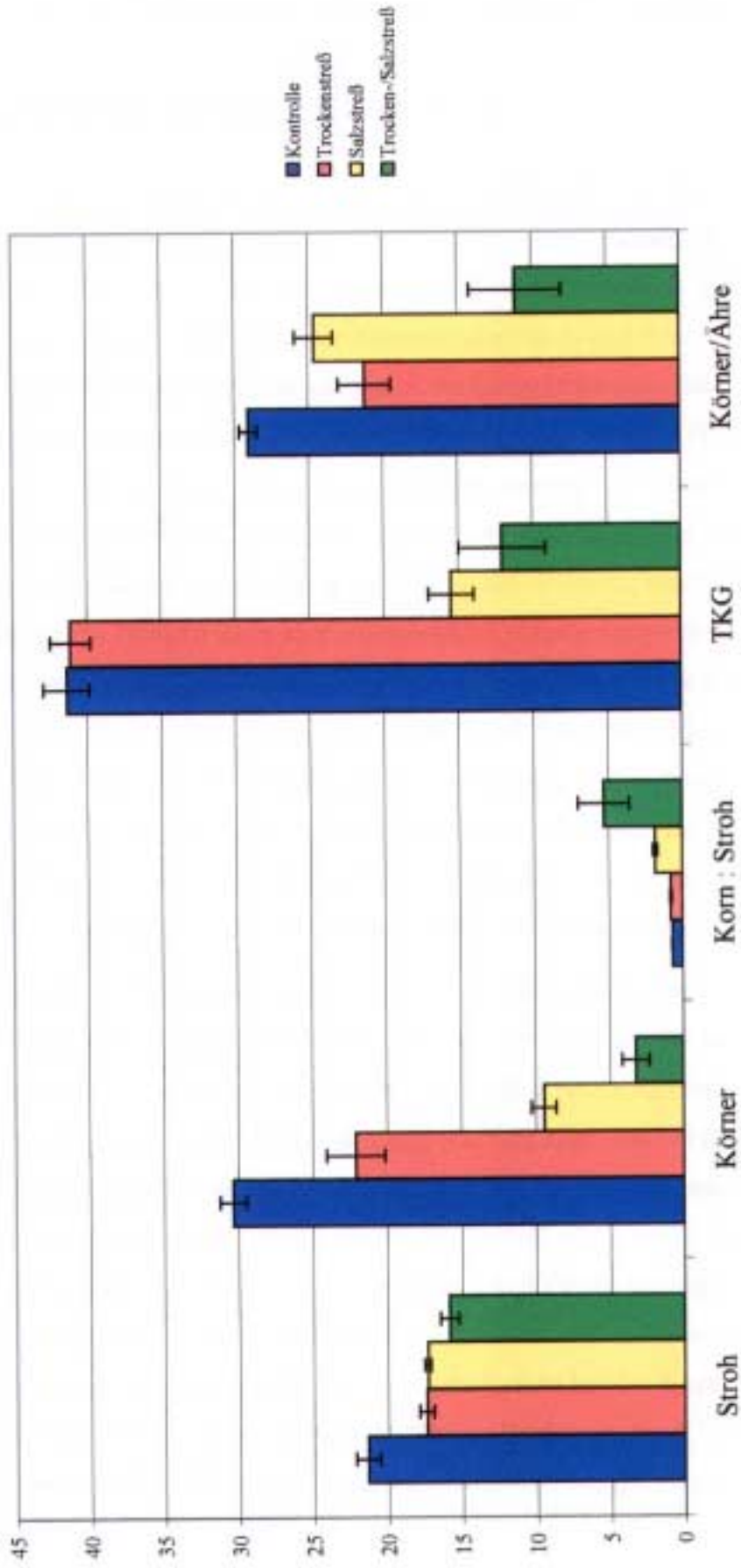


Abb. 3.14 Korn- und Strohertrag (in g/Gefäß) bei **Sommerweizen** (Ernte am 22.8.86) sowie die Ertragsparameter Korn : Stroh-Verhältnis, Tausendkorngewicht (TKG) und Anzahl Körner pro Ähre.

sächlich die Ährenentwicklung und nicht so sehr die Kornentwicklung beeinflusst; das Tausendkorngewicht (TKG) war gegenüber der Kontrollvariante unverändert.

3.2.3 Mineralstoffkonzentrationen bei der 1. Ernte

Die N- und P-Konzentrationen waren bei allen untersuchten Pflanzenarten sowohl in der Blattmasse wie in den Speicherorganen durch Trocken- bzw. Salzstress nur unwesentlich beeinflusst (Tab. A-11, A-12 und A-13 im Anhang). Im Sproß und in den unreifen Ähren von **Sommerweizen** konnte eine erhöhte Konzentration an N und P bei allen drei Streßbehandlungen beobachtet werden, die auf einen Aufkonzentrierungseffekt als Folge eines schwächeren Wachstums zurückzuführen sein dürfte. Im allgemeinen führte die Salzapplikation bei allen Pflanzenarten zu einem deutlichen Anstieg der Natrium- wie auch der Chloridkonzentration in den Blättern. Bei der **Karotte** kommt es zwar ebenfalls bei Salzstreß zu einer erheblichen Anreicherung von Na^+ in den Blättern; einer stärkeren Chloridanreicherung in den Blättern kann aber offensichtlich entgegengewirkt werden. Es erfolgt eine Anreicherung von Chlorid in den Petiolen, ohne das eine weitere Verlagerung in die Blätter stattfindet. In den Wurzeln von **Zuckerrübe** und **Karotte** wurde ebenfalls Na^+ und Cl^- akkumuliert, wobei die Anreicherung dieser Ionenspecies besonders bei **Karotten** ausgeprägt war. In den unreifen Ähren bei **Sommerweizen** zeigte sich nur ein Anstieg in der Na^+ - und Cl^- -Konzentration bei kombiniertem Salz- und Trockenstreß, der vermutlich auf eine Ionenakkumulation bei schlechtem Wachstum zurückzuführen ist.

Die Kalium-Konzentration im Sproß war durch die Salzbehandlung bei den verschiedenen Pflanzenarten sehr unterschiedlich beeinflusst. Bei der **Zuckerrübe** wurde die K^+ -Konzentration im Blatt nicht negativ beeinflusst. Vermutlich findet darüberhinaus ein Funktionersatz des Kaliums im Stoffwechsel durch Natrium statt, das bei dieser an Salzstreß angepaßten Pflanze im Blatt sehr stark angereichert wird. Die K^+ -Konzentration im Rübenkörper ist leicht erniedrigt und hängt vermutlich ebenfalls mit einem Funktionersatz von Na^+ in der Rübe zusammen (Tab. A-11 im Anhang). Auf Grund der starken Na^+ -Akkumulation bei der Zuckerrübe sind die K/Na-Verhältnisse sowohl im Sproß wie auch im Rübenkörper sehr stark erniedrigt (Tab. 3.6). Die Salz-Zufuhr bei der **Karotte** führte im Unterschied zur **Zuckerrübe** zu einem sehr deutlichen Rückgang der K^+ -Konzentration sowohl in den oberirdischen Pflanzenorganen als auch in der Wurzel. Demgegenüber führte

Tab. 3.6. K/Na-, Ca/Na- und Mg/Na-Verhältnisse bei der **Zuckerrübe** in Blatt, Petiole und Wurzel zum Zeitpunkt der Zwischenernte (10.7.86). Die signifikantesten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
Blattspreiten:				
K/Na	7,02 ± 0,77	6,95 ± 1,30	1,46 ± 0,14***	1,56 ± 0,14***
Ca/Na	4,70 ± 0,47	4,44 ± 0,65	0,84 ± 0,13***	0,89 ± 0,05***
Mg/Na	2,30 ± 0,25	2,08 ± 0,21	0,47 ± 0,07***	0,46 ± 0,02***
Petiolen				
K/Na	10,11 ± 0,77	9,54 ± 1,16	2,52 ± 0,10***	2,63 ± 0,12***
Ca/Na	4,01 ± 0,45	4,48 ± 0,45	0,72 ± 0,12***	0,76 ± 0,09***
Mg/Na	1,66 ± 0,11	1,75 ± 0,20	0,25 ± 0,02***	0,27 ± 0,02***
Wurzel				
K/Na	14,25 ± 3,68	8,01 ± 1,12***	3,11 ± 0,84***	4,25 ± 0,58***
Ca/Na	6,22 ± 2,78	3,11 ± 2,38*	1,48 ± 0,31***	1,56 ± 0,45***
Mg/Na	2,44 ± 0,71	1,70 ± 0,38*	0,57 ± 0,13***	0,73 ± 0,15***

Salzstreß bei **Sommerweizen** sogar zu einem Anstieg der K^+ -Konzentration im Blatt wie auch in den Ähren, der vermutlich auf Konzentrationseffekte bei schlechtem Wachstum und weiterer Nährstoffaufnahme zurückzuführen ist. Dementsprechend sind die K/Na-Verhältnisse bei **Karotte** und **Zuckerrübe** im Sproß wesentlich stärker reduziert als bei **Sommerweizen** (Tab. 3.6, 3.7 und 3.8). Da keine deutliche Na^+ -Akkumulation in der Ähre bei Salzstreß erfolgt, bleiben auch die Nährstoffverhältnisse von K^+ , Ca^{2+} und Mg^{2+} im Vergleich zum Na^+ hier auf einem konstanten Niveau (Tab. 3.8).

Die Nährstoffkonzentrationen von Calcium und Magnesium wurden ebenfalls durch Salzstreß sehr unterschiedlich beeinflusst. Während bei der **Zuckerrübe** und der **Karotte** die Ca^{2+} -Konzentration im Sproß nur unwesentlich beeinträchtigt wurde, zeigte **Sommerweizen** sogar signifikant erhöhte Ca^{2+} -Konzentrationen im Sproß (Aufkonzentrierungseffekt ähnlich wie bei K^+). In der Wurzel bei **Daucus** zeigte sich eine signifikante Abnahme der Ca^{2+} -Konzentration, während sich in den sink Organen bei **Sommerweizen** und **Zuckerrübe** keine deutlichen Veränderungen zeigten. Die Veränderungen in der Mg^{2+} -Kon-

zentration in den verschiedenen Organen aller drei Versuchspflanzen sind als indifferent einzustufen. Die Ca/Na sowie die Mg/Na-Verhältnisse nehmen bei Salzstreß sowohl im Sproß wie auch in den Speicherwurzeln von **Karotte** und **Zuckerrübe** deutlich ab (Tab. 3.6 und 3.7).

Tab. 3.7. K/Na-, Ca/Na- und Mg/Na-Verhältnisse bei der **Karotte** in Blatt, Petiole und Wurzel zum Zeitpunkt der Zwischenernte (10.7.86). Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
Blattspreiten:				
K/Na	8,97 $\pm$ 1,00	10,73 $\pm$ 1,33*	2,44 $\pm$ 0,16***	2,10 $\pm$ 0,21***
Ca/Na	4,20 $\pm$ 0,49	5,33 $\pm$ 0,67**	1,38 $\pm$ 0,10***	1,01 $\pm$ 0,09***
Mg/Na	1,00 $\pm$ 0,11	1,19 $\pm$ 0,14*	0,36 $\pm$ 0,03***	0,32 $\pm$ 0,04***
Petiolen				
K/Na	20,03 $\pm$ 2,76	22,43 $\pm$ 2,39	3,94 $\pm$ 0,14***	4,23 $\pm$ 0,18***
Ca/Na	3,94 $\pm$ 0,52	5,45 $\pm$ 0,60***	1,11 $\pm$ 0,09***	1,22 $\pm$ 0,07***
Mg/Na	0,76 $\pm$ 0,09	0,82 $\pm$ 0,14	0,12 $\pm$ 0,01***	0,12 $\pm$ 0,01***
Wurzel				
K/Na	8,85 $\pm$ 1,57	5,77 $\pm$ 0,86***	1,83 $\pm$ 0,12***	2,12 $\pm$ 0,18***
Ca/Na	1,15 $\pm$ 0,18	1,01 $\pm$ 0,16	0,27 $\pm$ 0,04***	0,26 $\pm$ 0,03***
Mg/Na	0,41 $\pm$ 0,05	0,40 $\pm$ 0,08	0,12 $\pm$ 0,01***	0,13 $\pm$ 0,02***

Trockenstreß ohne Salzbehandlung führte ebenfalls zu unterschiedlichen K^+ -Konzentrationen in den verschiedenen Organen und Versuchspflanzen. Hauptsächlich im Speicherorgan bei **Karotte** und **Zuckerrübe** nahm die K^+ -Konzentration deutlich ab (abnehmendes K/Na-Verhältnis, siehe Tab. 3.6 und 3.7). Auf diese Weise ist möglicherweise die K^+ -Bereitstellung für junge wachsende Blätter, die einen beständig hohen K-Bedarf zeigen, weiterhin gewährleistet. Im Unterschied dazu stieg die K^+ -Konzentration in den Ähren, aber auch im Sproß bei **Sommerweizen** an, was vermutlich auf einen Aufkonzentrierungseffekt bei schlechtem Wachstum zurückzuführen ist. Die auffälligste Veränderung in der Ca^{2+} -Konzentration auf Trockenstreß zeigte sich bei der **Zuckerrübe**; hier war die Ca^{2+} -Konzentration im Rübenkörper signifikant erniedrigt. Eine ähnliche Reaktion deutete sich bei

kombiniertem Salz- und Trockenstreß an (Tab. A-11 im Anhang) und zeigte sich auch im Feldversuch 1984 auf dem Sandboden bei der hohen Salzstufe (Tab. A-4 im Anhang). Trockenstreß führte bei den Wurzeln von **Karotten** nur zu einer signifikanten Reduktion des K/Na-Verhältnisses (Tab. 3.7). Die Ca/Na und Mg/Na-Verhältnisse wurden durch Trockenstreß nicht beeinflusst (Tab. 3.7). Die Nährstoffverhältnisse von Ca^{2+} und Mg^{2+} wurden bei **Sommerweizen** durch Trockenstreß ebenfalls kaum beeinflusst (Tab. 3.8).

Tab. 3.8. K/Na-, Ca/Na- und Mg/Na-Verhältnisse bei **Sommerweizen** in Ähre, Blatt und übrigem Sproß zum Zeitpunkt der Zwischenernte (7.7.86). Die signifikantesten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
Ähren:				
K/Na	$3,06 \pm 1,01$	$4,34 \pm 1,57$	$3,89 \pm 1,14$	$2,75 \pm 0,71$
Ca/Na	$0,97 \pm 0,32$	$1,62 \pm 0,95$	$1,68 \pm 0,89$	$0,92 \pm 0,45$
Mg/Na	$0,17 \pm 0,07$	$0,16 \pm 0,06$	$0,12 \pm 0,03$	$0,12 \pm 0,03$
2. jüngstes Blatt				
K/Na	$13,15 \pm 3,85$	$12,98 \pm 2,11$	$4,67 \pm 0,37^{***}$	$3,52 \pm 0,32^{***}$
Ca/Na	$2,39 \pm 0,62$	$2,05 \pm 0,26$	$0,61 \pm 0,05^{***}$	$0,60 \pm 0,06^{***}$
Mg/Na	$0,35 \pm 0,08$	$0,39 \pm 0,05$	$0,11 \pm 0,01^{***}$	$0,11 \pm 0,01^{***}$
übriger Sproß				
K/Na	$11,89 \pm 3,52$	$14,92 \pm 4,37$	$3,21 \pm 0,48^{***}$	$2,67 \pm 0,30^{***}$
Ca/Na	$1,63 \pm 0,50$	$2,06 \pm 0,62$	$0,47 \pm 0,08^{***}$	$0,42 \pm 0,04^{***}$
Mg/Na	$0,25 \pm 0,05$	$0,28 \pm 0,07$	$0,07 \pm 0,01^{***}$	$0,06 \pm 0,01^{***}$

Während also bei der **Zuckerrübe** die K^+ , Ca^{2+} und Mg^{2+} -Konzentrationen im Sproß nicht beeinträchtigt wurden und es hier zu einer Akkumulation von Na^+ und Cl^- ohne Ertragseinbuße kam, führte latenter K^+ -Mangel bei gleichzeitiger Akkumulation von Na im Sproß zur Ertragsdepression bei der **Karotte**. Ein latenter Ca^{2+} -Mangel in der Wurzel der **Karotte** könnte ebenfalls zu einer Einschränkung in der Ertragsbildung geführt haben. Bei **Sommerweizen** wurden die Konzentrationen an K^+ , Ca^{2+} und Mg^{2+} im Sproß nicht negativ beeinflusst; hier ist es unter anderem eine Akkumulation an Na^+ und Cl^- im Sproß, die die

Ertragsbildung negativ beeinträchtigt haben dürfte. Beim **Sommerweizen** dürfte allerdings der niedrige Ertrag vornehmlich auf einen Wassermangel bei Salz- und bei Trockenstreß zurückzuführen sein; die Nährstoffe im Sproß erfahren im allgemeinen eine Anreicherung auf Grund eines schlechten Wachstums bei gleichzeitig erfolgreicher Nährstoffaufnahme. Die negative Wirkung des Trockenstreßes auf den Ertrag zum Zeitpunkt der Zwischenernte bei **Zuckerrübe** und **Karotte** hängt ebenfalls mit dem ungünstigen Wasserhaushalt zusammen.

3.2.4 Prolinkonzentration

Die **Zuckerrübe** zeigte auf Trockenstreß nur im Rübenkörper signifikant erhöhte Prolinkonzentrationen (Tab. 3.9). Salzbehandlung führte demgegenüber zu keiner signifikanten Veränderung der Prolinkonzentration sowohl in der Blattmasse wie auch im Rübenkörper.

Tab. 3.9. Prolinkonzentrationen (in $\mu\text{mol/g}$ Frischmasse) in verschiedenen Organen zum Zeitpunkt der Zwischenernte bei **Zuckerrübe** (Zwischenernte am 10.7.86), bei **Karotte** (Zwischenernte am 29.7.86) und bei **Sommerweizen** (Zwischenernte am 3.7.86). Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflanzenorgan	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
Zuckerrübe				
Sproß	$0,22 \pm 0,05$	$0,21 \pm 0,02$	$0,23 \pm 0,03$	$0,23 \pm 0,01$
Rübenkörper	$0,31 \pm 0,04$	$0,46 \pm 0,02^{***}$	$0,29 \pm 0,02$	$0,46 \pm 0,02^{***}$
Karotte				
Sproß	$0,18 \pm 0,01$	$0,22 \pm 0,01$	$0,82 \pm 0,08^{***}$	$0,96 \pm 0,04^{***}$
Wurzel	$0,18 \pm 0,01$	$0,40 \pm 0,03^{***}$	$6,07 \pm 0,33^{***}$	$11,74 \pm 0,31^{***}$
Sommerweizen				
Unreife Ähren	$3,94 \pm 0,25$	$23,40 \pm 1,98^{***}$	$19,94 \pm 3,54^{***}$	$60,74 \pm 1,91^{***}$

Demgegenüber führte sowohl Trocken- wie auch Salzstreß zu einer meist signifikanten Erhöhung der Prolinkonzentration sowohl in der oberirdischen Blattmasse als auch insbesondere in der Wurzel bei **Daucus**. Bei Trockenstreß war die Steigerung im Unterschied zum Salzstreß nur relativ geringfügig. In der oberirdischen Blattmasse war bei Salzstreß

der Anstieg gegenüber der Kontrolle etwa um das 5-fache erhöht. In der Karottenwurzel war die Steigerung dramatisch: die Pflanzen der Salzvariante zeigten eine etwa 30-fache Steigerung in der Prolinkonzentration, während bei kombiniertem Trocken- und Salzstreß die Konzentration sogar um das 65-fache höher lag im Vergleich zur Kontrolle.

In den unreifen Ähren des **Sommerweizens** erfolgte ebenfalls im Vergleich zur Kontrollvariante ein sehr deutlicher Anstieg in der Prolinkonzentration, sowohl durch den Trockenstreß um das etwa 6-fache als auch durch den Salzstreß um etwa das 5-fache. Bei gleichzeitiger Trocken- und Salzstreßwirkung stieg Prolin sogar um das ca. 15-fache an.

3.2.5 Konzentrationen der verschiedenen Phytohormone

Grundsätzlich zeigte sich, daß für die Konzentration an Phytohormonen im Gewebe eine relativ hohe Varianz zwischen den biologischen Wiederholungen besteht (Tab. 3.10 und Tab. 3.11). Während sich offenbar bezüglich IES (Tab. 3.10) und der Cytokinine (Tabellen 3.12 bis 3.14) im Gewebe bei allen Versuchspflanzen kein differenzierter Trend bezüglich Trocken- und Salzstreß abzeichnet, zeigt sich bei allen Sink-Organen, beim Rübenkörper der **Zuckerrübe**, bei der Wurzel von **Daucus** wie auch in den unreifen Ähren bei **Sommerweizen** sowohl bei Trocken- als auch bei Salzstreß eine signifikante Erhöhung der Konzentration an Abscisinsäure (Tab. 3.11). Nur bei der **Zuckerrübe** führte Trockenstreß zu keiner Erhöhung der Konzentration an ABA im Rübenkörper. In der oberirdischen Blattmasse zeigte sich sowohl bei der **Zuckerrübe** wie auch bei der **Karotte** kein Einfluß von Salz- und Trockenstreß auf die ABA-Konzentration im Gewebe. Die **Zuckerrübe** zeigte grundsätzlich deutlich höhere Abscisinsäurekonzentrationen im Sproß im Vergleich zu den Wurzeln, während bei der **Karotte** durchweg höhere Konzentrationen in den Wurzeln im Vergleich zum Sproß nachgewiesen wurden. Bemerkenswert sind die bei **Sommerweizen** im Vergleich zu den beiden anderen untersuchten Pflanzenarten insgesamt sehr hohen Cytokinin-Konzentrationen, wobei Zeatin und Zeatinribosid dominieren. Allerdings zeigte sich hier ebenfalls kein Einfluß von Salz- und Trockenstreß. Es soll in diesem Zusammenhang darauf verwiesen werden, daß bei den Cytokinin-Untersuchungen nur zwei Wiederholungen durchgeführt wurden; insofern zeigen sich allenfalls Trends an, die daher hier nicht interpretiert werden sollten.

Tab. 3.10. Konzentrationen an Indoleessigsäure (in pmol/g Frischmasse) in den verschiedenen Organen zum Zeitpunkt der Zwischenernte bei **Zuckerrübe** (Zwischenernte am 10.7.86), bei **Karotte** (Zwischenernte am 29.7.86) und bei **Sommerweizen** (Zwischenernte am 3.7.86).

Pflanzenorgan	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Zuckerrüben</u>				
Sproß	81,6 ± 24,0	91,2 ± 28,8	59,2 ± 14,8	77,0 ± 18,6
Rübenkörper	62,6 ± 16,7	60,0 ± 16,0	88,2 ± 16,1	66,6 ± 21,2
<u>Karotten</u>				
Sproß	485,7 ± 52,7	736,7 ± 596,4	940,8 ± 582,0	1049,2 ± 510,0
Wurzel	80,3 ± 29,8	104,5 ± 65,2	129,8 ± 92,6	95,3 ± 82,1
<u>Sommerweizen</u>				
unreife Ähren	198,2 ± 71,1	167,8 ± 47,1	223,7 ± 85,0	151,6 ± 48,0

Tab. 3.11. Konzentrationen an Abscisinsäure (in pmol/g Frischmasse) in den verschiedenen Organen zum Zeitpunkt der Zwischenernte bei **Zuckerrübe** (Zwischenernte am 10.7.86), bei **Karotte** (Zwischenernte am 29.7.86) und bei **Sommerweizen** (Zwischenernte am 3.7.86). Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflanzenorgan	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Zuckerrüben</u>				
Sproß	1960,9 ± 350,2	1815,7 ± 246,9	1911,2 ± 273,2	1921,5 ± 281,5
Rübenkörper	699,4 ± 146,1	614,9 ± 56,3	1601,7 ± 323,9**	1601,8 ± 226,8**
<u>Karotten</u>				
Sproß	726,9 ± 199,4	662,7 ± 145,3	838,9 ± 144,3	648,3 ± 196,4
Wurzel	1061,4 ± 261,7	1703,1 ± 281,6*	1417,0 ± 200,8	1955,8 ± 332,9**
<u>Sommerweizen</u>				
unreife Ähren	386,8 ± 43,6	1110,1 ± 265,7**	704,1 ± 79,4**	916,4 ± 23,4***

Tab. 3.12. Konzentrationen an Cytokinin (in pmol/g Frischmasse) in den verschiedenen Organen zum Zeitpunkt der Zwischenernte bei **Zuckerrübe** (Zwischenrnte am 10.7.86)

Pflanzenorgan untersuchte Cytokinine	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Sproß</u>				
2-Isopentenyladenin	0,04	nn	0,10	0,10
2-Isopentenyladeninribosid	0,30	0,60	0,40	0,60
Zeatin	0,50	0,60	1,00	0,20
Zeatinribosid	0,40	1,80	0,70	nn
Dihydrozeatin	1,20	1,50	1,50	0,40
Dihydrozeatinribosid	0,30	0,30	0,50	0,10
Cytokinine-Gesamt	2,70	4,80	4,20	1,40
<u>Rübenkörper</u>				
2-Isopentenyladenin (iP)	0,52	0,09	0,06	0,07
iP-Ribosid	1,60	0,61	0,39	0,22
Zeatin	0,26	0,58	0,37	0,26
Zeatinribosid	0,41	2,00	0,56	0,63
Dihydrozeatin	nn	1,00	1,70	0,83
Dihydrozeatinribosid	nn	0,20	0,18	0,14
Cytokinine-Gesamt	2,79	4,39	3,20	2,08

nn: nicht nachweisbar

Tab. 3.13. Konzentrationen an Cytokinen (in pmol/g Frischmasse) in den verschiedenen Organen zum Zeitpunkt der Zwischenernte bei **Karotte** (Zwischenernte am 18.8.88).

Pflanzenorgan untersuchte Cytokine	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Sproß</u>				
2-Isopentenyladenin	0,28	0,12	0,17	0,11
2-Isopentenyladeninribosid	0,76	0,49	0,77	0,73
Zeatin	nn	0,58	0,68	0,54
Zeatinribosid	1,72	0,37	0,78	0,98
Dihydrozeatin	0,64	nn	1,49	1,50
Dihydrozeatinribosid	0,32	0,19	0,41	0,35
Cytokine-Gesamt	3,72	1,75	4,30	4,21
<u>Wurzel</u>				
2-Isopentenyladenin (iP)	0,20	0,10	0,03	nn
iP-Ribosid	0,32	0,24	0,08	0,22
Zeatin	0,81	0,30	0,58	0,73
Zeatinribosid	1,09	0,45	1,06	0,73
Dihydrozeatin	2,00	0,55	2,27	1,87
Dihydrozeatinribosid	0,29	0,41	0,36	0,58
Cytokine-Gesamt	4,71	2,05	4,27	4,13

Tab. 3.14. Konzentrationen an Cytokinen (in pmol/g Frischmasse) in unreifen Ähren zum Zeitpunkt der Zwischenernte von **Sommerweizen** (Zwischenernte am 3.7.86).

untersuchte Cytokine	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
2-Isopentenyladenin	0,08	1,00	0,10	0,05
2-Isopentenyladeninribosid	1,90	2,40	1,50	0,70
Zeatin	66,90	88,20	48,20	6,80
Zeatinribosid	16,70	18,80	23,00	29,80
Dihydrozeatin	2,30	2,50	5,10	6,90
Dihydrozeatinribosid	1,00	0,60	0,40	0,40
Cytokine-Gesamt	88,80	113,50	78,30	44,60

3.2.6 Photosyntheseleistung und Verteilung der Assimilate

3.2.6.1 Photosyntheseleistung

Erwartungsgemäß verbleibt bei allen Pflanzenarten und in allen Varianten nach einer kurzen (90-minütigen) *chase*-Phase der bei weitem größte Teil der während der Puls-Phase applizierten Radioaktivitätsmenge im begasten Blatt (70 bis 95%; Tab. 3.15, Tab. 3.16 und Tab. 3.17). Von 2% bis etwa 20% der ^{14}C -markierten, im Source-Blatt assimilierten Assimilate wurden während der *chase*-Phase in die Hauptsinkorgane der untersuchten Pflanzenarten verlagert.

Tab. 3.15. ^{14}C -Gesamteinbau (in 1000 dpm) in die Pflanzensubstanz sowie die mittlere prozentuale ^{14}C -Verteilung nach erfolgter *in vivo* $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation über ein typisches source-Blatt (das zweitälteste Blatt) auf einzelne Pflanzenorgane bei **Zuckerrübe**. Es wurden 3 Wiederholungen durchgeführt. Die $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation erfolgte am 12.7.86 am Ende der Trockenstreßphase. Nach einer 30 minütigen Puls- und einer anschließenden 60 minütigen Chase-Phase wurden die Pflanzen geerntet.

Pflanzenteil / Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Prozentuale ^{14}C-Verteilung:</u>				
Begastes Blatt	72,2 ± 10,1	73,8 ± 1,4	69,7 ± 10,8	68,0 ± 1,7
Petiole des begasten Blattes	11,3 ± 6,9	11,6 ± 1,6	12,8 ± 1,4	9,4 ± 1,0
übrige Blätter und Petiolen	1,2 ± 0,1	1,4 ± 0,6	1,2 ± 0,4	2,1 ± 1,2
Rübenkörper	15,3 ± 3,2	13,2 ± 4,0	16,3 ± 14,4	20,5 ± 2,2
Gesamt- ^{14}C -Einbau (in 1000 dpm)	1659,1	1796,1	2541,7	2279,7
^{14}C -Einbau in 1000 dpm pro g FM der begasten Pflanze	24,1	32,5	47,6	43,8

Die gesamte Radioaktivitätsmenge in der **Zuckerrübe** wie auch der ^{14}C -Einbau im begasten Blatt lag bei den trockengestreßten Pflanzen auf einem vergleichbarem Niveau mit den Kontrollpflanzen (Tab. 3.15), was bedeutet, daß durch Trockenstreß die ^{14}C -Assimilation im photosynthetisch aktiven Blatt nicht negativ beeinflusst wurde. Die prozentuale ^{14}C -Verlagerung von Assimilaten aus dem Source-Blatt während der *chase*-Phase erfolgte er-

wartungsgemäß hauptsächlich in den Rübenkörper. Die Daten zur prozentualen ^{14}C -Verteilung zeigen, dass die Assimilatverlagerung durch Trockenstreß nicht beeinträchtigt wurde (Tab. 3.15). Die Salzgabe beeinflusst offensichtlich sowohl ^{14}C -Assimilation als auch die Assimilatverlagerung eher im positiven Sinne.

Tab. 3.16. ^{14}C -Gesamteinbau (in 1000 dpm) in die Pflanzensubstanz sowie die mittlere prozentuale ^{14}C -Verteilung nach erfolgter *in vivo* $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation über ein typisches source-Blatt (zweitältestes Blatt) auf einzelne Pflanzenorgane bei **Karotte**. Es wurden 3 Wiederholungen durchgeführt. Die $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation erfolgte am 30.7.86 am Ende der Trockenstreßphase. Nach einer 30 minütigen Puls- und einer anschließenden 60 minütigen Chase-Phase wurden die Pflanzen geerntet.

Pflanzenteil / Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Prozentuale ^{14}C-Verteilung:</u>				
Begastes Blatt	83,6 ± 0,5	84,3 ± 4,0	90,7 ± 5,2	93,3 ± 3,2
Petiole des begasten Blattes	6,2 ± 0,2	5,4 ± 0,8	3,9 ± 1,5	3,2 ± 1,0
Übrige Blätter und Petiolen	0,9 ± 1,0	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,2	1,1 ± 1,8
Wurzel inkl. Apex	9,3 ± 0,7	9,9 ± 4,4	5,1 ± 3,8	2,4 ± 3,2
Gesamt- ^{14}C -Einbau (in 1000 dpm)	1392,7	1276,3	1010,7	1012,0
^{14}C -Einbau in 1000 dpm/g FM der begasten Pflanze	77,1	101,4	74,6	124,3

Wie bei der **Zuckerrübe** wurde die ^{14}C -Assimilation und die Assimilatverlagerung bei der **Karotte** durch Trockenstreß nicht beeinträchtigt (Tab. 3.16). Salzapplikation führte demgegenüber zu einer Erniedrigung der ^{14}C -Gesamteinbaus und darüberhinaus zu einer gehemmten Assimilatverlagerung in die Wurzel. Die Assimilatverlagerung bei Pflanzen mit kombiniertem Trocken- und Salzstreß war besonders stark gehemmt.

Die gesamte Radioaktivitätsmenge in der Pflanze (dpm pro Pflanze) war in den Kontrollpflanzen bei **Sommerweizen** gegenüber allen Streßvarianten deutlich höher. Pflanzen, die gleichzeitig beiden Streßarten ausgesetzt waren, zeigten besonders niedrige ^{14}C -Mengen im Gewebe (Tab. 3.17). Das bedeutet zunächst, daß die CO_2 -Assimilation bei **Sommerweizen** unter den gewählten Versuchsbedingungen sowohl bei Salz- als auch bei Trockenstreß eingeschränkt war und sich besonders negativ bei kombiniertem Streß ausgewirkt

hat. Die Daten zur prozentualen ^{14}C -Verteilung zwischen dem begasten Blatt (source) und der Ähre (Tab. 3.17), dem stärksten Sink der Weizenpflanze mit Beginn der Ährenentwicklung, lassen darüberhinaus den interessanten Schluß zu, daß, im Vergleich zur Kontrolle zusätzlich die Assimilatverlagerung, ausgedrückt in Prozent an der Gesamtfixierung, durch Salz-, aber auch durch Trockenstreß deutlich beeinträchtigt wurde.

Tab. 3.17. ^{14}C -Gesamteinbau (in 1000 dpm) in die Pflanzensubstanz sowie die mittlere prozentuale ^{14}C -Verteilung nach erfolgter *in vivo* $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation über ein typisches source-Blatt (zweitjüngstes Blatt) auf einzelne Pflanzenorgane bei **Sommerweizen**. Es wurden 3 Wiederholungen durchgeführt. Die $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation erfolgte am 4.7.86 am Ende der Trockenstreßphase. Nach einer 30 minütigen Puls- und einer anschließenden 60 minütigen Chase-Phase wurden die Pflanzen geerntet.

Pflanzenteil / Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Prozentuale ^{14}C-Verteilung:</u>				
Begastes Blatt	87,8 ± 5,2	94,7 ± 3,7	93,7 ± 2,0	92,4 ± 0,2
übriger Sproß inkl. Ähre	12,1 ± 5,2	5,0 ± 3,8	6,1 ± 2,0	7,0 ± 0,5
Wurzel (Teile) und Bestockungsknoten	0,1 ± 0	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,1	0,6 ± 0,3
Gesamt- ^{14}C -Einbau (1000 in dpm)	440,8	143,9	143,4	71,0
^{14}C -Einbau in 1000 dpm/g FM der begasten Pflanze	82,0	37,9	38,0	26,2

Die Daten zum ^{14}C Gesamteinbau wie auch die prozentuale ^{14}C Assimilatverteilung zeigen bei drei Wiederholungen (pro Wiederholung eine Einzelpflanze) Trends auf. Dies gilt insbesondere für die **Zuckerrübe** und die **Karotte**, wobei hier die Einzelpflanzen größere individuelle Unterschiede im Vergleich zum **Sommerweizen** aufweisen.

3.2.6.2 Verteilung der Assimilate auf einzelne Stoffgruppen.

Der weitaus größte Teil des ^{14}C -assimilierten Kohlenstoffs bei **Zuckerrüben** und **Sommerweizen** wurde in der ethanollöslichen Fraktion des Blattes mit 80 bis 85% (Tab. 3.18 und Tab. 3.19) nachgewiesen. Die Hauptfraktion bildeten hier die Zucker, wobei der prozentuale Anteil im Blatt bei beiden Pflanzenarten bei der Kontrolle bei 75 % lag. Während

sich bei der **Zuckerrübe** keine signifikante Veränderung in der Verteilung der ethanollöslichen Assimilatfraktionen bei Salz- wie auch Trockenstreß zeigte (Tab. 3.18), führten beide Stressoren bei **Sommerweizen** zu einer deutlichen Erhöhung des ^{14}C -Einbaus in der Aminosäurefraktion auf Kosten der Zucker (Tab. 3.19). Trockenstreß führte bei **Sommerweizen** zusätzlich zu einem Anstieg des ^{14}C -Einbaus in der Fraktion der organischen Säuren (Tab. 3.19). Salz- und Trockenstreß zeigten keinen Einfluß auf die ^{14}C -Aktivität in den ethanolunlöslichen Rückständen wie auch in der chloroformlöslichen Fraktion der Assimilate sowohl bei der **Zuckerrübe** wie bei **Sommerweizen** (Tabellen 3.18 und 3.19).

Tab. 3.18 Prozentuale Verteilung des assimilierten ^{14}C bei **Zuckerrüben** auf einzelne Trennfraktionen. Die $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation erfolgte am 12.7.86 am Ende der Trockenstreßphase.

Pflanzenorgan / Trennfraktion	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Begastes Blatt</u>				
Aminosäuren	$2,4 \pm 0,6$	$4,3 \pm 1,6$	$4,0 \pm 1,2$	$3,6 \pm 1,1$
Organische Säuren	$3,9 \pm 0,8$	$5,2 \pm 2,0$	$5,0 \pm 1,4$	$3,3 \pm 0,5$
Zucker	$74,0 \pm 5,1$	$70,2 \pm 8,5$	$70,8 \pm 1,4$	$70,8 \pm 6,2$
Ethanolfraktion-Gesamt	$80,3 \pm 4,9$	$79,6 \pm 6,6$	$79,8 \pm 1,4$	$77,7 \pm 7,0$
Chloroform-Fraktion	$1,5 \pm 0,2$	$2,7 \pm 0,6$	$2,4 \pm 1,1$	$2,8 \pm 2,0$
Ethanolunlös. Rückstand	$18,2 \pm 4,9$	$17,7 \pm 7,1$	$17,8 \pm 2,0$	$19,7 \pm 9,2$
<u>Petiole des begastes Blattes</u>				
Aminosäuren	$1,1 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,2$	$1,1 \pm 0,2$
Org. Säuren	$0,7 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,4$	$0,9 \pm 0,3$	$0,5 \pm 0,2$
Zucker	$95,1 \pm 0,9$	$94,9 \pm 0,6$	$94,8 \pm 0,7$	$96,0 \pm 1,0$
Ethanolfraktion-Gesamt	$97,0 \pm 0,8$	$97,1 \pm 0,9$	$96,9 \pm 0,2$	$97,6 \pm 0,9$
Chloroform-Fraktion	$0,2 \pm 0,2$	$0,1 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,2$
Ethanolunlös. Rückstand	$2,9 \pm 0,8$	$2,8 \pm 1,0$	$2,8 \pm 0,3$	$2,2 \pm 0,8$
<u>Rübenkörper</u>				
Aminosäuren	$2,9 \pm 2,9$	$2,6 \pm 1,9$	$1,9 \pm 0,7$	$2,0 \pm 0,7$
Organische Säuren	$5,6 \pm 3,1$	$2,9 \pm 1,6$	$5,2 \pm 3,3$	$2,4 \pm 0,5$
Zucker	$89,5 \pm 5,5$	$90,9 \pm 1,8$	$89,8 \pm 3,4$	$93,0 \pm 0,6$
Ethanolfraktion-Gesamt	$98,0 \pm 0,4$	$96,4 \pm 1,6$	$96,9 \pm 0,6$	$97,4 \pm 0,5$
Chloroform-Fraktion	0	0	$0,1 \pm 0,2$	0
Ethanolunlös. Rückstand	$2,0 \pm 0,4$	$3,6 \pm 1,6$	$3,0 \pm 0,5$	$2,3 \pm 0,5$

Tab. 3.19. Prozentuale Verteilung des assimilierten ^{14}C bei **Sommerweizen** auf einzelne Trennfractionen. Die $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation erfolgte am 4.7.86 am Ende der Trockenstreußphase.

Pflanzenorgan / Trennfraction	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreuß	Salzstreuß	Salz-/Trockenstreuß
<u>Begastes Blatt</u>				
Aminosäuren	5,5 ± 1,1	10,0 ± 4,1	11,5 ± 3,6	14,4 ± 1,1
Org. Säuren	5,2 ± 3,2	8,5 ± 0,9	5,3 ± 1,5	7,4 ± 3,9
Zucker	74,6 ± 7,8	63,5 ± 9,7	66,6 ± 9,9	58,5 ± 9,8
Ethanolfraktion-Gesamt	85,3 ± 3,5	82,0 ± 7,2	83,4 ± 5,4	80,3 ± 4,8
Chloroform-Fraktion	2,5 ± 2,0	2,3 ± 1,0	2,7 ± 0,9	4,9 ± 2,6
Ethanolunlös. Rückstand	12,2 ± 1,4	15,7 ± 6,3	13,9 ± 4,6	14,8 ± 2,2
<u>Übriger Sproß</u>				
Aminosäuren	4,4 ± 0,5	18,6 ± 10,4	13,4 ± 5,2	17,5 ± 7,9
Org. Säuren	3,2 ± 0,6	23,5 ± 16,5	4,7 ± 1,9	8,0 ± 1,3
Zucker	83,6 ± 1,1	46,4 ± 32,3	74,7 ± 11,1	68,8 ± 9,7
Ethanolfraktion-Gesamt	91,2 ± 0,9	88,5 ± 7,7	92,8 ± 4,4	94,3 ± 0,4
Chloroform-Fraktion	5,8 ± 0,7	0,2 ± 0,4	0,4 ± 0,7	0
Ethanolunlös. Rückstand	3,0 ± 1,7	11,3 ± 8,0	6,8 ± 3,8	5,7 ± 0,4

4. DISKUSSION

4.1 Methodische Aspekte der Phytohormonanalytik und die Bedeutung der Phytohormone bei Trockenstreß und NaCl Salinität

Die bisher verwendeten Methoden zur Phytohormonbestimmung beziehen sich auf die Ermittlung der Phytohormonkonzentration in Geweben und kompletten Organen. Ein sehr bekanntes, und gleichzeitig sehr altes Nachweisverfahren ist der Biotest, der zur Messung der biologischen Aktivität von Gibberellinen in Pflanzenextrakten eingesetzt wird. Im Zwergerbsen oder Zwergreistest wird das Wachstum von Zwergmutanten nach Zugabe von Gibberellinen gemessen (z.B. Murakami 1968). Auch die Induktion hydrolytischer Enzyme in Aleuronschichten von keimenden Getreidekörnern wird als Biotestverfahren eingesetzt (z.B. Coombe et al. 1967). Gibberellinbiotests sind relativ empfindlich, denn der Nachweisbereich liegt zwischen 10^{-7} bis 10^{-11} M (Reeve und Crozier 1980); allerdings sind diese Testverfahren nicht sonderlich spezifisch. Hinzu kommt die Uneinheitlichkeit des biologischen Materials, so daß dieses Verfahren sich für exakte quantitative Bestimmungen schlecht eignet.

So ist man von diesen auf biologischen Reaktionssystemen beruhenden Nachweisverfahren in den letzten ca. dreißig Jahren auf eine verbesserte Analytik, zumeist auf die Anwendung chromatographischer Methoden übergegangen. Ein relativ empfindliches Verfahren bietet die Kopplung von HPLC (High Performance Liquid Chromatography) mit GC-MS (Gas chromatography - Mass spectrometry), die zur Verbesserung der Nachweisgrenze geführt hat (z.B. Cohen et al. 1987). Die GC-MS Technik erlaubt den Nachweis von bis zu 10^{-11} g Gibberellin. Mit einer modifizierten Methode (Selected Ion Current Monitoring) konnten Gaskin und MacMillan (1978) sogar bis zu 5×10^{-14} g Gibberellin nachweisen. Allerdings ist hierfür ein hoher Reinheitsgrad erforderlich, der nur mit entsprechend vielen Reinigungsschritten zu erreichen ist. Da mit der Zunahme an Reinigungsschritten grundsätzlich die Verluste zunehmen und diese schlecht quantifizierbar sind, ermöglicht auch dieses Verfahren häufig keine exakte Bestimmung. Hinzu kommt der hohe apparative und damit zeitliche Aufwand, der dieses empfindliche Nachweisverfahren für Routineuntersuchungen, wie in den vorliegenden Untersuchungen (Tab. 3.10 bis 3.14), beispielsweise für ein Screening von Phytohormonkonzentrationen in verschiedenen pflanzlichen Organen während der Ertragsbildung als ungeeignet erscheinen läßt.

Immunologische Analysemethoden, insbesondere mit Hilfe spezifischer monoklonaler Antikörper zur Detektion der verschiedenen Phytohormone (z.B. Weiler et al. 1985, Weiler et al. 1987), bieten demgegenüber die Möglichkeit mit einem geringen apparativen Aufwand Reihenuntersuchungen mit hohen Probenzahlen durchzuführen. Die Nachweisgrenzen liegen im pmol-Bereich (siehe 2.5.6.2) und damit auf einem vergleichbaren Niveau wie bei der GC-MS Analytik (Weiler 1984). Ähnlich wie bei der GC-MS Analytik muß jeder Pflanzenextrakt vorgereinigt werden (Cohen et al. 1987). Auch für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Pflanzenextrakte von Sproß und Wurzel bei Zuckerrübe, Karotte und Weizen erwies es sich als notwendig, eine Reihe von Reinigungsschritten bis hin zu einer HPLC-Reinigung (Abb. 2.4) zu entwickeln.

Die Anwendung dieser sog. ELISA-Methode (Enzyme Linked Immuno Sorbent Assay), die die Entwicklung zum Teil sehr aufwendiger Reinigungsverfahren für unterschiedliche pflanzliche Organe mit einschließt (Abb. 2.4), hat zu gut reproduzierbaren Ergebnissen geführt. Durch die Zugabe radioaktiver Phytohormonstandards konnten die auftretenden Verluste während der Reinigungsverfahren exakt quantifiziert werden (siehe 2.5.2).

Insgesamt hat sich gezeigt, daß die Pflanze in Abhängigkeit von der untersuchten Art auf Trocken- bzw. Salzstreß mit einer zum Teil deutlichen Erhöhung der Konzentration an Abscisinsäure in der Wurzel (Tab. 3.11; z.B. Wright 1978, Davies and Mansfield 1983), gewissermaßen als Signalgeber (Davies und Zhang 1991) für den oberirdischen Sproß reagiert, damit unnötigen Wasserverlust durch einen frühzeitigen Stomataschluß minimiert (z. B. Raschke 1975, Beardsell und Cohen 1975, Dörffling et al. 1977) und die Wasserverteilung durch Erhöhung der Wasserleitfähigkeit und Membranpermeabilität in der Pflanze verbessert (z. B. Glinka und Reinhold 1971, Glinka 1980; van Steveninck und van Steveninck 1983). Diese Reaktionen der Pflanze auf Salz- und Trockenstreß sind schon seit vielen Jahren bekannt und gelten als die klassische Reaktion der Abscisinsäure. Die anderen Phytohormone haben in Bezug auf Salz- und Trockenstreß offensichtlich keine spezifische Bedeutung. So konnte auch in der vorliegenden Arbeit weder für IES, einem wichtigen Vertreter der Auxine noch für die Vielzahl der untersuchten Cytokinine, ein Zusammenhang zum Trocken- sowie Salzstreß nachgewiesen werden (Tab. 3.10, Tab. 3.12 bis Tab. 3.14). Die Phytohormone nehmen sehr wahrscheinlich, das hat die bisherige Forschung gezeigt (Morris 1996), eine zentrale Stellung bei den Steuerungsprozessen der Wechselwirkungen der Source-Sink Systeme im Rahmen der pflanzlichen Ertragsbildung ein. Source-Sink Systeme verändern sich im Laufe der Lebensspanne einer Pflanze; daran sind endogene Differenzierungsprozesse der verschiedenen Organe beteiligt, aber auch

äußere Einflüsse, wie die Wasserversorgung oder die Temperatur oder die Photoperiode, die das phytohormonelle System beeinflussen. Die Stellen der Regulation, an denen die Phytohormone im Rahmen der Ertragsbildung (z. B. Blattseneszenz, Loading, Unloading und Speicherprozesse im physiologischen sink) angreifen, sind zur Zeit noch offen (Morris 1996).

Die Konzentration der Phytohormone in den verschiedenen Organen einer Pflanze ändert sich im Verlaufe der Entwicklung und selbst im Verlaufe eines Tages treten große Unterschiede auf (Paasch et al 1997). Insofern sind Phytohormonkonzentrationen eines Entwicklungsstadiums, wie in den vorliegenden Versuchen (Tab. 3.10 bis 3.14), insbesondere in Hinsicht auf deren Bedeutsamkeit für die Ertragsbildung grundsätzlich mit einer gewissen Vorsicht zu interpretieren. Hinzu kommt, daß der aktuelle Hormonspiegel im Gewebe zu einem gegebenen Zeitpunkt, das soll heißen, die Konzentration an physiologisch aktiven freien Hormonmolekülen aus dem Gleichgewicht zwischen dem Anteil, gebunden an hochmolekulare Strukturen (z.B. Proteinen), sog. Speicherformen sowie dem Anteil, gebunden an niedermolekulare Strukturen (z.B. Zucker), sog. Transportformen, resultiert (z.B. Hangarter und Good 1981, Bandurski et al. 1995). Durch die Hormone oder die Hormonrelationen zueinander kann der Differenzierungszustand einer Zelle und damit deren Protein- sowie Enzymkomplement gesteuert werden, aber umgekehrt kann der Differenzierungszustand der Einzelzelle eine ganz entscheidende Voraussetzung für die Entfaltung der Hormonwirkung auf zellulärem und molekularem Niveau sein. Hier ist insbesondere der Verteilungszustand von Rezeptoren in der Zelle, die spezifisch Phytohormone binden (z.B. Venis und Napier 1997), gemeint. Somit besteht eine Wechselwirkung zwischen den Phytohormonen und dem Differenzierungszustand einer Zelle wie auch zwischen der Zelldifferenzierung und deren Einfluß auf die Phytohormonwirkung. Diese Zusammenhänge machen deutlich, wie verwickelt die Interaktionen zwischen Phytohormon, Proteinrezeptor, Gen, Enzym und damit physiologischer Reaktion sind, die kurzfristig zur Aktivierung bzw. Inhibierung von Enzymen (z.B. H^+ -ATPase) und mittel-bis langfristig zur Etablierung neuer Strukturen führen, häufig in der *de novo* Synthese von Proteinen münden und damit Änderungen im Wachstum und in der Differenzierung bewirken (Taiz und Zeiger 1998).

Außerdem beruhen die bislang eingesetzten Verfahren auf der Analytik von Gesamthormonkonzentrationen im Gewebe und reflektieren daher nur unzureichend das physiologische Verteilungsmuster einzelner Phytohormone und damit deren physiologische Bedeutsamkeit in der Kausalkette ihrer Wirkung auf zellulärem und molekularem Niveau einerseits und ihrer Ausprägung auf dem Niveau der Morpho- und Ontogenese andererseits.

Ein erster Schritt für ein verbessertes Verständnis wäre daher die Entwicklung von Techniken, die die Ermittlung von Phytohormonkonzentrationen auf zellulärem Niveau gestatten. Imani et al. (1998) sowie Imani (1999) konnten erste Möglichkeiten zum *in situ* Nachweis der Auxinverteilung und deren quantitative Bestimmung in verschiedenen Geweben von transgenen Karotten durch Einsatz eines auf Auxin ansprechenden genetischen Promotors aufzeigen. Durch Kopplung geeigneter Reportergene wie beispielsweise dem Glucuronidase Reportergen (GUS-Reportergen) an den Promotor war eine Quantifizierung von Auxinen möglich. So zeigten sich beispielsweise hohe Auxinkonzentrationen im Bereich geöffneter Stomatazellen, nicht aber im Bereich der benachbarten Epidermiszellen. Nach den bisherigen Vorstellungen wird die Plasmalemma H^+ -ATPase durch Auxin aktiviert sowie eine Neusynthese stimuliert (Cleland 1995) mit der Folge einer vermehrten Protonenabscheidung in den Apoplasten. Die elektrochemische Potentialdifferenz zwischen Apoplast und Cytosol wird in Folge dieser Protonenabscheidung größer, d.h. die Protonenkonzentration im Apoplasten steigt an und das elektrische Potential zur Innenseite des Plasmalemmas wird negativer. Die stärkere negative Aufladung des Plasmalemmas wird vornehmlich zum Motor einer vermehrten K^+ -Aufnahme (Schroeder et al. 1994). In Folge der Abnahme des intrazellulären Wasserpotentials kommt es dann zu einer vermehrten Wasseraufnahme und damit zu einer Öffnung der Stomatazellen. Diese in weiten Zügen aufgeklärte Kausalkette belegt, wie wichtig die Kenntnisse der Phytohormonkonzentration auf Zellebene ist, andererseits aber macht dieses Beispiel auch den Einsatz transgener Pflanzen zur Entwicklung entsprechender zellulärer Nachweismethoden deutlich.

4.2 Einfluß von Trockenstreß und NaCl-Salinität auf die Ertragsbildung von Zuckerrüben, Karotten und Sommerweizen

Bereits Trockenstreß über einen kurzen Zeitraum von zehn Tagen führte bei der **Zuckerrübe** in der anfänglichen vegetativen Wachstumsphase (beginnende Wachstums- und Speicherprozesse des Rübenkörpers) im Vergleich zur Kontrolle zu einem meist signifikanten Ertragsrückgang, und zwar zeigte sich sowohl ein Rückgang in der Frisch- wie auch der Trockenmasse (Tab. A-5 im Anhang). Der Ertrag der kurzfristig trockengestreßten Pflanzen, die dann mit salzunbelastetem Wasser bis zum Ende der Vegetationsperiode bewässert wurden, lag im Vergleich zu den Kontrollpflanzen auf einem ähnlichen, wenn auch etwas erniedrigtem Niveau (Tab. A-6 im Anhang). Der etwas reduzierte Trockenmassertrag könnte mit dem erhöhten Energiebedarf (Wyn Jones 1981, Yeo 1983) für die Syn-

these von *compatible solutes* während der Trockenstressphase zusammenhängen. Beispielsweise war die Konzentration an Prolin direkt nach der Trockenstressphase im Rübenkörper hochsignifikant um das 1,5-fache erhöht (Tab. 3.9).

Ähnlich wie bei der **Zuckerrübe** führte Trockenstress in der anfänglichen vegetativen Wachstumsphase (vor der eigentlichen Entwicklung der Wurzel) bei ***Daucus*** zu einem signifikanten Ertragsrückgang, sowohl an oberirdischer Sproßmasse wie auch an Wurzeln (Tab. A-7 im Anhang). Dieser Rückgang konnte ebenfalls bis zum Ende der Vegetationsperiode durch Gießen mit salzunbelastetem Wasser wieder weitgehend ausgeglichen werden. Die reduzierte Frischmasse zum Zeitpunkt der Zwischenernte dürfte bei beiden Kulturpflanzen auf Turgorverluste und auf Prozesse, die während der Trockenstressphase zur Zellwandhärtung (z.B. Kramer und Boyer 1995) geführt haben könnten, zurückzuführen sein. Die etwas erniedrigte Trockenmasse hängt ähnlich wie bei der **Zuckerrübe** vermutlich mit dem erhöhten Energiebedarf (Wyn Jones 1981, Yeo 1983) für die Synthese von *compatible solutes*, wie Prolin (Tab. 3.9) zusammen. In der Wurzel von ***Daucus*** war die Prolinkonzentration um das 2-fache gegenüber der Kontrolle nach dem Trockenstress erhöht (Tab. 3.9).

Der Trockenstress zum Zeitpunkt der Zwischenernte hatte weder bei der **Zuckerrübe** (Tab. 3.15) noch bei der **Karotte** (Tab. 3.16) einen negativen Einfluß auf die CO₂-Assimilation, wie auch nicht auf den Assimilatimport in das Speicherorgan. Es ist durch zahlreiche Arbeiten (z.B. Boyer 1970; Hsiao und Acevedo 1974) bekannt, daß erst bei stärkerem Trockenstress die Photosyntheserate beeinträchtigt wird. Die Synthese der *compatible solutes* erfolgt allerdings ebenfalls häufig erst bei relativ starkem Trockenstress, wenn Maßnahmen wie Stomatenschluß nicht mehr ausreichen, um das Wasser in ausreichendem Maße in der Pflanze zu halten (Hsiao und Acevedo 1974). Prolin wird hauptsächlich zum Schutz der Makromoleküle im Cytoplasma vor Dehydratation synthetisiert (Carpenter und Crowe 1988) und wird möglicherweise daher schon bei geringfügigen Wasserverlusten synthetisiert, bevor die Pflanze mit Stomatenschluß reagiert. Außerdem muß die Pflanze die Stomata bei schwachem bis moderatem Trockenstress nicht komplett schließen, um deutlich Wasser zu sparen und gleichzeitig wird dann die Photosynthese nicht beeinträchtigt. Es ist bekannt, daß Stomatenschluß bei einer bestimmten Öffnungsweite die Wasserabgabe durch Transpiration deutlich vermindert, nicht aber die CO₂-Diffusion und damit die CO₂-Assimilation (Slatyer und Bierhausen 1964, Gale und Hagan 1966). Insofern waren die Stomata in dem ¹⁴CO₂-Pulse-Chase Experiment offensichtlich noch nicht so weit geschlossen, daß die CO₂-Assimilation behindert war. Der erhöhte Energiebedarf für die Synthese von

Prolin dürfte, wie bereits erwähnt, hier also zu Einbußen in der Trockenmasseproduktion während der Trockenstreußphase geführt haben.

Die Akkumulation von Abscisinsäure im Blatt in Verbindung mit Stomataschluß gehört zu den bekanntesten Reaktionen von Pflanzen auf Trockenstreuß und kann bereits bei moderatem Streuß einsetzen (Hsiao und Acevedo 1974). Im durchgeführten Gefäßversuch führte Trockenstreuß bei *Beta vulgaris* noch zu keiner Akkumulation von ABA im Blatt (Tab. 3.11). Bei *Daucus* war die ABA-Konzentration in der Wurzel am Ende der Trockenstreußphase bereits erhöht, allerdings noch nicht im Sproß (Tab. 3.11). ABA wird im Blatt, aber auch in der Wurzel sehr schnell synthetisiert, wenn das Wasserpotential im Boden sinkt. Nach Davies und Zhang (1991) wird die Synthese von ABA in der Wurzel und insbesondere dann deren Anstieg im Xylem als ein frühes Signal interpretiert, das zum Stomataschluß im Blatt führt und damit vor hohen Wasserverlusten schützt. Auch Schurr et al. (1992) haben bei Sonnenblumen beobachtet, daß bei Trockenstreuß die Konzentration an ABA im Xylemsaft von 1-15 nM auf 3 µM, also um das 200 bis 3000-fache ansteigt. Gleichzeitig führt Trockenstreuß zu einem Anstieg des Xylem-pH und des Apoplasten-pH im Blatt, so daß Abscisinsäure hauptsächlich in ihrer deprotonierten, geladenen und damit wenig membrangängigen Form vorliegt. Insofern wird von Wilkinson und Davies (1997) der pH-Anstieg im Xylem und im Blattapoplasten ebenfalls als ein frühes Signal gewertet, denn diese pH-Bedingungen im Xylem und im Blattapoplasten führen letztlich zu einem gerichteten Transport von Abscisinsäure zu den Schließzellen, ohne daß ABA vermehrt in benachbarte Mesophyllzellen permeiert. Bei *Daucus* war die ABA-Konzentration in der Wurzel zwar schon signifikant erhöht, aber offensichtlich war der Streuß noch nicht so ausgeprägt, daß eine gerichtete ABA-Verlagerung und Akkumulation im Bereich der Schließzellen erfolgte und damit auch kein Stomataschluß. Dieses Ergebnis steht, wie bereits erwähnt, im Einklang mit der Nettophotosyntheserate der Pflanzen unter Trockenstreuß, die im vorliegenden $^{14}\text{CO}_2$ -Assimilationsexperiment im Vergleich zur Kontrolle noch nicht eingeschränkt war (Tab. 3.16).

Die Salzbehandlung hatte bei *Beta vulgaris* weder zum Zeitpunkt der Zwischenernte noch am Ende der Vegetationsperiode im Vergleich zur Kontrolle einen signifikanten, negativen Einfluß auf die Trockenmassebildung (Tab. A-5 und A-6 im Anhang). Offensichtlich wirkte sich also im Gefäßversuch die kontinuierliche Versorgung mit salzbelastetem Wasser bei dieser salztoleranten Kulturpflanze (Greenway und Munns 1980) auf die Synthese und Speicherung organischer Substanz nicht negativ aus. Der Ertragsrückgang der Pflanzen, die nach einer Trockenstreußphase mit salzbelastetem Wasser weiterkultiviert

wurden, wurde daher zum Vegetationsende ebenfalls weitgehend wieder aufgehoben (Tab. A-5 und A-6 im Anhang).

Das Wachstum der oberirdischen Sproßmasse bei der **Zuckerrübe** wurde im Unterschied zum Trockenstreß durch kurz- wie auch langfristigen Salzeinfluß ebenfalls nicht reduziert. Allerdings bewirkte langfristiger Salzeinfluß eine signifikante Reduktion in der Frischmasseproduktion des Rübenkörpers (Tab. A-6 im Anhang). Das verminderte Wachstum beim kurzfristigen Trockenstreß, der in den Experimenten im Juli bei einer durchschnittlichen Lufttemperatur von 20 °C und durchschnittlicher Luftfeuchte von 70% (Abb. 3.3) gesetzt wurde, ist vermutlich maßgeblich auf einen Verlust des Zellurgors zurückzuführen, denn insbesondere während der Mittagszeit waren die Blätter bei hoher Lichteinstrahlung nicht turgeszent. Darüberhinaus könnte der kurzfristige Trockenstreß bei den Rübenblättern wie auch der langfristige Salzstreß beim Rübenkörper zu einer Zellwandverhärtung (Passioura und Fry 1992, Chazen und Neumann 1994, Kramer und Boyer 1995) geführt haben, die zusätzlich ebenfalls die Zellstreckung und damit das Wachstum beeinträchtigt, obwohl die Pflanzen turgeszent sind (Matthews et al. 1984). Die salzgestreßten Pflanzen zeigten keine Turgeszenzverluste, ein Phänomen, das geradezu typisch ist für Pflanzen, die auf salinen Standorten wachsen (Munns 1993).

Im Unterschied zur **Zuckerrübe** wirkte sich bei *Daucus carota* die Zufuhr von NaCl-belastetem Wasser sehr negativ auf den Ertrag aus. Die bereits zum Zeitpunkt der Zwischenernte aufgetretenen Ertragsverluste (Tab. A-7) von etwa 20% (bezogen auf die gesamte Trockenmasse der Pflanze) bei Salzbehandlung verstärkten sich bis zum Ende der Vegetationsperiode auf etwa 50% (Tab. A-8). Beim kombinierten Salz-/Trockenstreß lag die Ertragsdepression auf einem vergleichbar niedrigen Niveau wie beim Salzstreß. Dieser starke Ertragsrückgang sowohl an Frisch- wie auch an Trockenmasse bereits zur Zwischenernte dürfte mit einem gehemmten Wachstum sowie verminderter Biosyntheseleistung zusammenhängen. Wie bereits oben diskutiert, spielt die Zellwandhärtung bei Salzstreß eine entscheidende Rolle für das gehemmte Wachstum. Bereits zu diesem Zeitpunkt war auch die Produktion an Trockenmasse schon sehr stark beeinträchtigt (Tab. A-7).

Viele Wissenschaftler sind der Ansicht, daß eine hohe Salztoleranz der Pflanze mit einer effizienten Regulation der Kalium-Homeostase im Cytoplasma sowie mit Mechanismen, die die Na⁺-Konzentration im Cytoplasma gering halten (Yeo 1998, Matthius und Amtmann 1999, Läuchli 1999), zusammenhängen. Die *Chenopodiaceen*, zu denen die **Zuckerrübe** und eine Reihe weiterer salztoleranter Kulturpflanzen zählen, gehören zu den

sog. Salzincludern, d.h. sie tolerieren im Unterschied zu salzempfindlichen Pflanzen relativ hohe Konzentrationen an Na^+ und Cl^- im Gewebe. Aus den Tabellen A-11 und A-12 im Anhang ist zu ersehen, daß die Akkumulation von Na^+ bei der **Zuckerrübe** die der **Karotte** im Sproß übertrifft, was letztlich in einem signifikant erniedrigtem K^+/Na^+ -Verhältnis bei der **Zuckerrübe** im Vergleich zur **Karotte** zum Ausdruck kommt (Tab. 3.6 und 3.7). Vergleichbar niedrige K^+/Na^+ -Verhältnisse im Sproß bei der **Zuckerrübe** wurden auch von Haneklaus et al. (1998) gefunden und könnten mit einer effizienten Na^+ -Kompartimentierung in der Vakuole zusammenhängen. So konnte eine ausgeprägte Na^+/H^+ -Antipor-teraktivität am Tonoplasten nachgewiesen werden (Blumwald und Poole 1987, Garbarino und Dupont 1989). Auf diese Weise kann bei den Includern im Cytoplasma die Na^+ -Konzentration auf einem niedrigen und damit die relative K^+ -Konzentration auf einem hohen Niveau gehalten werden. Da gleichzeitig bei **Zuckerrüben**, vermutlich im Unterschied zur **Karotte**, Kalium ebenfalls mit erhöhten Raten aufgenommen und in den Sproß verlagert wird (Tab. A-11; z. B. El-Sheikh und Ulrich 1971), war der Unterschied in den K^+/Na^+ -Verhältnissen zwischen beiden Pflanzenarten nicht sehr ausgeprägt (Tab. A-11 und A-12). So zeigen beispielsweise auch der salzempfindliche Pfeffer und die unempfindliche **Zuckerrübe** vergleichbare K^+/Na^+ -Verhältnisse im Sproß (Lessani und Marschner 1978).

Es könnte sich bei den erhöhten K^+ -Aufnahmeraten der **Zuckerrübe** um einen zusätzlichen Anpassungsmechanismus handeln, denn auf diese Weise werden die K^+/Na^+ -Verhältnisse selbst bei massiver Na^+ -Akkumulation in tolerablen Grenzen gehalten. Dieses Phänomen zeigte sich auch im Feldversuch auf dem Lehm Boden (Tab. 3.1). Bei der **Karotte** war bei Salzstreß die K^+ -Konzentration im Sproß absolut gesehen sogar erniedrigt; die geringen K^+/Na^+ Verhältnisse (Tab. 3.7) bei dieser nicht angepaßten Pflanze deuten auf einen K^+ -Mangel hin und damit auf einen direkten negativen Einfluß auf die Ertragsbildung. Es ist bekannt, daß Kalium sowohl auf Prozesse der Assimilatbereitstellung, auf den Phloemtransport wie auch auf Speicherprozesse im physiologischen Sink eine zum Teil sehr ausgeprägte positive Wirkung haben kann (Mengel 1999). Darüberhinaus könnte die zelluläre Na^+ -Kompartimentierung im Sproß bei der **Karotte** weniger effizient sein und ungünstige K^+/Na^+ -Verhältnisse im Cytoplasma nach sich ziehen. Es ist bekannt, daß durch ein ungünstiges K^+/Na^+ -Verhältnis im Cytoplasma die Proteinsynthese des jungen Blattes, die einen wichtigen Prozeß während der Blattentwicklung darstellt, besonders bei salzempfindlichen Pflanzen beeinträchtigt wird (z.B. Wyn Jones et al. 1979 und Wyn Jones 1999, Thiyagarajah et al. 1996, Sanchez-Blanco et al. 1998). Nach Gibson et al. (1984) wird durch niedrige Konzentrationen an Kalium die Bindung der t-RNA an die Ribosomen

gestört. Helal und Mengel (1979) konnten schon sehr frühzeitig in Nährlösungskultur bei Gerste zeigen, daß durch Kaliumernährung über ein verbessertes K^+/Na^+ -Verhältnis im Blatt die Proteinsynthese, wie auch das Blattwachstum, deutlich verbessert wurde. Ebenso konnte in einem Feldversuch in der Türkei mit Mandarinenbäumen durch K^+ -Düngung das gehemmte Blattwachstum, ausgelöst durch NaCl-Salinität, wieder deutlich verbessert werden (Anac et al. 1997).

Zusätzlich zum Na^+ , welches hauptsächlich mit K^+ , Mg^{2+} und Ca^{2+} um Bindungsstellen z.B. an Enzymen konkurriert und damit diese in ihrer Funktionstüchtigkeit beeinträchtigt, wirkt Chlorid ebenfalls sehr toxisch. Allerdings ist der physiologische Zielort wenig charakterisiert. Man nimmt an, daß Chlorid anionische Bindungsstellen an der RNA blockiert (Serrano et al. 1999). Bezüglich Chlorid verhält sich die **Zuckerrübe** ebenfalls tolerant (Greenway und Munns, 1980). Chlorid hat auf salinen Standorten eine große Bedeutung für die osmotische Adaptation und damit auch für die Regulation des Wasserhaushaltes (z.B. Flowers 1988, Soltanpour et al. 1999). Die Konzentration von Chlorid nimmt auf die NaCl-Gabe im Sproß bei der **Zuckerrübe** um 60% zu (Tab. A-11 im Anhang) und wird damit durch Ergebnisse von Lessani und Marschner (1978) gestützt. Bei der **Karotte** führte im vorliegenden Gefäßversuch die NaCl-Gabe zur Na^+ -Akkumulation im Sproß, allerdings nur zu einer relativ geringfügigen Steigerung der Cl^- -Konzentration (Tab. A-12 im Anhang). Offensichtlich kommt daher die toxische NaCl-Wirkung auf den Ertrag bei der **Karotte** (Tab. A-7 und A-8 im Anhang) durch Natrium stärker als durch Chlorid zum Tragen. Eine effektive Kompartimentierung von Cl^- dürfte die Voraussetzung für eine hohe Toleranz bei der **Zuckerrübe** sein. Eisa (1999) konnte bei der Zuckerrübe nachweisen, daß ähnlich wie Na^+ , Chlorid im Blattgewebe, sowohl in der Epidermis wie auch im Mesophyll, mit steigender Salinität zunimmt. Vermutlich bedingt daher eine effektive Kompartimentierung in der Vakuole die hohe Cl^- -Toleranz bei der Zuckerrübe. Huang und Van Steveninck (1989) fanden bei der salztoleranten Gerste eine Akkumulation von Cl^- in den Epidermiszellen des Blattmesophylls, die für den Schutz photosynthetisch aktiver Gewebe verantwortlich sein könnte. Möglicherweise ist bei der **Karotte** ähnlich wie bei einigen Sorten der an sich gegenüber Cl^- sensitiven Sojabohne die Cl^- -Verlagerung in den Sproß eingeschränkt (Läuchli und Wieneke 1979) und damit wird eine gewisse Toleranz der **Karotte** gegenüber Cl^- erreicht.

Der stark reduzierte Trockenmasseertrag um etwa 50% zum Ende der Vegetationsperiode von **Daucus** bei Salzstreß hängt aber auch mit einem erhöhten Energiebedarf für die Synthese von Prolin zusammen. Bei Salzstreß wurde Prolin um das 4-fache im Sproß und

um das 30-fache in der Wurzel akkumuliert. Bei Pflanzen, die zusätzlich zum Salzstreß noch einem Trockenstreß ausgesetzt waren, wurde sogar Prolin um das 60-fache in der Wurzel gegenüber der Kontrolle akkumuliert (Tab. 3.9).

Die dramatische Akkumulation von Prolin bei ***Daucus*** in Folge von Salzstreß und im Unterschied zum Trockenstreß, deutet auf eine maßgebliche Rolle des Prolins sowohl als Schutz für die verschiedenen Makromoleküle im Cytosol, wenn dieses mit toxisch wirkenden Na^+ - und Cl^- -Ionen überflutet wird, als auch auf seine osmotisch wirksame Funktion hin (Aspinell and Paleg 1981, Carpenter und Crowe 1988). Die **Zuckerrübe** reagiert auf Salzstreß nicht mit einer Akkumulation von Prolin (Tab. 3.9). Zum einen ist Saccharose hier bekanntermaßen die Hauptspeicherform der organischen Substanz; sie macht im Rübenkörper einen Anteil von 16-20% an der Trockenmasse aus (Forster 1970, Franke 1997) und übt daher im Unterschied zur Karotte eine stark osmotische wirksame Funktion aus. Bei den *Chenopodiaceen* werden darüberhinaus in hohen Konzentrationen Glycinbetaine als *compatible solute* gebildet, die ebenfalls osmotische Funktionen, aber auch Schutzfunktion für beispielsweise Enzyme zeigen (z.B. Wyn Jones and Storey 1981). So berichtet auch Hanson (1992), daß moderater Salzstreß bei *Spinacia oleracea* zu einer Akkumulation von etwa 200-300 mM NaCl in der Vakuole führt, während 200-300 mM Glycinbetain extravakuolär akkumulieren, d.h. sowohl im Cytoplasma wie auch im Chloroplasten (Mc Neil et al. 1999). Interessanterweise nahmen die K^+/Na^+ -Verhältnisse im Blatt auf Salzstreß bei ***Beta vulgaris*** etwas stärker ab als im Sink-Organ (Tab. 3.6 und 3.7), was indirekt zunächst darauf hinweisen könnte, daß die Na^+ -Ionen im Blatt möglicherweise wesentlich wirksamer in der Vakuole kompartmentiert werden. Eine erhöhte Na^+ -Akkumulation bei der **Zuckerrübe** kann aber offensichtlich auch durch ein erhöhtes K^+ -Aufnahmevermögen (Tab. A-11) gegenüber der **Karotte** (Tab. A-12) kompensiert werden (z.B. El-Sheikh und Ulrich 1971). Darüberhinaus kann offensichtlich bei salztoleranten Inkludern die vielfältige Kaliumfunktion im Stoffwechsel in bestimmten Grenzen durch Na^+ ersetzt werden (Marschner et al. 1981, von Braunschweig 1983, Koyro et al. 1997).

Die höheren K^+/Na^+ -Verhältnisse im Rübenkörper der **Zuckerrübe** im Vergleich zum Sinkorgan der **Karotte** (Tab. 3.6 und Tab. 3.7) könnten damit zusammenhängen, daß ähnlich wie bei der Wildrübe bei Salzstreß Na^+ in die älteren Blättern verlagert wird (z.B. Flowers and Läuchli 1983, Glenn et al. 1999), die dann irgendwann absterben und abgeworfen werden. Die Akkumulation von Na^+ in den älteren Blättern ist ein typischer, halophytischer Schutzmechanismus vor einer Na^+ -Überschwemmung des jungen Blattes (Chartzoulakis und Loupassaki 1997, Fung et al. 1998) und möglicherweise auch ein Schutzmechanismus

für den Rübenkörper. Allerdings relativ gesehen zur Kontrolle wurden auch im Rübenkörper erhebliche Mengen an Na^+ und Cl^- akkumuliert (Tab. A-11 im Anhang), ohne das der Trockenmasseertrag durch Salzstreß negativ beeinflußt wurde. Die Akkumulation von Saccharose im Rübenkörper führt in der Vakuole zu einer Konzentration zwischen 600 bis 900 mM (Wyse et al. 1986) und ist demnach stark osmotisch wirksam. Eine derartig hohe Konzentration kann zu einem Anstieg des Turgordruckes von +0.65 auf +1.3 MPa im Speichergewebe führen, damit den bestehenden Turgordruckgradienten zwischen Phloem und Speicherzelle erniedrigen oder sogar umkehren und letztlich die Phloementladung blockieren. Wyse et al. (1986) konnten zeigen, daß bei hohen Turgordrücken in der Speicherzelle die H^+ -ATPase bei der **Zuckerrübe** gehemmt wird und damit der Saccharose/ H^+ -Cotransport im Rahmen der Entladungsprozesse im Speichergewebe. Flexible Anpassungen, wie veränderte Zellwandelastizität, Wasserleitfähigkeit der Membran als auch veränderte Saccharosekompartimentierung zwischen Apoplast und Symplast, wie beispielsweise während der Speicherphase bei Zuckerrohr nachgewiesen (Moore und Cosgrove 1991), könnten auch bei Salzstreß und zwar bei erhöhter Na^+ - und Cl^- -Akkumulation in der Vakuole, eine wichtige Rolle für einen ungestörten Speicherprozeß von Saccharose bei der **Zuckerrübe** spielen. Derartige Vorgänge sind geeignet, um den Turgordruck des Speichergewebes flexibel zu regulieren und bei intensiver Saccharosespeicherung auf einem relativ niedrigen Niveau zu halten.

Der eher leicht positiv zu bewertende Einfluß von Salzstreß auf die CO_2 -Assimilation bei der **Zuckerrübe** (Tab. 3.15) steht im Einklang mit der hohen Trockenmasseproduktion und mit eventuell zusätzlichen Energiereserven, die beispielsweise für die Synthese von *compatible solutes*, wie z.B. Glycinbetain zur Verfügung stehen. Ähnlich wie beim Trockenstreß führte Salzstreß sowohl bei der **Zuckerrübe** als auch bei der **Karotte** zu keiner Akkumulation von Abscisinsäure im Sproß (Tab. 3.11) und damit nicht zum Stomatenschluß, was in Übereinstimmung mit den gemessenen $^{14}\text{CO}_2$ -Assimilationsraten (Tab. 3.15 und Tab. 3.16) steht. Salzstreß hatte allerdings bei *Daucus carota* einen deutlichen negativen Einfluß auf die Assimilatverlagerung in die Speicherwurzel. Dieser reduzierte Abtransport von Assimilaten in die Wurzel könnte mit einem K^+ -Mangel (siehe oben) zusammenhängen sowie mit einer allgemein erhöhten Syntheserate von *compatible solutes* im Blatt, wie die deutlich erhöhten Prolinkonzentrationen im Sproß der **Karotte** bei Salzstreß zeigten (Tab. 3.9). Interessanterweise führte bei der **Zuckerrübe** Salzstreß nicht zu einer Akkumulation von Prolin (Tab. 3.9) im Sproß (was allerdings nicht die Akkumulation von

z.B. Glycinbetain ausschließt) und gleichzeitig war der ^{14}C -Assimilattransport in die Rübe nicht eingeschränkt (Tab. 3.15).

Pflanzen reagieren in Abhängigkeit von ihrem Entwicklungsstadium recht unterschiedlich auf Trocken- (z. B: Christen et al. 1995, Plies-Balzer et al. 1995) wie auch auf Salzstreß (Okusanya und Ungar 1983, Chartzoulakis und Loupassaki 1997). So konnten beispielsweise Neumann und Pauler (2000) zeigen, daß das vegetative Entwicklungsstadium der **Karotte** etwa 10 Wochen nach Aussaat am sensibelsten auf Trockenstreß und ebenfalls relativ empfindlich auf Salzstreß reagiert. Dies entspricht in etwa dem Versuchsstadium im Gefäßversuch, wo der Trockenstreß gesetzt wurde. Im Unterschied zu Neumann und Pauler (2000), die über einen Zeitraum von einer Woche kein Wasser applizierten und zum Ende der Vegetationszeit einen Ertragsrückgang um 40% feststellten, konnte der Ertragsrückgang bei deutlich milderem Trockenstreß, wie im vorliegenden Versuch durch Gießen der Gefäße auf 35% Wasserkapazität, weitgehend durch anschließende Bewässerung wieder ausgeglichen werden (Tab. A-8 im Anhang). Mit anderen Worten, die Wirkung eines Trockenstreßes auf den Ertrag ist nicht nur von der Entwicklungsphase, sondern auch von der Stärke des Streßes abhängig.

Getreide reagiert sehr sensibel auf Trockenstreß, wenn sich die Kornanlagen in der Ähre determinieren. Die empfindlichste Phase bei **Sommerweizen** zeigte sich zum Ende der Bestockung und setzte sich bis zum Beginn des Ährenschiebens fort (Neumann und Pauler 2000). Nach Sionit et al. (1980) und Christen et al. (1995) reagiert **Weizen** auch noch sehr empfindlich zum Zeitpunkt der Blüte, wenn das meristematische Kornwachstum einsetzt. Im Gefäßversuch wurde der Trockenstreß bei **Sommerweizen** zum Zeitpunkt Ende Schossen/Anfang Ährenschieben gesetzt und führte erwartungsgemäß zu starken Ertragsrückgängen von 23% bezogen auf Ährentrockenmasse zum Zeitpunkt der Zwischen-ernte (Tab. A-9 im Anhang). Zum Zeitpunkt der Endernte war trotz Bewässerung mit salzunbelastetem Wasser nach der Trockenstreßphase dieser Rückgang sogar noch stärker (27% geringerer Kornertrag) und konnte damit im Unterschied zur **Zuckerrübe** und zur **Karotte** (Tab. A-10 im Anhang) nicht wieder ausgeglichen werden. Dieses Ergebnis spiegelt offensichtlich den fundamentalen Unterschied in der Reaktion unterschiedlicher Entwicklungsstadien und Pflanzen auf den Ertrag bei Trockenstreß wider. Bei Pflanzen, die sich in der vegetativen Entwicklung befinden und deren Ertragsbildung ebenfalls vegetativ erfolgt, ist die Zellanlage der vegetativ wachsenden Speicherorgane, und zwar was ihre Ausdifferenzierung anbetrifft, fertiggestellt und kann somit auf Trockenstreßphasen bei Bewässerung mit fortgesetztem Wachstum relativ flexibel reagieren. Anders sieht es aus,

wenn eine Getreidepflanze von der vegetativen Bestockungsphase in die generative Determinationsphase der Ährenanlage und der Kornanlage in der Ähre übergeht. Solange diese nicht determiniert und ausdifferenziert sind, kann Trockenstreß die Ausbildung, d.h. die Anlage einer Ähre bzw. eines Kornes unterbinden und damit wird der negative Einfluß des Trockenstreßes auf den Ertrag nicht mehr umkehrbar. Die Ertragsdepression auf Trockenstreß zum Zeitpunkt des Ährenschiebens war daher im wesentlichen auf die Reduktion der Kornanlagen pro Ähre zurückzuführen. Zum Zeitpunkt der Endernte war der Rückgang im Kornertrag dementsprechend ebenfalls auf einer Reduktion der Kornzahl pro Ähre zurückzuführen (um etwa 27 %), während das Tausendkorngewicht unbeeinflußt blieb (Tab. A-10 im Anhang). Diese Ergebnisse decken sich mit den Untersuchungen von Neumann und Pauler (2000). Sionit et al. (1980) fand zusätzlich neben einer Reduktion der Kornzahl auch eine Reduktion in der Ährenzahl. Der Ertragsrückgang bei Stroh war weniger gravierend, so daß das Korn/Stroh-Verhältnis sich nur leicht, um etwa 10%, reduzierte (Tab. A-10 im Anhang).

Trockenstreß führte außerdem zu einer signifikanten Erhöhung der ABA-Konzentration in den unreifen Ähren (Tab. 3.11; siehe Zeevaart und Creelman 1988, Tuberosa et al. 1992). Erhöhte ABA-Konzentrationen leiten Notreife ein und führen zu kleinen Körnern, arm an Stärke und reich an Protein (Mengel et al. 1985, Renelt 1993). Allerdings war der Trockenstreß in diesem Experiment nur kurzfristig, so daß die ABA-Konzentration wahrscheinlich ebenfalls nur kurzfristig erhöht war und es somit nicht zur Notreife gekommen ist. Darüberhinaus war die CO₂-Assimilation dramatisch reduziert (Tab. 3.17), was auf einen deutlichen Stomataschluß hindeutet. Die Frage, ob die, vermutlich ebenfalls nur kurzfristig reduzierte Assimilatbereitstellung einen direkten Einfluß auf die reduzierte Ertragsbildung hat, ist schwierig zu beantworten, denn das Tausendkorngewicht am Ende der Vegetationsperiode war gegenüber der Kontrolle nicht beeinträchtigt. Grundsätzlich ist die Kornentwicklung bei Getreide sink-limitiert (Jenner und Rathjen 1975, Kosegarten und Mengel 1998), d.h. die Assimilatbereitstellung ist selbst unter ungünstigen Assimilationsbedingungen ausreichend für Kornwachstum und Kornfüllung. Das schließt allerdings nicht aus, daß in der etwas früheren Entwicklungsphase, wo der Trockenstreß gesetzt wurde und die Anzahl der Blütchen pro Ährchen angelegt wurde, eine verminderte Assimilat-zufuhr (Tab. 3.17) hier ebenfalls sich negativ auf die Ausbildung der Blütchenanzahl pro Ährchen und damit letztlich auf die Kornzahl pro Ähre ausgewirkt hat.

Trockenstreß führte bei **Weizen** auch zu einer deutlichen Erhöhung der Prolinkonzentration in den unreifen Ähren (Tab. 3.9). Ebenso zeigte sich eine deutliche Umlenkung der

¹⁴C-Verteilung von der Zucker- in die Aminosäurefraktion (Tab. 3.19), möglicherweise durch die Erhöhung der Prolinkonzentration in diesem Extrakt. Dieser zusätzliche Verbrauch von Assimilaten könnte rein theoretisch neben einer eingeschränkten CO₂-Assimilation ebenfalls die Speichervorgänge im Getreidekorn beeinträchtigen. Da aber bei reduzierter Kornanlage pro Ähre (Tab. A-10 im Anhang) die Sinkstärke reduziert wurde, könnte andererseits im vorliegenden Fall die Assimilatbereitstellung für die Füllung der angelegten Körner mit Assimilaten ausgereicht haben.

Salzstreß führte bei **Sommerweizen** bereits zum Zeitpunkt der Zwischenernte ebenfalls zu starken Ertragsrückgängen bezogen auf die Ähren-Trockenmasse (11% bei Salz- bzw. 45% bei kombiniertem Trocken-/Salzstreß; Tab. A-9 im Anhang). Bei der Endernte war dieser negative Einfluß noch stärker ausgeprägt (69% bei Salzstreß und bis zu 89% beim kombinierten Trocken-/Salzstreß; Tab. A-10 im Anhang). Die Ertragsrückgänge bei Stroh waren ebenfalls wie beim Trockenstreß weniger stark ausgeprägt. Da allerdings der Kornertrag deutlich stärker negativ beeinflusst wurde, sank das Korn/Stroh-Verhältnis wesentlich deutlicher als bei einem alleinigen Trockenstreß (1: 1,0 bei Trockenstreß; 1 : 2,6 bei Salzstreß bzw. 1 : 6,8 bei kombiniertem Trocken-/Salzstreß gegenüber 1 : 0,9 bei der Kontrolle, Tab. A-10 im Anhang). Im Gegensatz zum Trockenstreß wurde bei Salzbehandlung weniger die Anzahl der Körner pro Ähre (-15%) als vielmehr das TKG (-63%) reduziert. Bei der kombinierten Streßbehandlung wurde schließlich sowohl die Anzahl Körner pro Ähre (-62%) als auch das TKG (-71%) erheblich reduziert. Da die CO₂-Assimilation und damit die Assimilatbereitstellung bei Salzstreß in ähnlich starkem Ausmaß gehemmt wurde wie beim Trockenstreß (Tab. 3.17), könnte bei hoher Sinkstärke, d.h. bei nur geringfügig reduzierter Kornzahl pro Ähre im Vergleich zur Kontrolle eine Source-Limitierung des Ertrages eingetreten sein. Das ist eine Spekulation, aber bei einer Reduktion der CO₂-Assimilation um mehr als das Dreifache durchaus vorstellbar. Beim kombinierten Trocken-/Salzstreß war die CO₂-Assimilation sogar um das Sechsfache reduziert (Tab. 3.17); gleichzeitig war aber auch die Kornzahl pro Ähre sehr stark erniedrigt (Tab. A-10 im Anhang). Der kombinierte Trocken-/Salzstreß hat damit zu der bei weitem stärksten Ertragsdepression geführt und macht gleichzeitig deutlich, daß die stark eingeschränkte CO₂-Assimilation letztlich nicht der alleinige Grund für die besonders stark gehemmte Kornfüllung der kombinierten Streßbehandlung war. Die Assimilatverlagerung, ebenso wie die ¹⁴C-Assimilation der Pflanze, war absolut gesehen zwar um ca. 50% stärker reduziert als bei den beiden anderen Streßbehandlungen (Tab. 3.17), aber ein weiterer Grund für die deutlich geringere Kornfüllung bei kombinierter Streßbehandlung bei einer im Vergleich zu Trockenstreß um etwa die Hälfte

reduzierten Sinkstärke (Anzahl Körner/Ähre, Tab. A-10) ist wohl darin zu sehen, daß durch erhöhte ABA-Konzentrationen (Morgan 1984) eine Notreife eingeleitet wurde, die maßgeblich für die schlechte Kornentwicklung verantwortlich gewesen sein dürfte.

Neben einer effizienten Salzakkumulation bei den Inkludern haben viele Pflanzenarten einen weiteren erfolgreichen Mechanismus zur Salztoleranz entwickelt, nämlich die Ionenexklusion. Zu diesen Pflanzen gehören viele Gräser, und zwar nicht nur typische Halophyten wie *Puccinellia peisionis*, sondern auch die relativ salztolerante Gerste (Greenway 1965, Wyn Jones und Storey 1978) oder bestimmte Maissorten wie Pioneer (Fortmeier und Schubert 1995). *Triticum* speziees gehören zu den salzempfindlichen Kulturgräsern und sind nicht in der Lage, insbesondere Na^+ , aber auch Cl^- auszuschließen. Die Na^+ -Konzentrationen im Sproß waren daher im vorliegenden Versuch bei Salzstreß um das 5-fache erhöht, die von Cl^- um das 2-fache (Tab. A-13 im Anhang). Dieser Befund steht damit in Übereinstimmung mit Ergebnissen von Schachtmann und Munns (1992), wo ebenfalls eine exzessive Akkumulation von Na^+ zu einem vorzeitigen Absterben der Blätter (Abb. 3.12) geführt hat.

Die Ionenexklusion bei den angepaßten Pflanzenarten und Sorten kann an verschiedenen Stellen ansetzen: im Wurzelcortex, in der Endodermis und im Xylemparenchym der Wurzel. Der Casparysche Streifen in der Endodermis älterer Wurzelabschnitte ist für die Hemmung des apoplastischen Ionentransportes sehr wichtig. Da in jungen Wurzelabschnitten der Casparysche Streifen fehlt, sind weitere Exklusionsmechanismen bei angepaßten Pflanzenarten bzw. Sorten verwirklicht, um eine Weiterverlagerung von Na^+ in den Sproß zu verhindern. Hier kommt eine besondere Bedeutung der Na^+/H^+ -Antiporteraktivität im Plasmalemma der Rhizodermis zu, wie z.B. bei der salztoleranten Tomatensorte *Lycopersicon cheesmannii* (Wilson und Shannon 1995) oder bei der Na^+ -ausschließenden Maissorte Pioneer (Fortmeier 2000). Daneben ist diese Maissorte auch in der Lage, Na^+ aus dem Xylem wieder in die angrenzenden Parenchymzellen zurückzuverlagern (Fortmeier 1996). Bei der salztoleranten Gerste spielt eine gute Kaliumversorgung der älteren Blätter *via* Phloem und gleichzeitig eine geringe Verlagerung von Na^+ mit dem Xylem eine wichtige Rolle, um das K^+/Na^+ -Verhältnis in den Blättern günstig zu halten (Wolf et al. 1991). Zusätzlich spielt, wie für die Weiße Lupine gezeigt, die Na^+ -Retranslokation über das Phloem aus dem Blatt zurück in die Wurzel eine große Rolle (Jeschke et al. 1987).

Hohe Salzkonzentrationen beim salzempfindlichen **Weizen** führten im oberirdischen Sproß auch in diesem Versuch zu einem vorzeitigen Absterben der Blattmasse (Abb. 3.12).

Im Unterschied zu Wasserstreßeffekten, deren Wirkung sich vornehmlich in jungen wachsenden Blättern entfaltet, zeigt sich Ionentoxizität hauptsächlich bei alten Blättern (Munns 1993). Die Akkumulation der Ionen in den alten Blättern kann zwar zunächst jüngere Blätter vor einer Ionenakkumulation unter salinen Bedingungen schützen, kann aber dann zu einer Überladung sowohl des Apoplasten wie des Cytosols führen, insbesondere bei den nicht angepaßten Pflanzen. Die Akkumulation von Na^+ im Apoplasten führt zu einer Dehydrierung des Blattgewebes. Hohe Na^+ -Konzentrationen im Cytoplasma führen zumeist zu einem relativen K^+ -Mangel für die Enzyme und Organellen, direkte Effekte durch Na^+ , wenn toxisch hohe Konzentrationen erreicht sind, betreffen nach einem Zeitraum von 24 Stunden eher den gesamten Stoffwechsel (Munns 1993). Damit könnte neben der deutlichen Hemmung der Photosyntheserate des Source-Blattes zum Zeitpunkt der Blüte die Ertragsbildung durch frühzeitiges Absterben der Blätter (Abb. 3.12) weiter eingeschränkt worden sein. Der Salzstreß hat sich bei **Sommerweizen** besonders negativ auf die Kornfüllung ausgewirkt (Tab. A-10) und insofern könnte darüberhinaus auch eine generelle K^+/Na^+ -Kompetition sich negativ auf die Aktivität zentraler Enzyme des Wachstums- und Speicherprozesses während der Kornfüllungsphase, wie Rubisco im Blatt (Marschner 1995) ausgewirkt haben, und zwar bevor die oberirdische Blattmasse frühzeitig abgestorben war. Hinzu kommt der erhöhte Energiebedarf für die Prolinsynthese, denn bei Salzstreß nahm die Prolinkonzentration in der Ähre deutlich um das 6-fache und bei der kombinierten Streßbehandlung sogar um das etwa 15-fache zu (Tab. 3.9).

Es existieren eine Vielzahl von Arbeiten, die gezeigt haben, daß Ca^{2+} -Mangel mit Salzstreß zusammenhängen kann (z.B. Cramer et al. 1985). Dies hat sich für eine Vielzahl von Nährlösungsversuchen gezeigt, wo durch niedrige Ca^{2+} -Konzentration Salzstreß bei gleichzeitiger Anwesenheit erhöhter Na^+ -Konzentrationen ausgelöst wurde (Lahaye und Epstein 1971, Lynch und Läuchli 1985, Cramer et al. 1987). Nach Cramer et al. (1985) und Cramer und Läuchli (1986) kann unter salinen Bedingungen Na^+ -Überschuß zu einem Austausch stabilisierender Ca^{2+} - Ionen durch Na^+ am Plasmalemma führen und damit eine Veränderung der Membranpermeabilität auslösen. Nach Hajibagheri et al. (1987) ist eine ausreichend hohe Konzentration an Ca^{2+} im Außenmedium die Voraussetzung für eine hohe K^+/Na^+ -Selektivität und damit letztlich für ein günstiges K^+/Na^+ -Verhältnis im Cytoplasma. Kaliumleakage nimmt mit abnehmender Ca^{2+} -Konzentration im Außenmedium zu und es ist schon lange bekannt, daß der K^+ -Efflux durch externes Ca^{2+} gehemmt wird (sog. Vietz-Effekt ; Bouteau et al. 1996). Auch hemmen hohe Ca^{2+} -Konzentrationen in der Außenlösung darüberhinaus den Influx von Na^+ (z.B. Läuchli und Epstein 1970) über

nicht-selektive Kanäle (Roberts und Tester 1997). Im Unterschied zu den hoch selektiven Transportsystemen für Kalium, erfolgt der Na^+ -Transport durch weniger selektive Kanäle (Maathuis und Amtmann 1999), so daß es bei hohen Na^+ -Konzentrationen in der Außenlösung zu einem massiven unkontrollierten Na^+ -Influx in die Zelle kommt. Neben einem erhöhten K^+ -Efflux ist also bei niedrigen Konzentrationen an Calcium in der Außenlösung der Na^+ -Influx erhöht.

Es ist allerdings fraglich, ob, zumindestens auf den besseren Böden, wo es kurzfristig, kaum zu signifikanten Ca^{2+} -Auswaschungen kommen dürfte, Ca^{2+} -Mangel ein physiologisch bedeutsames Phänomen zur Auslösung von Salinität am natürlichen Standort darstellt. So zeigte sich im Feldversuch 1984 im Unterschied zum Lehm Boden nur auf dem Sandboden, und zwar nur bei den höchsten Salzstufen eine suboptimale Konzentration an Ca^{2+} im Rübenkörper und besonders im Sproß (Tab. A-4 im Anhang). Das heißt, am natürlichen Standort kann offensichtlich auf den leichten Böden bei entsprechender Auswaschung und fehlender Ca^{2+} -Pufferung eine gewisse Verdrängung von Ca^{2+} am Plasmalemma durch Natriumüberschuß erfolgen und die oben beschriebenen Vorgänge einleiten, die letztlich zu den ungünstigen K^+/Na^+ -Verhältnissen im Cytoplasma führen bzw. sie verstärken. Im Gefäßversuch 1986 zeigte sich auf den verwendeten Sandböden keine suboptimale Ca^{2+} -Konzentration bei den verschiedenen Pflanzenarten (Tab. A-11, Tab. A-12 und Tab. A-13 im Anhang). In den abgeschlossenen Gefäßen kommt es nicht zur Auswaschung, so daß also Ca^{2+} im Plasmalemma durch Na^+ nicht verdrängt werden konnte. Das heißt, trotz ausreichender Ca^{2+} -Konzentrationen kann es bei erhöhten NaCl -Konzentrationen in der Außenlösung zu ungünstigen K^+/Na^+ -Verhältnissen in der Pflanze kommen (Tab. 3.6, Tab. 3.7 und Tab. 3.8), die bei nicht angepaßten Pflanzen, wie **Karotte** und **Weizen** zu K^+ -Mangel oder direkten Na^+ -toxischen Effekten auf die Ertragsbildung führen können und letztlich darauf beruhen, daß die salzsensitiven Pflanzen entweder nicht das toxische Na^+ erfolgreich ausschließen oder eine effiziente Na^+ -Kompartimentierung auf zellulärer Ebene durchführen können oder aber nicht in der Lage sind, vermehrt K^+ aufzunehmen. Neben direkt Na^+ -toxischen Effekten kann, wie bereits diskutiert, bei **Karotten** auch ein Kaliummangel vorgelegen haben (Tab. 3.7), der die Ertragsbildung bei Salzstreß negativ beeinflusst hat. Die vielfältige Funktion von Kalium, sowohl auf der Ebene des physiologischen Sources (Photosynthese und Phloembeladung), für den Phloemtransport wie auch im physiologischen Sink (Mengel 1999) macht die zentrale Bedeutung dieses Nährstoffes für die pflanzliche Ertragsbildung deutlich.

4. 3. Ausblick: Sollen Ertragseinbußen durch Trockenperioden toleriert werden oder soll mit salzbelastetem Wasser bewässert werden?

Die zentrale Frage dieser Arbeit, nämlich, ob Ertragseinbußen durch Trockenperioden toleriert werden oder mit salzbelastetem Wasser bewässert werden soll, kann abschließend betrachtet weder mit einem *Ja* noch mit einem *Nein* beantwortet werden; dazu ist der Sachverhalt zu komplex und zu vielschichtig. Angefangen über eine unterschiedliche Trocken- und Salztoleranz der verschiedenen Kulturpflanzen und damit einer nur schwer abschätzbaren Reaktionsbreite der Pflanzen während unterschiedlicher Entwicklungsstadien über eine unterschiedliche Stärke der Stressoren bis hin zu einer ungemein hohen Variabilität der Böden und dem mit unterschiedlichsten Salzqualitäten belasteten Wasser läßt eine ungefähre Ahnung dieser komplexen Zusammenhänge zu. Bezogen auf die drei untersuchten Kulturpflanzen und das Hessische Ried kann man an dieser Stelle die Aussage treffen, daß nur auf schweren Böden und nur zum Anbau salztoleranter Pflanzen, wie der **Zuckerrübe**, eine Beregnung mit salzbelastetem Rheinwasser Trockenperioden eventuell vorzuziehen ist, denn der Ertrag konnte durch Beregnung mit NaCl-haltigem Wasser über einen weiten Konzentrationsbereich gegenüber Kontroll-Pflanzen gesteigert werden (Abb. 3.1). Allerdings müssen natürlich die Kosten der Beregnung dem Erlös durch den Mehrertrag gegenübergestellt werden und hier war, wie die Feldversuche im Hessischen Ried über mehrere Jahre gezeigt haben, die Beregnung im Vergleich zum Mehrerlös, nicht immer rentabel (Neumann und Pauler 2000).

Bei salzempfindlichen Pflanzen, wie z.B. **Sommerweizen**, kommt eine Beregnung mit Salzwasser wahrscheinlich nicht in Frage, denn bei mittleren Niederschlagsmengen von 500 mm war, je nach Niederschlagsverteilung, ein Mehrertrag durch Beregnung nicht unbedingt gegeben bzw. nicht hoch genug, um die durch die Beregnung anfallenden Kosten zu decken (Neumann und Pauler 2000). Kurzfristiger Trockenstreß von zehn Tagen führte sowohl im Gefäßversuch (Tab. A-10 im Anhang) wie auch in den Feldversuchen im Hessischen Ried (Neumann und Pauler 2000) im allgemeinen nur zu leichten Ertragseinbußen und war nur dann erheblich, wenn der Trockenstreß zum Zeitpunkt trockensensitiver Entwicklungsperioden gesetzt wurde (Neumann und Pauler 2000). Möglicherweise könnte eine Beregnung mit salzbelastetem Wasser zum Zeitpunkt von sehr trockensensitiven Entwicklungsphasen bei Getreide während der Bestockung bis zur Blüte, die zu diesem Zeitpunkt durch Trocken- und weniger durch Salzstreß bedingte Ertragsdepression umgehen.

Im Gefäßversuch 1986 wurden während der gesamten Vegetationsperiode sehr hohe NaCl-Konzentrationen (1350 mg/l) appliziert, die im Bereich des Beregnungswassers der ariden und semiariden Gebiete liegen und damit um ein Mehrfaches höher lagen als im Rheinwasser, wo in verschiedenen Jahren zwischen 1979 und 1989 Na^+ -Konzentrationsbereiche von 29 bis 150 mg/l und an Cl^- von 48 bis 197 mg/l nachgewiesen wurden (Neumann und Pauler 2000). Insofern führte die Beregnung mit hochsalzbelastetem Wasser im Gefäßversuch im Vergleich zu einem kurzfristigen Trockenstreß zu einer sehr deutlichen Ertragsminderung, sowohl bei **Karotte** wie auch **Sommerweizen**. Bei der **Zuckerrübe** war selbst bei derartig hohen NaCl-Konzentrationen im Vergleich zur Kontrolle oder den trockengestreßten Pflanzen der Ertrag, zumindestens nicht signifikant beeinträchtigt (Tab. A-6 im Anhang).

Durch die Beregnung mit Rheinwasser im Hessischen Ried ist die absolut zugeführte Konzentration an NaCl deutlich niedriger als im Gefäßversuch 1986, und insofern ist der Einfluß einer kurzfristigen NaCl-toxischen Wirkung auf den Pflanzenertrag im Hessischen Ried auf schweren Böden eher als niedrig einzustufen. Nach Modellberechnungen von Neumann und Pauler (2000) liegen die tolerierbaren Grenzwerte auf dem Hintergrund pflanzenspezifischer Unterschiede bei 80 mg Na^+ /l und bei 160 mg Cl^- /l. Neumann und Pauler (2000) untersuchten den Einfluß der Beregnung von Rheinwasser im Hessischen Ried bei verschiedenen salzempfindlichen Pflanzen, wie **Sommerweizen** und diversen Gemüsearten, wobei sich in Abhängigkeit der Pflanzenart und -sorte eine recht unterschiedliche und pflanzenspezifische Wirkung auf den Ertrag gezeigt hat.

Mittel- bis langfristig kann es allerdings in den schweren Böden zu einem Akkumulationseffekt von Na^+ kommen, abhängig von der Niederschlagsverteilung und der damit verbundenen Auswaschung in den Wintermonaten. Neben der Gefahr einer Na^+ -Akkumulation ist aber auch der Na^+ -bedingte Austausch von Ca^{2+} und Mg^{2+} an den Bodenkolloiden problematisch. Auf Sandböden kann bereits kurzfristig, wie im Feldversuch (Tab. A-4 im Anhang) gezeigt, eine Beregnung mit NaCl-haltigem Wasser Ca^{2+} -Mangel z.B. bei **Zuckerrübe** auslösen. Außerdem waren auch die Mg^{2+} -Konzentrationen im Rübenkörper erniedrigt (Tab. A-4 im Anhang). Der durch Na^+ bedingte Austausch von Ca^{2+} und Mg^{2+} an den Bodenkolloiden kann auch auf schweren Böden, wie Perkulationsversuche mit NaCl-haltigem Wasser von Neumann und Pauler (2000) gezeigt haben, langfristig zu einer Erschöpfung der Ca^{2+} - und Mg^{2+} -Reserven dieser Böden führen und damit auch hier zu sekundär bedingten negativen Salzeffekten auf die Ertragsbildung von Pflanzen führen. Diese Vorgänge haben allerdings nicht nur negative Konsequenzen für die Ertragsbildung,

sondern bergen darüberhinaus die viel ernstere Gefahr der Zerstörung der Bodenstruktur und damit Bodenfruchtbarkeit schwerer Böden, eine Konsequenz, die häufig in den ariden und semiariden Gebieten durch falsche Bewässerung in Kauf genommen wird, um über einen kurzen Zeitraum durch Anbau salztoleranter Pflanzen höhere Erträge zu erzielen oder einfach um zu überleben.

Seit Abschluß der praktischen Arbeiten sind zehn Jahre vergangen. Gerade die Frage der Wirkung von Trocken- und Salzstreß bei verschiedenen salzsensitiven und salztoleranten Kulturpflanzen auf die Ertragsbildung, und zwar insbesondere bezogen auf die Photosyntheseleistung und die Assimilatverlagerung, hat an Aktualität nicht eingebüßt und ist meines Wissens bislang nicht bearbeitet worden. Die Wirkung von Salzstreß auf die Ertragsbildung ist extrem vielfältig und kann nicht so einfach auf einen Nenner gebracht werden. Auch das hat diese Arbeit gezeigt. Jede Pflanzenart und jeder Prozeß muß in bezug auf die Salzwirkung für sich betrachtet werden. Derartige Untersuchungen sind insbesondere auch deshalb wichtig, weil es trotz erheblicher Anstrengungen in den letzten fast dreißig Jahren nicht gelungen ist, auf der Basis der bislang bekannten physiologischen Mechanismen und Anpassungsreaktionen einen deutlichen Fortschritt in der Züchtung salztoleranter Kulturpflanzen zu erzielen (Mengel und Kirkby 2001). Auch von der methodischen Seite, und zwar insbesondere bezogen auf die Analyse der Phytohormone mittels ELISA ist die vorliegende Arbeit noch auf einem hochaktuellen Niveau. Diese Methode stellt nach wie vor eine der sensitivsten Nachweisverfahren dar und muß, wie die Entwicklung und Anpassung dieser Methode an die verschiedenen pflanzlichen Gewebe und Organe gezeigt hat, für jedes pflanzliche System neu erarbeitet werden. Auch dieser Aspekt stellt damit eine Weiterentwicklung dar, denn die methodische Entwicklung und Anpassung der ELISA Technik bei der Zuckerrübe, Karotte und bei Sommerweizen, unbestrittenerweise sehr wichtige Kulturpflanzen für die Ertragsbildung, sind meines Wissens ebenfalls bislang nicht erfolgt.

Zusammenfassung

- 1) Die zentrale Frage dieser Arbeit war, ob eine durch Trockenstreß induzierte Ertragsdepression durch Bewässerung mit NaCl-belastetem Wasser, wie es in vielen Regionen der Welt, wo die mittlere Niederschlagsmenge begrenzt ist, praktiziert wird, wieder aufgehoben werden kann. Zunächst wurde ein Feldversuch mit der salztoleranten Zuckerrübe auf einem Lehm- und auf einem Sandboden durchgeführt. Es hat sich hier gezeigt, daß zumindestens auf dem schweren Boden eine Bewässerung mit NaCl haltigem Wasser durchaus einen positiven Einfluß auf die Ertragsbildung bei der Zuckerrübe haben kann im Vergleich zu Pflanzen, die nicht bewässert wurden und kurzfristigen Trockenperioden ausgesetzt waren. Dann wurde ein Gefäßversuch mit verschiedenen Kulturpflanzen durchgeführt, nämlich mit *Beta vulgaris* (salztolerant) und *Daucus carota* (salzempfindlich), bei welchen die Speicherphase in die vegetative Entwicklung fällt und mit *Triticum aestivum* (salzempfindlich), wo mit Beginn der generativen Entwicklung die Speicherung von organischer Substanz im Rahmen der Kornbildung erfolgt. Der Trockenstreß, der hier untersucht wurde, war nur kurzfristig und nicht ausgesprochen stark (35% Wasserkapazität für 10 Tage), also eher übertragbar auf mitteleuropäische Verhältnisse. Mit diesen Bedingungen sollten also Trockenperioden, die im mitteleuropäischen Raum, beispielsweise im Hessischen Ried auftreten können, simuliert werden. Zur Bewässerung wurde Wasser mit einer relativ hohen NaCl-Belastung (1350 mg/l) eingesetzt. Die Wirkung der hohen Salzkonzentration war auf eine extreme Situation ausgerichtet, die nach mehrjähriger Bewässerung auf Grund von Salzakkumulation im Boden eintreten kann. Neben Ertragsparametern wurden die Nährstoffkonzentrationen von Kalium, Calcium, Magnesium, Natrium und Chlorid, bzw. deren Konzentrationsverhältnisse, die Konzentration an Prolin als einem wichtigen Vertreter der *compatible solutes* sowie die Konzentration der verschiedenen Phytohormone (IES, verschiedene Cytokine und ABA) im Blatt wie auch im Speicherorgan (Rübe, Wurzel, Ähre) der verschiedenen Pflanzenarten bestimmt. Zusätzlich wurde im Gefäßversuch der Einfluß von Trocken- wie auch von Salzstreß auf die $^{14}\text{CO}_2$ -Assimilation und die ^{14}C -Verlagerung in die entsprechenden Sink-Organen untersucht.
- 2) Zur Bestimmung der Konzentration der Phytohormone mußte zunächst die Methodik für die verschiedenen Pflanzen und deren Organe angepaßt werden. Zur quantitativen Bestimmung der verschiedenen Phytohormone im Gewebe wurde der En-

zymimmuntest (sog. **ELISA**-Methode: **E**nzyme **L**inked **I**mmuno **S**orbent **A**ssay) unter Verwendung spezifischer monoklonaler Antikörper eingesetzt. Da ein Pflanzenextrakt verschiedene Substanzen enthält, die das Bindungsverhalten der Phytohormone an die monoklonalen Antikörper unter Umständen beeinflussen, mußte zunächst für alle im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Pflanzenarten als auch für deren unterschiedliche Organe ein jeweils spezifisches Extraktions- und Reinigungsverfahren entwickelt werden. Nach jedem Reinigungsschritt wurde durch Untersuchung des jeweiligen Extraktes auf Störsubstanzen sowohl nach dünnschichtchromatographischer Auftrennung als auch durch ein Extraktverdünnungsverfahren überprüft, ob in den untersuchten Extrakten der verschiedenen Gewebe und Pflanzen Kreuzreaktionen zwischen den Phytohormonen und möglichen Störsubstanzen auftreten und damit weitere Reinigungsschritte erforderlich werden.

Es erwies sich als notwendig, eine Reihe von Reinigungsschritten bis hin zu einer HPLC-Reinigung zu entwickeln. Die Entwicklung von zum Teil sehr aufwendigen Reinigungsverfahren für die unterschiedlichen pflanzlichen Organe hat zu gut reproduzierbaren Ergebnissen geführt. Die Nachweisgrenzen für die Phytohormone liegen im pg-Bereich. Im Unterschied zur GC-MS Analytik können mit diesem Verfahren mit einem relativ geringen apparativen Aufwand Reihenuntersuchungen mit hohen Probenzahlen bei niedriger Nachweisgrenze durchgeführt werden.

Es hat sich gezeigt, daß die Pflanze in Abhängigkeit von der untersuchten Art auf Trocken- bzw. Salzstreß mit einer zum Teil deutlichen Erhöhung der Konzentration an Abscisinsäure in der Wurzel, gewissermaßen als Signalgeber für den oberirdischen Sproß reagiert und damit frühzeitigen Stomataschluß einleitet, um unnötigem Wasserverlust vorzubeugen. Der Streß war bei der Zuckerrübe und bei der Karotte in den vorliegenden Versuchen noch nicht so stark, daß eine Akkumulation von ABA im Blatt zu beobachten war. Diese Reaktion der Pflanze auf Salz- und Trockenstreß ist bekannt und gilt als die klassische Reaktion der Abscisinsäure. Die anderen Phytohormone haben in Bezug auf Salz- und Trockenstreß offensichtlich keine spezifische Bedeutung. So konnte weder für IES, einem wichtigen Vertreter der Auxine, noch für die Vielzahl der untersuchten Cytokinine, ein Zusammenhang zum Trocken- sowie Salzstreß nachgewiesen werden.

- 3) Trockenstreß führte sowohl bei der Karotte wie auch bei der Zuckerrübe direkt nach der Phase des Trockenstreßes zu einer deutlichen Ertragsminderung, sowohl an

Frischmasse als auch von Trockenmasse (6-15% bezogen auf Trockenmasse des Ertragsorgans). Bei Weizen war die Ertragsminderung höher (23% Trockenmasse unreifer Ähren) und verstärkte sich noch bis zum Ende der Vegetationsperiode (27% Korn-Trockenmasse). Diese Ertragsdepression war im wesentlichen durch die Reduktion der Kornzahl bedingt. Das Tausendkorngewicht war nicht negativ beeinflusst. Der Trockenstreß wurde zu Beginn des Ährenschiebens gesetzt und damit in einer gegenüber Wassermangel sehr empfindlichen Entwicklungsphase der Determination von Kornanlagen. Durch den Trockenstreß in dieser Phase wurde die Kornanlage negativ beeinflusst und insofern war der negative Einfluß des Trockenstreßes auf den Ertrag durch anschließende Bewässerung mit salzunbelastetem Wasser nicht mehr umkehrbar. Dieses Ergebnis steht damit im Unterschied zum Ertragsausgleich bei Zuckerrübe und Karotte durch Gießen mit salzunbelastetem Wasser nach der Trockenstreßphase im Vergleich mit entsprechenden Kontrollpflanzen. Die CO₂-Assimilation war bei Sommerweizen während der Trockenstreßphase dramatisch reduziert und könnte durch verminderte Assimilatzufuhr ebenfalls die Bildung der Blütenanlage in der Ähre negativ beeinflusst haben. Bei Zuckerrübe und Karotte war die CO₂-Assimilation nicht negativ beeinflusst. Ein zusätzlicher Energieverbrauch für die Synthese von Prolin hat vermutlich die Ertragsbildung bei Zuckerrübe und Karotte während des Trockenstreßes beeinträchtigt.

- 4) Die Bewässerung mit NaCl-belastetem Wasser wurde nur von der salztoleranten Zuckerrübe ohne Ertragsminderung toleriert und insofern kann eine Bewässerung mit salzhaltigem Wasser bei dieser Pflanzenart gegenüber Trockenperioden von Vorteil sein. Demgegenüber führte Salzzufuhr mit dem Gießwasser bei der Karotte zu einem dramatischen Ertragsrückgang (50% Reduktion an Trockenmasse); insofern ist eine Überbrückung von Trockenperioden mit salzhaltigem Wasser bei dieser salzempfindlichen Kulturpflanze nicht geeignet. Auch bei Getreide wurde der Ertragsrückgang in Folge von Trockenstreß durch Bewässerung mit salzhaltigem Wasser ebenfalls nicht verbessert; vielmehr wurde die Ertragsdepression noch verstärkt. Der Salzstreß hat sich bei Sommerweizen besonders negativ auf die Kornfüllung ausgewirkt; insofern war das Tausendkorngewicht erheblich und zusätzlich auch die Kornzahl erniedrigt.
- 5) Die Gründe für die Wirkung des Salzstresses bei der Karotte, der mit erheblichen Ertragseinbußen verbunden war, sind vielschichtig. Die Salz-Zufuhr führte im

Unterschied zur Zuckerrübe zu einem sehr deutlichen Rückgang der Kaliumkonzentration sowohl im Sproß als auch in der Wurzel. Im Unterschied zur Karotte akkumuliert die Zuckerrübe erhebliche Mengen an Na^+ , so daß die K^+/Na^+ -Verhältnisse bei der Zuckerrübe sogar signifikant niedriger waren, ohne daß sich ein negativer Einfluß auf den Ertrag bei der Zuckerrübe zeigte. CO_2 -Assimilation wie auch Assimilatverlagerung wurden bei der Zuckerrübe durch Salzzufuhr dagegen nicht beeinträchtigt. Kalium übt eine generell positive Wirkung auf verschiedene Prozesse der Ertragsbildung aus; insofern kann der Kaliummangel bei der Karotte die Ursache für eine gehemmte Assimilatverlagerung aus dem source-Blatt gewesen sein. Darüberhinaus ist auch eine unzureichende zelluläre Na^+ -Kompartimentierung zwischen Cytoplasma und Vakuole bei der Karotte denkbar. In jedem Fall, sowohl ein absoluter als auch ein relativer K^+ -Mangel, letzterer durch erhöhte Na^+ -Konzentrationen im Cytoplasma bewirkt, beeinträchtigt die Proteinsynthese im jungen Blatt und damit maßgeblich das Blattwachstum. Im Unterschied zum Na^+ war die Akkumulation von Cl^- bei der Karotte nur geringfügig, so daß Chlorid vermutlich nicht das toxisch wirksame Ion im vorliegenden Versuch bei der Karotte war. Zusätzlich zeigte sich eine massive Prolinakkumulation bei der Karotte und zwar sowohl im Sproß als auch in der Wurzel, so daß auch durch diesen zusätzlichen Energiebedarf die Syntheseleistung möglicherweise beeinträchtigt wurde.

- 6) Salzstreß beim salzempfindlichen Sommerweizen hatte ebenfalls sehr unterschiedliche physiologische Wirkungen. Hohe ABA-Konzentrationen in der Ähre haben wahrscheinlich eine Notreife der Körner eingeleitet und damit das Tausendkorngewicht deutlich beeinträchtigt. Salzstreß führte darüberhinaus zu hohen Na^+ -, und auch zu erhöhten Cl^- Konzentrationen im Sproß, die möglicherweise die Ursache für das vorzeitige Absterben der älteren Blätter waren. Die Akkumulation der Ionen in den alten Blättern kann zu einer Überladung sowohl des Apoplasten als auch des Cytoplasmas führen. Die Akkumulation von Na^+ im Apoplasten führt zu einer Dehydrierung des Blattgewebes. Hohe Na^+ -Konzentrationen im Cytoplasma führen zu meist zu einem relativen K^+ -Mangel für die Enzyme und Organellen, direkte Effekte durch toxisch hohe Na^+ Konzentrationen betreffen den gesamten Stoffwechsel. Darüberhinaus war die Photosyntheserate des Source-Blattes und die Assimilatverlagerung durch Salzstreß bei Weizen stark erniedrigt. Damit war die Ertragsbildung unter Umständen sowohl durch frühzeitiges Absterben der älteren Blätter als auch durch eine gehemmte CO_2 -Assimilation und Assimilatverlagerung intakter source-

Blätter eingeschränkt. (Tab. A-10). Eine generelle K^+/Na^+ -Kompetition könnte sich in diesem Zusammenhang negativ auf die Aktivität zentraler Enzyme wie z.B. Ru-bisco im Blatt ausgewirkt haben, und zwar bevor Teile der oberirdischen Blattmasse frühzeitig abgestorben waren. Hinzu kommt der erhöhte Energiebedarf für die Prolinsynthese, denn bei Salzstreß nahm die Prolinkonzentration im Blatt deutlich um das 6-fache und bei der kombinierten Streßbehandlung sogar um das etwa 15-fache zu.

- 7) Ca^{2+} -Mangel kann mit Salzstreß zusammenhängen, insbesondere, wie auch der Feldversuch gezeigt hatte, auf leichten Böden, wo immer kurzfristig die Gefahr einer Ca^{2+} -Auswaschung besteht. Es ist allerdings fraglich, ob auf den besseren Böden, wo es kurzfristig kaum zu signifikanten Ca^{2+} -Auswaschungen kommen dürfte, Ca^{2+} -Mangel ein physiologisch bedeutsames Phänomen zur Auslösung von Salinität am natürlichen Standort darstellt. Salinität in Zusammenhang mit Ca^{2+} -Mangel wird mit Veränderungen der Permeabilität des Plasmalemmas diskutiert und zwar zeigt sich bei Ca^{2+} -Mangel ein erhöhter K^+ -Efflux und ein erhöhter Na^+ -Influx. Im Gefäßversuch (keine Auswaschung!) hat sich kein Ca^{2+} -Mangel bei den verschiedenen Kulturpflanzen gezeigt; trotzdem zeigten sich beim Sommerweizen überhöhte Na^+ -Konzentrationen und bei der Karotte zusätzlich ein K^+ -Mangel.
- 8) Um eine Schlußfolgerung aus den vorliegenden Untersuchungen zu ziehen, kann man feststellen, daß nur auf schweren Böden und nur zum Anbau salztoleranter Pflanzen wie der Zuckerrübe eine Beregnung mit NaCl-belastetem Wasser Trockenperioden vorzuziehen ist, denn der Ertrag konnte durch die Bewässerung mit NaCl-haltigem Wasser über einem weiten Konzentrationsbereich gegenüber trockenge-streßten Pflanzen gesteigert werden. Bei salzempfindlichen Pflanzen dürfte generell eine Beregnung mit Salzwasser dieser hohen Belastung nicht in Frage kommen. Möglicherweise könnte eine Beregnung mit NaCl-belastetem Wasser während der trockensensitiven Entwicklungsphase bei Getreide (Bestockung bis zu Blüte) von Vorteil sein. Die Zerstörung der Bodenstruktur und damit der Fruchtbarkeit schwerer Böden durch die Beregnung mit NaCl-haltigem Wasser stellt auf lange Sicht eine ernste Gefahr der Bodenzerstörung dar und muß durch geeignete Auswaschungs- und Drainungsmaßnahmen begegnet werden.

6 LITERATUR

- Asghari B., Dörffling K., Bettin D. und Hahn H. (1993): Absciscic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soil. *Aust. J. Plant Physiol.* 20, 109-115.
- Aspinall D. und Paleg L.G. (1981): Proline accumulation: physiological aspects. In: *Physiology and biochemistry of drought resistance in plants*, Paleg L.G. und Aspinall D. (Hrsg.), Academic Press, Sydney, 205-241.
- Anac D., Okur B., Kilic C., Aksoy U., Can Z., Hepaksoy S., Anac S., Ul M.A. und Dorsan F. (1997): Potassium fertilization to control salinization effects. In: *Food security in the WANA region, the essential need for balanced fertilization*. Johnston A. E. (Hrsg.), International Potash Institute, Basel, Schweiz, 370-377.
- Bandurski R.S., Cohen J.D., Slovin J. und Reinecke D.M. (1995): Auxin biosynthesis and metabolism. In: *Plant hormones and their role in plant growth development*, 2. Ausg., P.J. Davies (Hrsg.), Kluwer, Dordrecht, Netherlands, 39-65.
- Beardsell M.F. und Cohen D. (1975): Relationships between leaf water status, absciscic acid levels, and stomatal resistance in maize and sorghum. *Plant Physiol.* 56, 207-212.
- Bender L. (1984): Photosynthese und Assimilatverwertung bei Gewebekulturen von intakten Pflanzen von *Daucus carota* L. Habilitation, Gießen.
- Bernstein L. (1970): Salt tolerance of Plants. Riverside: Agriculture Information Bulletin, Nr. 283.
- Blatt M. R. und Thiel G. (1993): Hormonal control of ion channel gating. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44, 453-467.
- Blumwald E. und Poole R. J. (1987): Salt tolerance in suspension cultures of sugar beet. Induction of Na^+/H^+ antiport activity at the tonoplast by growth in salt. *Plant Physiol.* 87, 104-108.
- Bock M.T., Miller B.S. und Bowman A.W. (1999): Assessment of eutrophication in the Firth of Clyde: Analysis of coastal water data from 1982 to 1996. *Marine Pollution Bulletin* 38, 222-231.

- Bohra J.S., Dorffling H. und Dörffling K. (1995): Salinity tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) with reference to endogenous and exogenous abscisic acid. J. Agron. & Crop Sci. 174, 79-86.
- Bouteau F., Bousquet U., Pennarum A.M., Convert M., Dellis O., Cornel D. und Rona J.P. (1996): Time dependent K^+ currents through plasmalemma of lactifer protoplasts from *Hevea brasiliensis*. Physiol. Plant. 98, 97-104.
- Boyer J. S. (1970): Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol. 46, 233-235.
- Boyer J.S. (1982): Plant productivity and environment. Science 218, 443-448.
- Boyer J. S. (1987): Hydraulics, wall extensibility and wall proteins. Proc. of II. Annual Penn-State Symposium on Plant Physiology, American Society of Plant Physiologists, Pennsylvania State University, University Park, PA, 109-121.
- Boyer J.S. (1995): Biochemical and biophysiccal aspects of water deficits and the predisposition to disease. Annu. Rev. Phytopath. 33, 251-274.
- Braunschweig L.C. von (1983): Einfluß der Natriumdüngung auf die Zuckerakkumulation bei *Beta vulgaris*. Kali-Briefe (Büntehof), 16(10), 615-626.
- Carpenter J. F. und Crowe J. H. (1988): Modes of stabilization of a protein by organic solutes during dessication. Cryobiology 25, 459-470.
- Chapman V.J. (1974): Salt marshes and salt deserts of the world. Cramer, Lehre.
- Chartzoulakis K.S. und Loupassaki M.H. (1997): Effects of NaCL salinity on germination, growth, gas exchange and yield of greenhouse eggplant. Agricultural Water Management 32, 215-225.
- Chazen O. und Neumann M. (1994): Hydraulic signals from the roots and rapid cell-wall hardening in growing maize (*Zea mays* L.) leaves are primary response to polyethylene glycol-induced water deficits. Plant Physiol. 104, 1385-1392.
- Christen O., Sieling K., Richter-Harder H. und Hanus H. (1995): Effects of temporary water stress before anthesis on growth, development and grain yield of spring wheat. Eur. J. Agron. 4, 27-36.
- Cleland R.E. (1995): Auxin and cell elongation. In: Plant Hormones and Their Role in Plant Growth Development. 2. Auflage, Davies P. J. (Hrsg.), Kluwer, Dordrecht, Holland, 214-227.

- Cohen J.D., Bausher M.G., Bialek K., Buta J.G., Gocal G.F.W., Janzen L.M., Pharis R.P., Reed A.N. und Slovin J.P. (1987): Comparison of a commercial ELISA assay for indole-3-acetic acid at several stages of purification and analysis by gas chromatography-selected ion monitoring-mass spectrometry using a $^{13}\text{C}_6$ -labeled internal standard. *Plant Physiol.* 84, 982-986.
- Cornish K. und Zeevart J.A.D. (1985): Movement of abscisic acid into the apoplast in response to water stress in *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiol.* 78, 623-626.
- Cosgrove D.J. (1997): Relaxation in a high-stress environment: The molecular bases of extensible cell walls and cell enlargement. *Plant Cell* 9, 1031-1041.
- Cramer G.R. (1992): Kinetics of maize leaf elongation. II. Response of a Na-excluding cultivar and a Na-including cultivar to varying Na/Ca salinities. *J. Exp. Bot.* 43, 857-864.
- Cramer G.R. und Bowman D.C. (1991): Short-term leaf elongation kinetics of maize in response to salinity are dependent of the root. *Plant Physiol.* 95, 965-967.
- Cramer G.R. und Läuchli A. (1986): Ion activities in solution in relation to Na^+ - Ca^{2+} interactions at the plasmalemma. *J. Exp. Bot.* 42, 321-330.
- Cramer G.R., Läuchli A. und Polito V.S. (1985): Displacement of Ca^{2+} by Na^+ from the plasmalemma of root cells. A primary response to salt stress? *Plant Physiol.* 79, 207-211.
- Cramer G.R., Lynch J., Läuchli A. und Epstein E. (1987): Influx of Na^+ , K^+ , and Ca^{2+} into roots of salt-stressed cotton Seedlings. *Plant Physiol.* 83, 510-516.
- Crozier A., Sandberg G., Monteiro A.M., Sundberg B. (1986): The use of immunological techniques in plant hormone analysis. In: *Plant growth substances*. Bopp M. (Hrsg.). Springer Verlag Berlin, Heidelberg, 13-21.
- Crowe J. H. und Crowe L. M. (1992): Membrane integrity in anhydrobiotic organisms: toward a mechanism for stabilizing dry cells. In: *Water and Life*. Somero G. N., Osmond C. B. und Bolis C. L. (Hrsg.). Springer Verlag Berlin, Heidelberg, 87-103.
- Daie J., Wyse R., Hein M. und Brenner M. L. (1984): Absciscic acid metabolism by source and sink tissues of sugar beet. *Plant Physiol.* 74, 810-814.
- Davies W. J. und Mansfield T.A. (1983): The role of abscisic acid in drought avoidance. In: *Abscisic acid*, Addicott F.T. (Hrsg.), Praeger Publishers, New York, 237-268.
- Davies W. J. und Zhang J. (1991): Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 55-76.

- Delauney A.J. und Verma D.P.S. (1993): Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J.* 4, 215-223.
- Dörffling K., Streich J., Kruse W. und Mixfeldt (1977): Absciscic acid and the after-effect of water stress on stomatal opening potential. *Z. Pflanzenphysiol.* 31, 43-56.
- Drew M.C. und Läuchli A. (1985): Oxygen-dependent exclusion of sodium ions from shoots by roots of *Zea mays* (cv. Pioneer 3906) in relation to salinity damage. *Plant Physiol.* 79, 171-176.
- Eisa S.S.S.(1999): Optimisation of sugar beet nutrition in sandy soil. Dissertation, Ain Shams University Kairo, Ägypten.
- Eberle J., Arnscheidt A., Klix D., Weiler E.W (1986): Monoclonal Antibodies to plant growth regulators. III. Zeatinriboside and Dihydrozeatinriboside. *Plant. Physiol.* 81, 516-21
- El-Sheikh A.M. und Ulrich A. (1971): Sodium absorption by intact sugar beet plants. *Plant Physiol.* 48, 747-751.
- Flowers T.J. (1988): Chloride as nutrient and as an osmoticum. In: Advances in plant nutrition. Bd. III, Tinker B. und Läuchli A. (Hrsg.), Praeger, New York, 55-78.
- Flowers T.J. und Läuchli A. (1983): Sodium versus potassium: Substitution and compartmentation. In: Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 15 B (A. Läuchli und R.L. Bielecki, Hrsg.), Springer, Berlin, 651-681.
- Flowers T. J. und Yeo A. R. (1995): Breeding for salinity resistance in crop plants: where next? *Aust. J. Plant Physiol.* 22, 875-884.
- Forster H. (1970): Der Einfluß einiger Ernährungsunterbrechungen auf die Ausbildung von Ertrags- und Qualitätsmerkmalen der Zuckerrübe. *Landw. Forsch. Sonderh.* 25/II, 99-105.
- Fortmeier H. (2000): Na^+/H^+ -Antiport in Maiswurzeln? In vitro-Untersuchungen zum Mechanismus des aktiven Na^+ -Transports am Plasmalemma von Maiswurzelzellen (*Zea mays* L.). Dissertation, Gießen.
- Fortmeier R. (1996): Einfluß der Na^+ -Salinität auf das vegetative Wachstum von Mais (*Zea mays* L.): eine zweiphasige Reaktion. Dissertation, Hohenheim.
- Fortmeier R. und Schubert S. (1995): Salt tolerance of maize (*Zea mays* L.): the role of sodium exclusion. *Plant, Cell Environ.* 18, 1041-1047.
- Franke W. (1997): Nutzpflanzenkunde. 6. Aufl., Thieme Verlag, Stuttgart, 120-122.

- Frøta J. N. E. und Tucker T. C. (1978): Salt and water stress influences nitrogen metabolism in red kidney beans. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 42, 743-746.
- Fung L.E., Wang S.S., Altman A. und Hüttermann A. (1998): Effect of NaCl on growth, photosynthesis, ion and water relations of four popular genotypes. *Forest, Ecology and Management* 107, 135-146.
- Gale J. und Hagan R.M. (1966): Plant antitranspirants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17, 269-282.
- Gales K. (1983): Yield variation of wheat and barley in Britain in relation to crop growth and soil conditions – a review. *J. Sci. Food. Agric.* 34, 1085-1104.
- Garbarino J. und DuPont F. M. (1989): Rapid induction of Na^+/H^+ exchange activity in barley root tonoplast. *Plant Physiol.* 89, 1-4.
- Gaskin P. und MacMillan J. (1978): GC and GC-MS techniques for gibberellins. In: Isolation of plant growth substances. Hillman J.R. (Hrsg.), Cambridge University Press, London, 79-96.
- Gibson T.S., Speirs J. und Brady C.J. (1984): Salt tolerance in plants. II. *In vitro* translation of m-RNA from salt-tolerant and salt-sensitive plants on wheat germ ribosomes. Responses to ions and compatible organic solutes. *Plant, Cell Environ.* 7, 579-587.
- Glenn E.P., Brown J.J. und Blumwald E. (1999): Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 18, 227-255,.
- Glinka Z. (1980): Absciscic acid promotes both volume flow and ion release to the xylem in sunflower roots. *Plant Physiol.* 65, 537-540.
- Glinka Z. und Reinhold L. (1971): Absciscic acid raises the permeability of plant cells to water. *Plant Physiol.* 48, 103-105.
- Greenway H. (1965): Plant response to saline substrates. VII. Growth and ion uptake throughout plant development in two varieties of *Hordeum vulgare*. *Aust. J. Biol. Sci.* 18, 763-779.
- Greenway H. und Munns R. (1980): Mechanism of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31, 149-190.
- Hager A., Menzel H. und Krauss A. (1971): Versuche und Hypothese zur Primärwirkung des Auxins beim Streckungswachstum. *Planta* 100, 47-75.
- Hajibagheri M.A., Yeo A.R. und Flowers T.J. (1987): Quantitative ion distribution within maize root cells in salt-sensitive and salt-tolerant varieties. *New Phytol.* 105, 367-379.

- Haneklaus S., Knudsen L. und Schnug, E. (1998): Relationship between potassium and sodium in sugar beet. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 29, 1793-1798.
- Hangarter R.P. und Good N.E. (1981): Evidence that IAA conjugates are slow-release sources of free IAA in plant tissues. *Plant Physiol.* 68, 1424-1427.
- Hanson A. D. (1992): Compatible solute synthesis and compartmentation in higher plants. In: *Water and Life*. Somero G. N., Osmond C. B. und Bolis C. L. (Hrsg.), Springer Verlag, Berlin, 52-60.
- Hartung W., Radin J.W. und Hendrix D.L. (1988): Absciscic acid movement into the apoplastic solution of water-stressed cotton leaves. *Plant Physiol.* 86, 908-913.
- Helal H. M. und Mengel K. (1979): Nitrogen metabolism of young barley plants as affected by NaCl-salinity and potassium. *Plant and Soil* 51, 457-462.
- Helal H. M. und Mengel K. (1981): Interaction between light intensity and NaCl salinity and their effects on growth, CO₂ assimilation and photosynthetic conversion in young broad beans. *Plant Physiol.* 67, 999-1002.
- Herppich W.B., Flach B.M.T., von Willert D.J. und Herppich M. (1996): Field investigations of photosynthetic activity, gas exchange and water potential at different leaf ages in *Welwitschia mirabilis* during a severe drought. *Flora* 191, 59-66.
- Herrmann E. W. (1985): Entwicklung und Stand der Feldberegnung in Hessen. *Z. Bewässerungswirtschaft* 20, 38-54.
- Hsiao T.C. und Acevedo E. (1974): Plant responses to water deficits, water use efficiency, and drought resistance. *Agricult. Meteorol.* 14, 59-84.
- Huang C.X. und Van Steveninck R.F.M. (1989): Maintenance of low Cl⁻ concentrations in mesophyll cells of leaf-blades of barley seedlings exposed to salt stress. *Plant Physiol.* 90, 1440-1443.
- Imani J. (1999): In situ-Nachweis der Auxinverteilung in kultivierten Petiolenexplantaten von transgenen Pflanzen während der Induktion der somatischen Embryogenese bei *Daucus carota* L. Dissertation, Gießen.
- Imani J., Schäfer F. und Neumann K.-H. (1998): In situ-Nachweis der Auxinverteilung während der Induktion der somatischen Embryogenese in kultivierten Petiolenexplantaten von transgenen Karottenpflanzen. 4. GPZ-Tagung 03.-05.03.1998 in Gießen, Vortr. *Pflanzenzüchtung* 42, 179-183.

- Jenner C.F. und Rathjen A.J. (1975): Factors regulating the accumulation of starch in ripening wheat grain. *Austr. J. Plant Physiol.* 2, 311-322.
- Jeschke W.D. (1984): K^+ - N^+ exchange at cellular membranes, intracellular compartmentation of cations and salt tolerance. In: *Salinity Tolerance in Plants. Strategies for Crop improvement*. R.C. Staples und G.H. Toenniessen (Hrsg.), John Wiley and Sons, New York, 37-66.
- Jeschke W.D., Pate J.S. und Atkins C.A. (1987): Partitioning of K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , and Ca^{2+} through xylem and phloem to component organs of nodulated white lupin under mild salinity. *J. Plant Physiol.* 128, 77-93.
- Jorden W.R. und Sullivan C.Y. (1982): Reaction and resistance of grain sorghum to heat and drought. *Internat. Crops Research Institute for the semi-arid tropics. Sorghum in the eighties. Proc. of the Internat. Symp. on Sorghum*, Patansheru. A.P. India, Icrisat, 131-143.
- Kinzel H. (1982): *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*. Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer.
- Kramer P.J. und Boyer J.S. (1995): *Water relations of plants and soils*. Acad. Press, San Diego.
- Kosegarten H. und Mengel K. (1998): Starch deposition in storage organs and the importance of nutrients and external factors. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 161, 273-287.
- Koyro H.-W. und Lieth H. (1998): Salinity conversion table. © H. Lieth ISSN 09336-3114, Osnabrück.
- Koyro H.-W., Wiegmann L., Lehmann H. und Lieth H. (1997): Physiological mechanisms and morphological adaptation of *Languncularia racemosa* to high NaCl salinity. In: *Water management, salinity and pollution control towards sustainable irrigation in the mediterranean region*. Lieth H., Hamdy A. und Koyro H.-W. (Hrsg.), Bari: Tecnomack, 51-78.
- Kramer P.J. und Boyer J.S. (1995): *Water relations of plants and soils*. Acad. Press, San Diego.
- Läuchli A. (1999): Salinity-Potassium interactions in crop plants. In: *Frontiers in Potassium nutrition: New Perspectives on the effects of potassium on physiology of plants*. Oosterhuis D.M. und Berkowitz G.A. (Hrsg.), Potash & Phosphate Institute, Georgia USA / Potash & Phosphate Institute of Canada, Saskatoon, Canada, 71-76.

- Läuchli A. und Epstein E. (1970): Transport of potassium and rubidium in plant roots. The significance of calcium. *Plant Physiol.* 45, 639-641.
- Läuchli A. und Wieneke J. (1979): Studies on growth and distribution of Na^+ , K^+ and Cl^- in soybean varieties differing in salt tolerance. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 142, 3-13.
- Lahaye P.A. und Epstein E. (1971): Calcium and salt toleration by bean plants. *Physiol. Plant.* 25, 213-218.
- Leigh R.A. und Wyn Jones R.G. (1984): A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. *New Phytol.* 97, 1-13.
- Lessani H. und Marschner H. (1978): Relation between salt tolerance and long distance transport of sodium and chloride in various crop species. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 27-37.
- Linthurst R.A. (1979): The effect of alteration on the growth of *Spartina alterniflora* Loisel. *Am J. of Botany* 66, 685-691.
- Lloyd J., Syvertsen J.P. und Kriedemann P.E. (1987): Salinity effects on leaf water relations and gas exchange of "Valencia" orange, *Citrus sinensis* (L.) Osbeck, on rootstocks with different salt exclusion characteristics. *Aust. J. Plant Physiol.* 14, 605-617.
- Lynch J. und Läuchli A. (1984): Potassium transport in salt-stressed barley roots. *Planta* 161, 295-301.
- Lynch J. und Läuchli A. (1985): Salt stress disturbs the calcium nutrition of barley (*Hordeum vulgare* L.). *New Phytol* 99, 345-354.
- Marschner H. (1995): Mineral nutrition of higher plants. 2. Aufl., Academic press, London.
- Marschner H., Kuiper P.J.C. und Kylin A. (1981): Genotypic differences in the response of sugar beet plants to replacement of potassium by sodium. *Physiol. Plant.* 51, 239-244.
- Matsuda K. und Riaz A. (1981): Stress-induced osmotic adjustment in growing regions of barley leaves. *Plant Physiol.* 68, 571-576.
- Matthews M. A., Van Volkenburgh E. und Boyer J. S. (1984): Acclimation of leaf growth to low water potentials in sunflower. *Plant Cell Environ.* 7, 199-206.
- Matthuis F.J.M. und Amtmann A. (1999): K^+ nutrition and Na^+ toxicity: The basis of cellular K^+/Na^+ ratios. *Ann. Bot.* 84, 123-133.

- McCree K.J. und Richardson S.G. (1987): Stomatal closure vs. osmotic adjustment: a comparison of stress responses. *Crop Sci.* 27, 539-543.
- McNeil S. D., Nuccio M. L. und Hanson A. D. (1999): Betaines and related osmoprotectants. Targets for metabolic engineering of stress resistance. *Plant Physiol.* 120, 945-949.
- Mengel, K. (1991): Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Gustav Fischer Verlag Jena, 7. Aufl., 266.
- Mengel, K (1999): Integration of functions and involvement of potassium metabolism at the whole plant level. In: *Frontiers in potassium nutrition, new perspectives on the effects of potassium on physiology of plants*, D.M. Oosterhuis, and G.A. Berkowitz (Hrsg.), Potash & Phosphate Institute of Canada, Publ., 1-11.
- Mengel K., Friedrich B. und Judel G.K. (1985): Effect of light intensity on the concentrations of phytohormones in developing wheat grains. *J. Plant Physiol.* 120, 255-266.
- Mengel K. und Kirkby E. A. (2001): *Principles of Plant Nutrition*. Kluwer Verlag, in press.
- Mertens R., Deus-Neumann B., Weiler E.W. (1983): Monoclonal Antibodies for the Detection of the endogenous plant growth regulator, abscisic acid. *FEBS Letters* 160, 269-72
- Mertens R., Eberle J., Arnscheidt A., Ledebur A., Weiler E.W (1985): Monoclonal Antibodies to plant growth regulators. II. Indole-3-acetic acid. *Planta* 166, 389-93
- Moore P. H. und Cosgrove D. J. (1991): Developmental changes in cell and tissue water relations parameters in storage parenchyma of sugarcane. *Plant Physiol.* 96, 794-801.
- Morgan J.M. (1984): Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34, 299-319.
- Morris D. A. (1996): Hormonal regulation of source-sink relationship: an overview of potential control mechanisms. In: *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source-Sink Relationships*. Zamski E. und Schaffer A. (Hrsg.), M. Dekker, New York, 441-465.
- Munns R. (1993): Physiological processes limiting plant growth in saline soils. Some dogmas and hypotheses. *Plant Cell Environ.* 16, 15-24.
- Munns R., Passioura J.B. (1984): Effect of prolonged exposure to NaCl on the osmotic pressure of leaf xylem sap from intact,transpiring barley plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 11, 497-507.

- Murakami Y. (1968): A new rice seedlings test for gibberellins. Microdrop method and its use for testing extracts of rice and Morning Glory. Bot. Mag. Tokyo 81, 33-43.
- Neumann K.-H. und Pauler B. (2000): Fallstudie zur Bedeutung erhöhter Salzkonzentrationen im Beregnungswasser unter den humiden Bedingungen Mitteleuropas. URL: "http://ibid.uni-giessen.de/ghtm/2000/uni/p000005.htm"
- Okusanya O.T. und Ungar L.A. (1983): The effect of time of seed production on the germination response of *Spergularia marina*. Physiol. Plant. 59, 335-342.
- O'Toole J.C., Ozbun J.L. und Wallace D.H. (1977): Photosyntheticoic response to water stress in *Phaseolus vulgaris*. Physiol. Plant. 40, 111-114.
- Paasch K (1994): Untersuchungen zum tagesperiodischen Verlauf von Phytohormonkonzentrationen bei *Daucus carota* L. Dissertation, Gießen.
- Paasch K., Lein C., Nessiem M., Neumann K.-H. (1997): Changes in the concentration of some phytohormones in cultured root explants and in intact carrot plants (*Daucus carota* L.) during the day. Angew. Bot. 71, 85-89.
- Passioura J. B. und Fry, S. C. (1992): Turgor and cell expansion: beyond the Lockhart equation. Aust. J. Plant Physiol. 19, 565-576.
- Pengelly W.L.. (1986): Validation of immunoassays. Bopp M. (Hrsg.). Springer Verlag Berlin, Heidelberg, 13-21.
- Plies-Balzer E., Kong T., Schubert S. und Mengel K. (1995): Effect of water stress on plant growth, nitrogenase activity and nitrogen economy of four different cultivars of *Vicia faba* L. Eur. J. Agron. 4, 167-173.
- Ramani S. und Kannan S. (1986): Absorption and transport of Na and Cl in rice cultivars differing in their tolerance to salinity: an examination of the effects of ammonium and potassium salts. J. Plant. Nutr. 9, 1553-1564.
- Raschke K. (1975): Stomatal action. Annu. Rev. Plant Physiol. 26, 305-340.
- Reeve D.R. und Crozier A. (1980): Quantitative analysis of plant hormones. In: Molecular and sub-cellular aspects of hormonal regulation in plants, MacMillan J. (Hrsg.), Springer Verlag Berlin, 1, 1-108.
- Renelt, D. (1993): Berücksichtigung von Vorfrucht und Witterung bei der N-Düngung des Winterweizens auf Sandlöß-Braunschwarzerde im östlichen Harzvorland. Habil., Universität Halle.

- Roberts S. und Tester M. (1997): Permeation of Ca^{2+} and monovalent cations through an outwardly rectifying channel in maize root stelar cells. *J. Exp. Bot.* 48, 839-846.
- Saab I.N., Ho T.H.D. und Sharp R.E. (1995): Translatable RNA populations associated with maintenance of primary root elongation and inhibition of mesocotyl elongation by abscisic acid in maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiol.* 109, 593-601.
- Sanchez-Blanco M. J., Morales M. A., Torrecillas A. und Alarcon J. J. (1998): Diurnal and seasonal changes in *Lotus creticus* plants grown under saline stress. *Plant Sci.* 136, 1-10.
- Schachtman D.P. und Munns R. (1992): Sodium accumulation in leaves of *Triticum* species that differ in salt tolerance. *Aust. J. Plant Physiol.* 19, 331-340.
- Schroeder J.I., Ward J.M. und Gassmann W. (1994): Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K^+ channels in higher plants: Biophysical implications for K^+ uptake. *Annu. Rev. Biophys. Biomol. Struct.* 23, 441-471.
- Schulte-Altdorneburg, M. (1990): Die quantitative Bestimmung des Phytohormons Abscisinsäure und seine Synthese in Rübenpflanzen (*Beta vulgaris* L. ssp. *altissima*) unter Trockenstreß. Dissertation, Köln.
- Schurr U., Gollan T. und Schulze E.D. (1992): Stomatal response to drying soil in relation to the changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. II. Stomatal sensitivity to abscisic acid imported from the xylem sap. *Plant Cell Environ.* 15, 561-567.
- Serrano R., Mulet J.M., Rios G., Marquez J.A., de Larrinoa I.F., Leube M.P., Mendizabal I., Pascual-Ahuir A., Proft M., Ros R. und Montesinos C. (1999): A glimpse of the mechanisms of ion homeostasis during salt stress. *J. Exp. Bot.* 50, 1023-1036.
- Sionit N., Teare I.D. und Kramer P.J. (1980): Effect of repeated application of water stress on water status and growth of wheat. *Physiol. Plant.* 50, 11-15.
- Slatyer R.O. (1963): Climatic control of plant water relations. In: *Environmental control of plant growth*. Evans, L.T. (Hrsg.), New York, Academic, 34-54.
- Slatyer R.O. und Bierhausen J.F. (1964): The influence of several transpiration suppressants on transpiration, photosynthesis, and water-use efficiency of cotton leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 17, 131-146.

- Soltanpour P.N., Al Wardy M.M., Ippolito J.A., Rodriguez J.B., Self J., Guillaume M. und Mathews D. (1999): Chloride versus sulfate salinity effects on alfalfa shoot growth and ionic balance. *Soil Science Society of America Journal* 63, 111-116.
- Somero G.N., Osmond C.B. und Bolis C.L. (1992): *Water and Life*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg.
- Stoop J.M.H., Williamson J.D. und Pharr D.M. (1996): Mannitol metabolism in plants: a method for coping with stress. *Trends Plant Sci* 1: 139-144.
- Taiz L und Zeiger E. (1998): *Plant Physiology*. 2. Ausg. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Tanner C.B. (1981): Transpiration efficiency of potato. *Agron. J.* 73, 59-64.
- Teermaat A. und Munns R. (1986): Use of concentrated macronutrient solutions to separate osmotic from NaCl-specific effects on plant growth. *Austr. J. Plant Physiol.* 13, 509-522.
- Thiyagarajah M., Fry S. C. und Yeo A. R. (1996): In vitro salt tolerance of cell wall enzymes from halophytes and glycophytes. *J. Exp. Bot.* 47, 1717-1724.
- Tuberosa R., Sanguinetti M.C., Stefanelli S. und Quarrie S.A. (1992): Number of endosperm cells and endosperm abscisic acid content in relation to kernel weight in four barley genotypes. *Eur. J. Agron.* 1, 125-132.
- Van Steveninck R.F.M. und Van Steveninck M.E. (1983): Absciscic acid and membrane transport. In: *Abscisic acid*, F.T. Addicott (Hrsg.), Praeger, New York, 171-235.
- Venis M.A. und Napier R.M. (1997): Auxin perception and signal transduction. In: *Signal transduction in plants*, P. Aducci (HRSG), Birkhäuser, Basel, Schweiz, 45-63.
- Wang T.L., Griggs P. und Cook S. (1986): Immunoassays for plant growth regulators – a help or a hindrance? In: *Plant growth substances*. Bopp M. (Hrsg.). Springer Verlag Berlin, Heidelberg, 13-21.
- Weiler E.W. (1984): Immunoassay of plant growth regulators. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34, 85-95.
- Weiler E.W., Eberle J. und Mertens R. (1985): Immunoassays for the quantitation of plant growth regulators using monoclonal antibodies. In: *Plant Growth Substances*, Bopp M. (Hrsg.), Springer Verlag Berlin, 22-25.

- Weiler E.W., Eberle J. und Mertens R., Atzorn R., Feyerabend M., Jourdan P.S., Arnscheidt A. und Wieczorek U. (1987): Antisera – and monoclonal antibody-based immunoassay of plant hormones. In: Immunology in plant science, Wang L.T. (Hrsg.), Cambridge University Press, London, 27-58.
- Weiler E.W., Jourdan P.S., Conrad W. (1981): Levels of indole-3-acetic acid in intact and decapitated coleoptiles as determined by a specific and highly sensitive solid phase enzyme immuno assay. *Planta* 153, 561-71
- Wilkinson S. und Davies W.J. (1997): Xylem sap pH increase: A drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake of the epidermal symplast. *Plant Physiol.* 113, 559-573.
- Wilson C. und Shannon M.C. (1995): Salt-induced Na^+/H^+ antiport in root plasma membrane of a glycophytic and halophytic species of tomato. *Plant Sci.* 107, 147-157.
- Wolf O., Jeschke W.D. (1986): Sodium fluxes, xylem transport of sodium, and K/Na selectivity in roots of seedlings of *Hordeum vulgare* cv. California Mariout and *H. distichon*, cv. Villa. J. *Plant Physiol.* 125, 243-256.
- Wolf O., Jeschke W.D. und Hartung W. (1990): Long distance transport of abscisic acid in NaCl-treated plants of *Lupinus albus*. *J. Exp. Bot.* 41, 593-600.
- Wolf O., Munns R., Tonnet M.L. und Jeschke W.D. (1991): Concentrations and transport of solutes in xylem and phloem along the leaf axis of NaCl-treated *Hordeum vulgare*. *J. Exp. Bot.* 41, 1131-1141.
- Wright S.T.C. (1978): Phytohormones and stress phenomena. In: Phytohormones and related compounds: a comprehensive treatise, Bd. 2, Letham D.S., Goodwin P.B. und Higgins T.J.V. (Hrsg.), Elsevier, Amsterdam, 495-536.
- Wyn Jones R. G. (1981): Salt tolerance. In: Physiological processes limiting plant productivity. Johnson, C. B. (Hrsg.). Butterworth, London, GB, 271-292.
- Wyn Jones R.G. (1999): Cytoplasmic potassium homeostasis: review of the evidence and its implications. In: Frontiers in Potassium nutrition: New Perspectives on the effects of potassium on physiology of plants. Oosterhuis D.M. und Berkowitz (Hrsg.). G.A. Potash & Phosphate Institute, Georgia USA /Potash & Phosphate Institute of Canada, Saskatoon, Canada, 13-22.

- Wyn Jones R. G., Brady C. J. und Speirs J. (1979): Ionic and osmotic relations in plant cells. In: Recent advances in the biochemistry of cereals. Laidman, D.L. und Wyn Jones R.G. (Hrsg.) Acad. Press, London, GB, 63-103.
- Wyn Jones R. G. und Storey R. (1978): Salt stress and comparative physiology in the gramineae. IV. Comparison of salt stress in *Spartina x townsendii* and three barley cultivars. Aust. J. Plant Physiol. 5, 839-850.
- Wyn Jones R. G. und Storey R. (1981): Betaines. In: Physiology and biochemistry of drought resistance in plants, Paleg L.G. und Aspinall D. (Hrsg.), Academic Press, Sydney, 171-204.
- Wyse R.E., Zamski E. und Tomos, A.D. (1986): Turgor regulation of sucrose transport in sugar beet taproot tissue. Plant Physiol. 81, 478-481.
- Yang Y.W., Newton R.J. und Miller F.R. (1990): Salinity tolerance in *Sorghum*. I. Whole plant response to sodium chloride in *S. bicolor* and *S. halepense*. Crop Sci. 30, 775-781.
- Yeo, A. R. (1983): Salinity resistance: Physiology and prices. Physiol. Plant. 58, 214-222.
- Yeo, A. (1998): Molecular biology of salt tolerance in the context of whole-plant physiology. J. Exp. Bot. 49, 915-929.
- Yeo A.R., Lee K.-S., Izard P., Boursier T.J. und Flowers T.J. (1991): Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). J. Exp. Bot. 42, 881-889.
- Zeevaart H.D. und Creelmann R.A. (1988): Metabolism and physiology of abscisic acid. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39, 439-473.
- Zhao K., Munns R., King R.W. (1991): Absciscic acid levels in NaCl-treated barley, cotton and saltbush. Aust. J. Plant Physiol. 18, 17-24.

Tab. A-1 Ertrag bei **Zuckerrüben** auf dem Standort III (Lehmboden) mit zunehmender Salzbelastung im Beregnungswasser; GW: Grundwasser (Ernte am 16.10.84).

Variante/Parameter	Bestandes- dichte (Rüben/m ²)	Ertrag pro Pflanze (in g)		Ertrag pro ha (in dt)	
		Rüben	Blätter	Rüben	Blätter
<u>Frischmasse:</u>					
GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	5,7	747,8	395,1	424,7	224,4
GW + 127 mg NaCl/l	7,3	954,8	352,7	698,4	258,0
GW + 415 mg NaCl/l	7,0	1007,0	406,1	708,6	285,8
GW + 830 mg NaCl/l	7,8	934,6	391,7	725,0	307,1
<u>Trockenmasse:</u>					
GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	5,7	173,7	52,0	98,7	29,5
GW + 127 mg NaCl/l	7,3	203,5	43,3	148,8	31,7
GW + 415 mg NaCl/l	7,0	223,0	45,7	156,9	32,2
GW + 830 mg NaCl/l	7,8	198,8	42,5	154,2	33,3

Tab. A-2 Ertrag bei **Zuckerrüben** auf dem Standort V (Sandboden) mit zunehmender Salzbelastung im Beregnungswasser; GW: Grundwasser (Ernte am 16.10.84).

Variante/Parameter	Bestandes- dichte (Rüben/m ²)	Ertrag pro Pflanze (in g)		Ertrag pro ha (in dt)	
		Rüben	Blätter	Rüben	Blätter
<u>Frischmasse:</u>					
GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	4,7	646,1	225,5	305,1	106,5
GW + 127 mg NaCl/l	4,4	677,9	254,7	298,1	112,0
GW + 415 mg NaCl/l	4,9	621,0	259,0	301,8	125,9
GW + 830 mg NaCl/l	2,5	627,8	255,7	159,7	65,1
GW + 1660 mg NaCl/l	4,8	529,8	272,1	255,1	131,0
<u>Trockenmasse:</u>					
GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	4,7	154,0	29,9	72,7	14,1
GW + 127 mg NaCl/l	4,4	166,7	32,5	73,3	14,3
GW + 415 mg NaCl/l	4,9	152,2	30,9	74,0	15,0
GW + 830 mg NaCl/l	2,5	157,0	30,0	39,9	7,6
GW + 1660 mg NaCl/l	4,8	126,6	29,4	60,9	14,2

Tab. A-3. Mineralstoffkonzentrationen in **Zuckerrüben** mit zunehmender Salzbelastung im Beregnungswasser, Lehm Boden - Standort III, Ernte am 16.10.84 (in mg/g Trockenmasse); GW: Grundwasser. Signifikante Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflanzen- zenteil	Variante	Konzentration an einzelnen Mineralstoffen (in mg/g)						
		N	P	Cl	Na	K	Ca	Mg
Sproß	GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	22,0 ± 1,5	2,5 ± 0,1	20,6 ± 1,4	35,5 ± 1,3	25,5 ± 0,7	12,5 ± 1,5	4,0 ± 0,4
	GW + 127 mg NaCl/l	20,4 ± 1,2	2,5 ± 0,1	29,6 ± 1,3***	38,4 ± 1,2***	24,5 ± 1,0*	13,2 ± 1,0	4,4 ± 0,2*
	GW + 415 mg NaCl/l	27,8 ± 0,8	3,3 ± 0,2***	40,2 ± 2,0***	44,9 ± 2,5***	31,5 ± 0,9***	15,5 ± 0,9***	4,7 ± 0,2***
	GW + 830 mg NaCl/l	23,0 ± 1,1	2,8 ± 0,1***	51,4 ± 3,4***	57,9 ± 2,9***	27,5 ± 1,2**	11,8 ± 0,9	3,7 ± 0,3
Rüben- körper	GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	5,2 ± 0,5	1,0 ± 0,1	0,5 ± 0,1	7,1 ± 0,7	5,4 ± 0,4	3,6 ± 0,6	1,1 ± 0,1
	GW + 127 mg NaCl/l	5,2 ± 0,1	1,0 ± 0,1	0,6 ± 0,1*	8,5 ± 0,8**	5,9 ± 0,8	3,8 ± 0,6	1,0 ± 0,1
	GW + 415 mg NaCl/l	6,0 ± 0,1	1,2 ± 0,1***	1,0 ± 0,2***	6,4 ± 0,4*	6,7 ± 0,9**	3,2 ± 0,7	1,6 ± 0,1***
	GW + 830 mg NaCl/l	5,2 ± 0,1	1,2 ± 0,1***	1,3 ± 0,3***	7,6 ± 1,2	6,8 ± 1,1**	3,0 ± 0,3*	1,2 ± 0,1*

Tab. A-4. Mineralstoffkonzentrationen in **Zuckerrüben** mit zunehmender Salzbelastung im Beregnungswasser; Sandboden - Standort V, Ernte am 16.10.84 (in mg/g Trockenmasse); GW: Grundwasser. Signifikante Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflan- zenteil	Variante	Konzentration an einzelnen Mineralstoffen (in mg/g)						
		N	P	Cl	Na	K	Ca	Mg
Sproß	GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	27,4 ± 0,8	3,2 ± 0,1	27,9 ± 1,0	20,7 ± 1,2	46,3 ± 1,8	15,1 ± 2,1	5,7 ± 0,6
	GW + 127 mg NaCl/l	33,8 ± 0,4	3,6 ± 0,1***	30,0 ± 1,8**	34,7 ± 1,3***	33,6 ± 1,9***	13,5 ± 0,8	6,0 ± 0,3
	GW + 415 mg NaCl/l	28,0 ± 1,6	3,6 ± 0,1***	42,9 ± 2,3***	55,5 ± 4,2***	29,5 ± 1,0***	12,0 ± 1,2**	4,8 ± 0,5**
	GW + 830 mg NaCl/l	31,8 ± 2,3	3,6 ± 0,1***	36,5 ± 1,9***	50,9 ± 1,1***	31,3 ± 1,1***	6,2 ± 0,4***	3,2 ± 0,2***
	GW + 1660 mg NaCl/l	25,8 ± 0,6	2,7 ± 0,1***	62,3 ± 5,1***	74,4 ± 4,3***	29,3 ± 3,1***	7,9 ± 0,3***	4,6 ± 0,2***
Rüben- körper	GW + 0 mg NaCl/l (Kontrolle)	6,7 ± 0,4	1,2 ± 0,03	0,8 ± 0,2	8,4 ± 0,7	10,9 ± 0,5	3,6 ± 0,4	1,8 ± 0,4
	GW + 127 mg NaCl/l	5,8 ± 0,2	1,5 ± 0,04***	0,8 ± 0,3	8,3 ± 1,1	9,2 ± 0,5***	3,2 ± 0,8	1,6 ± 0,3
	GW + 415 mg NaCl/l	7,0 ± 0,1	1,8 ± 0,09***	1,0 ± 0,2*	7,6 ± 0,9*	8,6 ± 0,8***	3,9 ± 1,0	1,2 ± 0,2**
	GW + 830 mg NaCl/l	7,2 ± 0,4	1,7 ± 0,07***	0,9 ± 0,2	8,3 ± 1,2	9,6 ± 0,7***	2,9 ± 0,6*	1,4 ± 0,5
	GW + 1660 mg NaCl/l	6,6 ± 0,6	1,8 ± 0,06***	1,4 ± 0,3***	10,2 ± 0,6***	10,1 ± 0,6**	2,7 ± 0,4***	1,7 ± 0,2

Tab. A-5. Ertrag (in g/Gefäß) bei **Zuckerrüben** nach der Trockenstreßperiode (Zwischen-
ernte am 10.7.86). Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle
angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Frischmasse:</u>				
Sproß	285,7 ± 41,2	231,8 ± 29,7**	296,0 ± 10,5	232,4 ± 20,3**
Rübenkörper	110,3 ± 15,0	94,8 ± 8,4*	113,5 ± 10,4	90,2 ± 8,8**
Gesamt	395,9 ± 35,5	326,6 ± 23,9**	409,5 ± 13,6	322,6 ± 23,6**
<u>Trockenmasse:</u>				
Sproß	35,9 ± 5,7	31,0 ± 4,3*	38,3 ± 1,5	31,7 ± 3,0
Rübenkörper	26,6 ± 4,0	23,0 ± 2,2	28,6 ± 2,9	24,1 ± 2,6
Gesamt	62,5 ± 4,9	54,0 ± 3,0**	66,8 ± 3,0	55,8 ± 4,3**

Tab. A-6. Ertrag (in g/Gefäß) bei **Zuckerrüben** am Ende der Vegetationsperiode (Ernte am
17.9.86). Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angege-
ben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Frischmasse:</u>				
Sproß	153,8 ± 22,1	150,3 ± 15,3	160,2 ± 22,7	168,1 ± 11,8
Rübenkörper	337,4 ± 26,3	313,6 ± 28,3	283,8 ± 14,9**	276,5 ± 13,8**
Gesamt	491,2 ± 44,7	463,8 ± 35,7	444,0 ± 34,1*	444,6 ± 13,6*
<u>Trockenmasse:</u>				
Sproß	23,4 ± 3,4	21,4 ± 2,2	22,4 ± 3,2	23,1 ± 1,6
Rübenkörper	73,1 ± 5,7	68,8 ± 6,2	70,8 ± 3,7	67,4 ± 3,4
Gesamt	96,6 ± 8,4	90,2 ± 7,1	93,2 ± 6,2	90,5 ± 3,0

Tab. A-7. Ertrag (in g/Gefäß) bei **Karotten** nach der Trockenstreßperiode (Zwischenernte am 31.7.86). Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Frischmasse:</u>				
Sproß	116,0 ± 8,2	97,7 ± 7,9**	74,6 ± 7,4***	71,8 ± 8,2***
Wurzel	78,4 ± 14,0	68,5 ± 11,3*	51,2 ± 7,4***	43,8 ± 8,1***
Gesamt	194,4 ± 15,2	166,2 ± 15,9**	125,8 ± 9,9***	115,6 ± 12,7***
<u>Trockenmasse:</u>				
Sproß	15,6 ± 1,1	13,8 ± 1,1*	11,9 ± 1,2***	11,3 ± 1,3***
Wurzel	9,6 ± 1,7	9,0 ± 1,5	8,0 ± 1,2*	7,3 ± 1,4***
Gesamt	25,2 ± 1,9	22,8 ± 2,1*	19,9 ± 1,6***	18,6 ± 2,1***

Tab. A-8. Ertrag (in g/Gefäß) bei **Karotten** am Ende der Vegetationsperiode (Ernte am 23.9.86). Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Frischmasse:</u>				
Sproß	135,4 ± 6,5	130,9 ± 7,6	73,8 ± 7,8***	78,1 ± 8,9***
Wurzel	457,9 ± 30,6	439,1 ± 56,7	160,8 ± 19,7***	144,1 ± 22,2***
Gesamt	593,3 ± 32,3	570,0 ± 53,4	234,6 ± 23,5***	222,2 ± 24,6***
<u>Trockenmasse:</u>				
Sproß	23,2 ± 1,1	22,0 ± 1,3	12,9 ± 1,4***	13,3 ± 1,5***
Wurzel	55,3 ± 3,7	55,8 ± 7,2	27,0 ± 3,3***	25,1 ± 3,9***
Gesamt	78,5 ± 4,0	77,8 ± 6,7	39,9 ± 4,0***	38,4 ± 4,3***

Tab. A-9. Ertrag (in g/Gefäß) bei **Sommerweizen** nach der Trockenstreßperiode (Zwischen-
ernte am 7.7.86). Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle
angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
<u>Frischmasse:</u>				
Ähren	35,5 ± 2,5	26,8 ± 1,7***	28,8 ± 2,0***	18,9 ± 2,6***
Sproß	103,0 ± 3,5	67,4 ± 2,5***	67,0 ± 2,2***	49,1 ± 3,3***
Gesamt	138,5 ± 2,0	94,2 ± 3,0***	95,7 ± 3,2***	68,0 ± 4,2***
<u>Trockenmasse:</u>				
Ähren	10,8 ± 0,8	8,3 ± 0,5***	9,6 ± 0,7**	5,9 ± 0,8***
Sproß	30,3 ± 1,0	22,1 ± 0,8***	20,7 ± 0,7***	17,3 ± 1,1***
Gesamt	41,1 ± 0,6	30,4 ± 1,0***	30,3 ± 1,0***	22,9 ± 1,4***

Tab. A-10. Korn- und Strohertrag (in g Trockenmasse/Gefäß) und weitere Ertragsparameter
bei **Sommerweizen** am Ende der Vegetationsperiode (Ernte am 22.8.86). Die sig-
nifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq$
5%, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Parameter	0 mg NaCl/l		1350 mg NaCl/l	
	Kontrolle	Trockenstreß	Salzstreß	Salz-/Trockenstreß
Kornertrag	30,35 ± 0,88	22,08 ± 1,95***	9,43 ± 0,83***	3,23 ± 0,93***
Strohertrag	27,98 ± 0,90	22,60 ± 0,64***	23,95 ± 0,22***	20,43 ± 0,65***
Körner/Ähre	29,02 ± 0,61	21,19 ± 1,77***	24,58 ± 1,29***	11,07 ± 3,07***
TKG	41,35 ± 1,56	41,10 ± 1,36	15,45 ± 1,52***	12,02 ± 2,90***
Korn : Stroh	1 : 0,92 ± 0,03	1 : 1,03 ± 0,08**	1 : 2,55 ± 0,23***	1 : 6,81 ± 2,07***

Tab. A-11. Mineralstoffkonzentrationen (in mg/g Trockenmasse) bei **Zuckerrüben**, Zwischenernte am Ende der Trockenstreßbehandlung am 10.7.86. Die signifikanten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflanzen- zenteil	Variante	Konzentration an einzelnen Mineralstoffen (in mg/g)						
		N	P	Cl	Na	K	Ca	Mg
Blatt- spreiten	Kontrolle	25,6 ± 1,6	5,8 ± 0,9	26,9 ± 2,0	5,7 ± 0,8	40,8 ± 2,3	26,8 ± 2,4	12,9 ± 1,1
	Trockenstreß	27,7 ± 0,6*	5,6 ± 0,2	25,8 ± 0,8	5,9 ± 0,8	40,2 ± 3,0	26,6 ± 3,7	12,2 ± 1,2
	Salzstreß	26,6 ± 1,4	5,3 ± 0,2	42,5 ± 2,2***	26,6 ± 2,2***	38,5 ± 1,5	22,1 ± 2,2**	12,4 ± 0,9
	Salz-/Trockenstreß	26,8 ± 0,8	4,4 ± 0,3***	54,1 ± 1,8***	29,0 ± 1,3***	45,3 ± 2,3**	25,7 ± 1,9	13,2 ± 0,4
Petiolen	Kontrolle	13,4 ± 1,0	3,0 ± 0,1	32,4 ± 3,1	4,3 ± 0,3	43,6 ± 2,7	17,2 ± 1,3	7,2 ± 0,3
	Trockenstreß	13,6 ± 0,7	3,0 ± 0,1	30,9 ± 2,6	4,1 ± 0,4	38,6 ± 1,6**	18,5 ± 1,8	7,1 ± 0,3
	Salzstreß	13,4 ± 0,7	3,8 ± 0,1***	53,8 ± 2,6***	20,7 ± 1,0***	52,2 ± 2,0***	14,9 ± 2,0**	5,2 ± 0,3***
	Salz-/Trockenstreß	14,9 ± 0,6*	3,8 ± 0,1***	59,7 ± 3,6***	20,8 ± 1,1***	54,6 ± 2,1***	15,7 ± 1,5	5,5 ± 0,3***
Sproß- Gesamt	Kontrolle	20,0 ± 0,5	4,5 ± 0,4	29,5 ± 0,6	5,1 ± 0,3	42,0 ± 1,0	22,4 ± 1,1	10,3 ± 0,6
	Trockenstreß	21,3 ± 0,3*	4,4 ± 0,1	28,1 ± 1,0	5,1 ± 0,3	39,2 ± 1,0**	22,9 ± 1,8	9,9 ± 0,6
	Salzstreß	20,6 ± 0,8	4,7 ± 0,1	47,6 ± 0,5***	24,0 ± 0,9***	44,6 ± 0,7***	18,9 ± 1,5**	9,2 ± 0,4*
	Salz-/Trockenstreß	21,5 ± 0,6**	4,2 ± 0,1**	56,7 ± 1,0***	25,4 ± 0,8***	49,4 ± 0,9***	20,9 ± 1,1	9,8 ± 0,2
Rüben- körper	Kontrolle	11,8 ± 0,4	3,3 ± 0,1	1,7 ± 0,4	0,9 ± 0,2	12,1 ± 0,6	5,2 ± 1,7	2,1 ± 0,2
	Trockenstreß	11,5 ± 0,4	2,8 ± 0,1**	1,4 ± 0,4	1,0 ± 0,2	8,4 ± 0,6***	3,3 ± 2,2*	1,7 ± 0,2*
	Salzstreß	10,6 ± 0,4*	3,2 ± 0,1**	2,9 ± 0,6***	3,3 ± 0,8***	9,8 ± 1,1**	5,1 ± 1,5	1,8 ± 0,3
	Salz-/Trockenstreß	12,0 ± 0,4	3,1 ± 0,1**	3,2 ± 0,6***	2,8 ± 0,5***	11,6 ± 0,9	4,2 ± 1,1	1,9 ± 0,2

Tab. A-12. Mineralstoffkonzentration (in mg/g Trockenmasse) der **Karotten**, Zwischenernte am Ende der Trockenstreßbehandlung am 29.7.86.
Die signifikantesten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflan- zenteil	Variante	Konzentration an einzelnen Mineralstoffen (in mg/g)						
		N	P	Cl	Na	K	Ca	Mg
Blatt- spreiten	Kontrolle	35,3 ± 0,9	4,2 ± 0,1	37,7 ± 1,4	4,4 ± 0,4	39,7 ± 1,7	18,6 ± 0,9	4,5 ± 0,2
	Trockenstreß	35,0 ± 0,2	3,9 ± 0,1**	38,4 ± 1,2	3,7 ± 0,5	40,4 ± 0,7	19,5 ± 0,8	4,4 ± 0,2
	Salzstreß	35,8 ± 0,3	4,0 ± 0,1**	47,3 ± 1,3***	12,8 ± 0,7***	31,0 ± 1,0***	17,5 ± 0,9	4,6 ± 0,2
	Salz-/Trockenstreß	34,7 ± 1,1	3,9 ± 0,1*	35,3 ± 0,9	16,2 ± 1,2***	34,0 ± 1,3***	16,4 ± 1,8**	5,1 ± 0,4**
Petiolen	Kontrolle	12,9 ± 0,8	3,6 ± 0,1	51,6 ± 2,1	4,0 ± 0,6	78,7 ± 2,1	15,5 ± 0,8	3,0 ± 0,3
	Trockenstreß	13,4 ± 0,6	3,5 ± 0,2	51,6 ± 1,8	3,4 ± 0,4	76,0 ± 1,1**	18,6 ± 1,8**	2,8 ± 0,2*
	Salzstreß	13,3 ± 0,8	3,7 ± 0,1	60,8 ± 1,9***	15,6 ± 0,7***	61,7 ± 2,0***	17,4 ± 1,5**	1,9 ± 0,1***
	Salz-/Trockenstreß	12,9 ± 0,1	3,5 ± 0,1	65,1 ± 2,5***	15,4 ± 0,6***	64,4 ± 0,7***	18,8 ± 1,0***	1,8 ± 0,1***
Sproß- Gesamt	Kontrolle	29,7 ± 0,7	4,0 ± 0,1	41,1 ± 1,1	4,3 ± 0,2	49,4 ± 1,2	17,8 ± 0,6	4,1 ± 0,2
	Trockenstreß	29,4 ± 0,3	3,8 ± 0,1***	41,8 ± 1,0	3,6 ± 0,4***	50,0 ± 1,2	19,2 ± 0,5***	3,9 ± 0,1*
	Salzstreß	29,5 ± 0,3	3,9 ± 0,1*	51,2 ± 0,8***	13,6 ± 0,6***	39,8 ± 0,7***	17,5 ± 0,5	3,8 ± 0,2**
	Salz-/Trockenstreß	29,1 ± 0,9	3,7 ± 0,1***	52,7 ± 1,1***	16,0 ± 0,9***	41,8 ± 1,0***	17,0 ± 1,3	4,2 ± 0,3
Wurzel	Kontrolle	15,5 ± 0,4	4,2 ± 0,1	11,6 ± 0,8	3,6 ± 0,6	31,4 ± 2,1	4,1 ± 0,3	1,5 ± 0,1
	Trockenstreß	14,9 ± 0,5	4,3 ± 0,0*	11,6 ± 0,7	4,1 ± 0,4	23,3 ± 1,0***	4,1 ± 0,4	1,6 ± 0,2
	Salzstreß	14,9 ± 1,6	4,7 ± 0,2***	20,7 ± 0,5***	11,0 ± 0,4***	20,2 ± 1,2***	3,0 ± 0,4***	1,3 ± 0,1*
	Salz-/Trockenstreß	17,7 ± 0,8**	5,0 ± 0,0***	21,7 ± 0,9***	10,3 ± 0,3***	21,9 ± 1,6***	2,7 ± 0,3***	1,4 ± 0,1

Tab. A-13. Mineralstoffkonzentration (in mg/g Trockenmasse) bei **Sommerweizen**, Zwischenernte am Ende der Trockenstreßbehandlung am 7.7.86. Die signifikantesten Unterschiede sind im Vergleich zur Kontrolle angegeben mit * $P \leq 5\%$, ** $P \leq 1\%$ und *** $P \leq 0,1\%$.

Pflan- zenteil	Variante	Konzentration an einzelnen Mineralstoffen (in mg/g)						
		N	P	Cl	Na	K	Ca	Mg
unreife Ähren	Kontrolle	21,7 ± 1,0	4,10 ± 0,3	1,4 ± 0,8	3,8 ± 1,0	10,8 ± 1,0	3,8 ± 1,7	0,6 ± 0,1
	Trockenstreß	25,2 ± 1,9*	4,22 ± 0,1	0,9 ± 0,4	3,2 ± 1,1	12,4 ± 0,4***	4,4 ± 1,4	0,5 ± 0,1
	Salzstreß	24,1 ± 1,5**	4,42 ± 0,2*	1,4 ± 0,2	3,3 ± 1,1	11,8 ± 0,9*	5,8 ± 3,3	0,4 ± 0,1**
	Salz-/Trockenstreß	31,5 ± 4,6***	5,11 ± 0,2***	4,4 ± 1,2***	5,1 ± 1,0*	13,4 ± 1,4***	4,2 ± 1,5	0,6 ± 0,1
2. jüngstes Blatt:	Kontrolle	38,9 ± 3,0	5,6 ± 0,1	26,0 ± 1,0	3,0 ± 0,6	37,2 ± 3,8	6,8 ± 0,4	1,0 ± 0,1
	Trockenstreß	32,6 ± 1,5**	5,4 ± 0,1***	26,6 ± 0,9	3,0 ± 0,4	37,5 ± 1,3	6,0 ± 0,3***	1,1 ± 0,1**
	Salzstreß	33,7 ± 1,0*	5,6 ± 0,1	54,8 ± 1,5***	12,0 ± 1,3***	55,8 ± 2,0***	7,3 ± 0,4*	1,3 ± 0,1***
	Salz-/Trockenstreß	28,8 ± 1,9***	5,2 ± 0,1***	67,1 ± 1,5***	16,1 ± 0,9***	56,4 ± 2,0***	9,6 ± 0,8***	1,7 ± 0,1***
übriger Sproß	Kontrolle	14,5 ± 3,1	3,6 ± 0,2	20,6 ± 3,1	2,8 ± 0,5	31,3 ± 3,8	4,4 ± 0,7	0,7 ± 0,1
	Trockenstreß	17,3 ± 1,4	3,8 ± 0,1**	25,6 ± 1,8**	2,8 ± 1,0	37,9 ± 1,6***	5,2 ± 0,4**	0,7 ± 0,1*
	Salzstreß	19,2 ± 1,4*	4,4 ± 0,2***	49,1 ± 1,7***	13,5 ± 1,9***	42,6 ± 2,1***	6,2 ± 0,3***	0,9 ± 0,1***
	Salz-/Trockenstreß	19,1 ± 1,1*	4,8 ± 0,1***	54,2 ± 1,2***	16,5 ± 1,3***	43,8 ± 1,5***	6,8 ± 0,3***	0,9 ± 0,1***

Danksagung

Herrn Prof. Dr. K. Neumann möchte ich für die Überlassung des interessanten Themas, für das mir entgegengebrachte Vertrauen sowie die stets gewährte Diskussionsbereitschaft und Unterstützung bei der Erstellung der vorliegenden Dissertation sehr herzlich danken.

Herrn Prof. Dr. Dr. hc K. Mengel danke ich sehr herzlich für die kritische Durchsicht der Arbeit, aber insbesondere für die wertvollen Anregungen und Ratschläge während der Schreibphase dieser Arbeit.

Herrn Prof. Dr. E. Weiler von der Ruhr-Universität Bochum danke ich für die Bereitstellung der monoklonalen Antikörper zur quantitativen Bestimmung der Phytohormone.

Herrn Dr. Bruno Pauler möchte ich ebenfalls herzlich danken, insbesondere für seine tatkräftige Unterstützung bei den radioaktiven Versuchen zur CO₂-Applikation, aber auch für seine stete Hilfsbereitschaft und sein kollegiales Verhalten, auf das ich immer zählen konnte.

Herrn Meffert danke ich für die technische Betreuung des Feldversuches im Hessischen Ried.

Auch möchte ich allen anderen Mitarbeitern der Abteilung Gewebekultur an dieser Stelle für die unterschiedlichsten Hilfestellungen und Ratschläge im Labor meinen Dank aussprechen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die zeitweilige finanzielle Unterstützung dieses Forschungsvorhabens.

Meinem Mann danke ich von ganzem Herzen für alle mir gewährte Unterstützung während der Schreibphase dieser Arbeit, insbesondere für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.