

Justus-Liebig-Universität Gießen
Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung I

und

Forschungsanstalt Geisenheim
Fachgebiet Gemüsebau

Quantifizierung des Wasserhaushalts von
Asparagus officinalis L. unter besonderer Berücksichtigung
von Trockenstress

Inaugural-D i s s e r t a t i o n
zur Erlangung des Grades eines Doktors der Agrarwissenschaften
des Fachbereiches Agrarwissenschaften, Ökotoxikologie und Umweltmanagement
der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von
Dipl.-Ing. agr. Jana Schaller

aus Freising

Gießen 2007

Erster Gutachter: Prof. Dr. B. Honermeier

Zweiter Gutachter: Prof. Dr. P.-J. Paschold

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Januar 2008

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	11
2	Wasserhaushalt von <i>Asparagus officinalis</i> L.	13
2.1	Botanik von <i>Asparagus officinalis</i>	13
2.2	Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum	13
2.3	Bodenmatrixpotenzial und Wasserpotenzial der Pflanze	14
2.3.1	Frühmorgendliches Wasserpotenzial	15
2.3.2	Diurnale Veränderung des Wasserpotenzials	15
2.4	Wassertransport durch die Sprossachsen	16
2.4.1	Anatomie und Struktur der Wassertransportgefäße	16
2.4.2	Auswirkung von Wassermangel auf den Wassertransport	18
2.4.2.1	Kavitationen und Embolien in Leitgefäßen	18
2.4.2.2	Anfälligkeit des Leitsystems von Spargel für Gasblockaden	19
2.4.2.3	Nachweis trockenheitsbedingter Embolieentwicklung	20
2.4.3	Wasser-relevante Einflussfaktoren auf den stomatären Öffnungsgrad	21
2.4.3.1	Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits zwischen Blatt und Luft auf den stomatären Öffnungsgrad	21
2.4.3.2	Einfluss von Wassermangel auf den stomatären Öffnungsgrad	21
2.4.4	H ₂ O und CO ₂ -Gasaustausch unter Wassermangel	22
2.4.4.1	Transpiration	23
2.4.4.2	Netto-CO ₂ -Assimilation	24
2.5	Auswirkung von Wassermangel auf Spargel	25
2.5.1	Beeinträchtigung von Wachstumsprozessen	25
2.5.2	Beeinträchtigung von physiologischen und stoffbildenden Prozessen der Photosynthese	26
2.6	Trockenstress	28
2.6.1	Pflanzliche Strategien und Reaktionen bei Trockenstress	28
2.6.2	Kriterien für den Nachweis von Trockenstress bei Spargel	30
3	Material und Methoden	33
3.1	Pflanzenmaterial und Kulturführung	33
3.1.1	<i>Asparagus officinalis</i> L. cv. Grolim und cv. Gijnlim	33
3.1.2	Morphologische Unterschiede zwischen 'Grolim' und 'Gijnlim'	33
3.1.3	Anzucht pflanzlichen Untersuchungsmaterials	34
3.1.4	Pflanzenauswahl für Trockenstress-Versuche	35
3.2	Mikroklima des Gewächshauses	35
3.3	Untersuchungsmethoden	38
3.3.1	Bestimmung der Bodensaugspannung und Bodenfeuchte des Substrats	38
3.3.2	Bestimmung der Trieb-Trockenmasse	38
3.3.3	Bestimmung des Xylem-Wasserpotenzials von Spargeltrieben	39
3.3.3.1	Prinzip der Druckbombenmethode nach SCHOLANDER	39
3.3.3.2	Messung des Trieb-Wasserpotenzials	39
3.3.4	Druck-Volumen-Analyse (PV-Kurven)	40
3.3.5	Hydraulische Leitfähigkeit	43
3.3.5.1	Messprinzip	43

3.3.5.2	Xylem-Anfälligkeitskurven	44
3.3.5.3	Pflanzenmaterial für die hydraulische Leitfähigkeits-Messung	45
3.3.5.4	Messprozedur der hydraulischen Leitfähigkeit	47
3.3.6	Gaswechsellmessung	50
3.3.6.1	Stomatäre Wasserdampfabgabe und CO ₂ -Aufnahme	50
3.3.6.2	Gaswechsellmess-System	50
3.3.6.3	Gaswechsel-Messmethode	51
3.3.7	Vermessen der Stomatalänge und -dichte	53
3.4	Statistische Auswertung	53
4	Ergebnisse	54
4.1	Wasserkapazität des Bodens	54
4.2	Wasserpotenzial von Boden und Pflanze	55
4.3	Druck-Volumen-Kurven	57
4.4	Hydraulische Leitfähigkeit	60
4.4.1	Triebigenschaften	60
4.4.2	Maximale Leitfähigkeit	60
4.4.3	Xylem-Anfälligkeitskurven	62
4.5	Gaswechsel	65
4.5.1	Einfluss des Messzeitpunkts in der Vegetationsperiode auf den Gaswechsel	65
4.5.2	Nachweis der photosynthetischen Limitierung durch Stomata	65
4.5.3	Auswirkung unterschiedlichen Wasserdampfdruckdefizits auf Gaswechsel	65
4.5.3.1	Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits auf die stomatäre Blattleitfähigkeit	66
4.5.3.2	Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits auf die Transpirationsrate	68
4.5.3.3	Einfluss der Sorte auf die Blattleitfähigkeit bei unterschiedlichem Wasserdampfdruckdefizit	69
4.5.3.4	Einfluss der Sorte auf die Netto-CO ₂ -Austauschrate bei unterschiedlichem Wasserdampfdruckdefizit	70
4.5.3.5	Einfluss der Sorte auf die Wasserausnutzung bei unterschiedlichem Wasserdampfdruckdefizit	71
4.5.4	Auswirkung der Bodentrockenheit auf den Gaswechsel	72
4.5.4.1	Zusammenhang zwischen Blattleitfähigkeit und frühmorgendlichem Trieb-Wasserpotenzial	72
4.5.4.2	Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Blattleitfähigkeit	73
4.5.4.3	Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Transpirationsrate	74
4.5.4.4	Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Netto-CO ₂ -Austauschrate	75
4.5.4.5	Einfluss zunehmender Bodentrockenheit auf die Wasserausnutzung	76
4.6	Charakteristik der Stomata: Sortendifferenzierung der Stomatadichte und stomatären Spaltlänge	77
4.7	Vergleich der Trockenstress-Reaktion von 'Gijnlim' und 'Grolim'	80
5	Diskussion	85
5.1	Wasserpotenzial von Boden und Pflanze	85
5.2	Relatives Wasserdefizit und Wasserpotenzial bei Turgorverlust	87
5.3	Hydraulische Leitfähigkeit	91

5.3.1	Maximale und spezifische hydraulische Leitfähigkeit	93
5.3.2	Embolieanfälligkeit des Spargels	96
5.4	Gaswechsel	100
5.4.1	Gaswechsel unter zunehmendem Sättigungsdefizit der Luft	102
5.4.2	Gaswechsel bei Bodentrockenheit	107
5.5	Morphologische Charakteristik von Spargel-Stomata	110
5.6	Unterschiede in der Trockenreaktion des Aufwuchses von 'Gijnlim' und 'Gro- lim'	112
5.6.1	Indizien für eine sortenspezifische Trockenstressanfälligkeit	112
5.6.2	Nachweis sortenspezifischer Trockenstress-Reaktionen	114
5.6.3	Bewertung der Wasserhaushaltsparameter und ihrer Schwellenwerte .	116
6	Fazit	122
7	Zusammenfassung	126
8	Summary	128
	Literaturverzeichnis	130
A	Anhang	141
A.1	Regressionsanalysen morphologischer Triebeigenschaften	141
A.2	Sättigungs-Wassergehalt in PV-Kurven	144
A.3	Wasserfiltrationsraten bei verschiedenen Drücken	144
A.4	Seitentriebmerkmale für die L_r -Messung	147
A.5	Korrelationsanalysen mit Einflussgrößen der stomatären Leitfähigkeit	148

Tabellenverzeichnis

3.1	Nährstoffzusammensetzung	34
3.2	Methoden für Xylem-Anfälligkeitskurven	46
4.1	L_{\max} u. L_{QS}	61
4.2	Bodensaugspannungsklassen	74
4.3	Stomata-Eigenschaften	78
4.4	Trockenstress-Parameter zur Sortenunterscheidung	80
A.1	absoluter Wassergehalt	144
A.2	Triebvermessungen von einjährigen Pflanzen 2005 und 2006	147
A.3	r für g_{H_2O} , J_{H_2O} , J_{CO_2} und KW, TM, VPD von 'Gijnlim'-Kurztrieben	148
A.4	r für g_{H_2O} , J_{H_2O} , J_{CO_2} und KW, TM, VPD von 'Grolim'-Kurztrieben	148
A.5	r zwischen g_{H_2O} u. VPD, bzw. Ψ_{Boden} von Spargel-Kurztrieben	149

Abbildungsverzeichnis

3.1	Lufttemperatur 2005 u. 2006	36
3.2	Globalstrahlung 2005 u. 2006	37
3.3	Relative Luftfeuchte 2005 u. 2006	37
3.4	Detailansicht der hydraulischen Leitfähigkeits-Messapparatur	47
3.5	Messapparatur der hydraulischen Leitfähigkeit von Spargel	48
4.1	pF-Kurve des Sandbodens von 15 l-Töpfen	54
4.2	Beziehung „frühmorgendliches Wasserpotenzial - Bodensaugspannung“	55
4.3	Beziehung „frühmorgendliches Wasserpotenzial - mittägliche Bodensaugspannung“	56
4.4	PV-Kurve von 'Gijnlim' im Frühjahr	58
4.5	PV-Kurve von 'Grolim' im Frühjahr	58
4.6	PV-Kurve von 'Gijnlim' im Sommer	59
4.7	PV-Kurve von 'Grolim' im Frühjahr	59
4.8	Xylem-Anfälligkeitskurve im Tagesverlauf	63
4.9	Xylem-Anfälligkeitskurve aus Raumtrocknungsversuchen	64
4.10	Xylem-Anfälligkeitskurve von frühmorgendlichen Trieben	64
4.11	Netto-Assimilationsrate und Blattleitfähigkeit von bewässerten Spargelpflanzen	66
4.12	Einfluss des VPDs auf die Blattleitfähigkeit bewässerter Spargelpflanzen	67
4.13	Einfluss des VPDs auf die Blattleitfähigkeit unbewässerter Spargelpflanzen	68
4.14	Transpirationsrate bei zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit	69
4.15	Stomatäre Blattleitfähigkeit bei zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit	70
4.16	Netto-CO ₂ -Austauschrage bei zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit	71
4.17	Wasserausnutzung bewässerter Spargelpflanzen bei unterschiedlichem VPD	72
4.18	Beziehung „Blattleitfähigkeit und frühmorgendliches Wasserpotenzial“	73
4.19	Blattleitfähigkeit unter zunehmender Bodentrockenheit	74
4.20	Transpiration unter zunehmender Bodentrockenheit	75
4.21	Netto-CO ₂ -Austauschrage (J_{CO_2}) mit abnehmender Bodenfeuchte	76
4.22	intrinsische Wasserausnutzung mit zunehmender Bodentrockenheit	77
4.23	Phyllokladien-Epidermis mit Stoma	78
4.24	Stoma von 'Grolim'	79
4.25	Stoma von 'Gijnlim'	79
5.1	Schwellenwerte für hPa und Wasserpotenzial aus Xylem-Anfälligkeitskurven, nach Methode 2	117
5.2	Bezug des Ψ_{xylem} bei Turgornullpunkt und bei 100% L_h -Verlust auf Bodenfeuchte	118
5.3	Blattleitfähigkeit und Ψ_{PD} mit L_h - u. TNP-Schwellenwerten	119
A.1	L_{QS} in Abhängigkeit von der ST-Position	141
A.2	L_{QS} in Abhängigkeit von der HT-Aufwuchsreihenfolge	142
A.3	A_Q zu l von 'Gijnlim'-Seitentrieben	142
A.4	A_Q zu l von 'Grolim'-Seitentrieben	143
A.5	A_Q und l von Spargel-Seitentrieben unterschiedlicher Herkunft	143
A.6	L_{akt} bei $\Delta p = 2,5 \text{ kPa}$	144

A.7 L_{akt} bei $\Delta p = 5\text{kPa}$ 145
A.8 L_{akt} bei $\Delta p = 7,5\text{kPa}$ 145
A.9 L_{akt} bei $\Delta p = 10\text{kPa}$ 146
A.10 L_{max} bei $\Delta p = 10\text{kPa}$ 146
A.11 L_{max} nach wiederholtem Spülvorgang 147

Abkürzungsverzeichnis

*	signifikant, Signifikanzniveau: $P \leq 0,05$	
**	hoch signifikant, Signifikanzniveau: $P \leq 0,01$	
***	höchst signifikant, Signifikanzniveau: $P \leq 0,001$	
Δ	Änderung	
$\Delta\chi$	Kohlendioxid-Molenbruchdifferenz	
$\Delta\omega$	Wasserdampf-Molenbruchdifferenz	
Δp	Druckdifferenz zwischen den Enden des Transportweges	[kPa]
$\eta_{\text{H}_2\text{O}\backslash 20^\circ\text{C}}$	Viskositätskonstante von H_2O bei 20°C	$[10^{-3} \text{ Pa s}]$
Ψ	Wasserpotenzial	[MPa]
Ψ_{xylem}	Xylem-Wasserpotenzial	[MPa]
Ψ_{PD}	Wasserpotenzial morgens vor Sonnenaufgang <i>predawn water potential</i>	[MPa]
Ψ_{Boden}	Bodenmatrixpotenzial	[hPa]
Ψ_{p}	hydrostatisches Druckpotenzial	[MPa]
Ψ_{II}	osmotisches Potenzial	[MPa]
A	Blattfläche	$[\text{m}^2]$
A_{Q}	Triebquerschnittsfläche	$[\text{mm}^2]$
CaCl	Kalziumchlorid	
cv.	Sorte (<i>cultivar</i>)	
f	molare Durchflussrate	$[\mu\text{mol s}^{-1}]$
FM	Frischmasse	[g]
$g_{\text{H}_2\text{O}}$	stomatäre Blattleitfähigkeit	$[\text{mmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}]$
Gro	Sorte Grolim	
Gij	Sorte Gijnlim	
GS	Globalstrahlung	$[\text{W m}^{-2}]$
hPa	Hektopascal	
HT	Haupttrieb	
J	Volumenstrom	$[\text{m}^3 \text{ s}^{-1}]$
J_{CO_2}	Netto- CO_2 -Austauschrate	$[\mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}]$
$J_{\text{H}_2\text{O}}$	Transpirationsrate	$[\text{mmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}]$
k	hydraulischer Leitwert	
KW	Kalenderwoche	
l	Länge des Triebstückes	[m]
L_{h}	hydraulische Leitfähigkeit	$[\text{m}^4 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}]$
L_{theo}	theoretische hydraulische Leitfähigkeit	$[\text{m}^4 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}]$
L_{QS}	querschnittsflächenspezifische hydraulische Leitfähigkeit	$[\text{m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}]$
MPa	Megapascal	

ABKÜRZUNGEN

MgO	Magnesiumoxid	
n	Anzahl	
N	Stickstoff	
NA	Daten nicht verfügbar (<i>not available</i>)	
NO ₃	Nitrat	
NH ₄	Ammonium	
ns	nicht signifikant	P>0,05
P	Irrtumswahrscheinlichkeit	
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung, Strahlungsintensität	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
pF	Beziehung zwischen Wasserspannung und Wassergehalt	[log hPa]
PPFD	photosynthetische aktive Photonenflußdichte	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
PV	Druck-Volumen	
QS	Querschnittsfläche an der Basis von Seitentrieben	[mm ²]
r	<i>Pearson</i> 'sche Korrelationskoeffizient	
Regr.	Regressionsfunktion	
RWD	relatives Wasserdefizit	[%]
RWG	relativer Wassergehalt	[%]
SM	Sättigungsmasse	[g]
SPAC	Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum <i>soil-plant-atmosphere-continuum</i>	
ST	Seitentrieb	
TM	Trockenmasse	[g]
VPD ¹	Wasserdampfdruckdefizit zwischen Blatt und Luft <i>leaf-to-air-vapour pressure deficit</i>	[Pa kPa ⁻¹]
WUE	Wasserausnutzung ($J_{\text{CO}_2} J_{\text{H}_2\text{O}}^{-1}$)	[$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$]

¹Abkürzung für VPD_{leaf-air}; entspricht hier $\Delta\omega$

1 Einleitung

Bleichspargel (*Asparagus officinalis* L.) erfreut sich europaweit großer Beliebtheit als saisonales Gemüse. In Deutschland ist es flächenmäßig mit über 21800 ha die wichtigste Gemüseart im Anbau (Koch, 2007). Sein Marktanteil am Erlös deutscher Erzeugermärkte für Gemüse betrug 2005 über 9 % (Behr, 2007) und der Verkaufsgewinn belief sich auf 48 Mio € (Behr, 2007). Während für Gemüse der Freilandanbau rückläufig ist, nimmt dieser für Spargel zu (Behr, 2007). Grund dafür ist die wirtschaftliche Rentabilität, die trotz hoher Produktionskosten auf hohen Erlösen basiert. Die Besonderheit für den Spargelabsatz liegt vor allem im Direktverkauf und in regionalen Märkten, wo hohe Preise erzielt werden können. Allerdings muss dazu eine sehr hohe Produktqualität angeboten werden. Um diese Qualitätsansprüche zu erfüllen, sind hohe Anforderungen an die Anbaumaßnahmen und an die Nachernte zu stellen.

Vor der Inkulturnahme betreffen die wesentlichen Entscheidungen die Standort- und Sortenwahl. Die Kulturführung von Spargel betrifft im Gegensatz zu den meisten Gemüsearten nicht das Ernteprodukt selbst. Sie beginnt wesentlich nach Ernteabschluss mit dem Aufwuchs der oberirdischen Triebe. Neben den phytosanitären Pflegemaßnahmen und der Nährstoffversorgung sind hohe Ansprüche an die Wasserversorgung zu erfüllen. Spargel zählt zwar zu den Wurzelsukkulenten mit Speicherorgan und gilt somit als trockenstresstolerant (Walter, 1979). Allerdings wird die Pflanze meist auf wenig speicherfähigen Sandböden angebaut. Wesentlich für den Sprossertrag ist die Förderung des Wachstums von assimilierendem Spargelkraut während der Vegetationsperiode. Die Menge an produzierten Assimilaten und in Speicherwurzeln und Rhizom überdauernden Reservekohlenhydrate sind entscheidend für den Stangenaustrieb im folgendem Frühjahr (Ernst & Krug, 1998). Die damit verbundene Höhe des Sprossertrags kann wesentlich durch den Einsatz einer Bewässerung gefördert werden (Hartmann, 1981; Paschold & Mayer, 2005; Paschold, 2006).

Unter ökonomischen und ökologischen Gesichtspunkten stellt die Wasserversorgung des Bestands eine Herausforderung an die Anbauer dar. Mit zunehmender sommerlicher Wasserknappheit (IPPC, 2001) und dem damit verbundenen Preisanstieg für die natürliche Ressource muss der Einsatz von Bewässerung stärker an objektive Kriterien gebunden werden. Das effizienteste Entscheidungskriterium für die gezielte Wassergabe stellt der Wasserbedarf der Pflanze selbst dar.

Der Wasserbedarf von Spargelpflanzen ist optisch am pflanzlichen Habitus kaum festzustellen. Mangelsymptome treten erst sehr spät auf und zunächst nur an jungen Trieben. Ist eine Welke oder das Absterben junger Triebe sichtbar, sind bereits irreversible Schäden durch Trockenstress eingetreten. Diese haben Ertragseinbußen durch verminderte Qualität

und Quantität zur Folge (Hartmann, 1981; Wilcox-Lee, 1987; Drost & Wilcox-Lee, 1990, 1997a; Paschold & Mayer, 2005). Um Wassermangel im Anbau zu vermeiden muss bewässert werden, bevor Trockenstress in der Pflanze einsetzt.

Ziel dieser Arbeit ist die frühzeitige Identifizierung von beginnendem Wassermangel im Spargel auf pflanzenphysiologischer Ebene. Der pflanzliche Stoffwechsel als Untersuchungsobjekt für Trockenstress zeichnet sich besonders durch die Eigenschaft aus, dass die ersten Reaktionen auf Veränderungen der Wasserverfügbarkeit darin auftreten (Hsiao, 1973). So werden in den vorliegenden Untersuchungen pflanzeninterne hydraulische Parameter als wichtige Prozesse des Stoffwechsels gemessen, die eine Einschränkung des Wasserhaushalts durch Trockenheit aufzeigen können. Mit der Erfassung von pflanzlichem Wasserstatus, Wassertransport in den Trieben und stomatärem Gaswechsel während abnehmender Wasserversorgung soll geprüft werden, ob daraus präventive Maßnahmen gegen Trockenstress abgeleitet werden können. Für diese Studie sind zwei in Deutschland wirtschaftlich wichtigen Bleichspargelsorten herangezogen worden. Für die Sorten Gijnlim und Grolim kann in der Praxis eine unterschiedliche Anfälligkeit für Trockenstress beobachtet werden¹. Pflanzen von 'Gijnlim' zeigen unter Wassermangel frühzeitiger Trockenstresssymptome als von 'Grolim' (Paschold, 2006). Dieser Sortenunterschied in der Anbaupraxis kann auf einer genetisch sortenunterschiedlichen Anfälligkeit für Trockenstress beruhen. Es wird die Arbeitshypothese aufgestellt, dass sich die Sorten Gijnlim und Grolim in hydro-physiologischen oder morphologischen Merkmalen derart unterscheiden, dass diese die beobachtete höhere Empfindlichkeit für Wassermangel von 'Gijnlim' erklären können. Die Untersuchungen des Wasserhaushalts während zunehmender Trockenheit sollen ein mögliches sortenspezifisches Verhalten aufklären und damit eventuelle genetische Vor- oder Nachteile hinsichtlich Trockenstressvermeidung oder -toleranz aufdecken.

¹mündliche Mitteilung Paschold 2004

2 Wasserhaushalt von *Asparagus officinalis* L.

2.1 Botanik von *Asparagus officinalis*

Spargel ist eine weit verbreitete euro-sibirische kontinentale Pflanze (Meusel et al., 1965). Mit seinem unterirdischen Speicherorgan wird er zu den Wurzelsukkulenten gezählt (Walter, 1979). *Asparagus officinalis* L. gehört in die Klasse der Monokotyledonae zu der Ordnung der Asparagales und der Familie der Asparagaceae. Pflanzen dieser Klasse fehlt die Eigenschaft des sekundären Dickenwachstums. Die Zellstreckung beginnt erst in den unteren Bereichen der Triebe, die Triebspitze ist immer noch embryonal, wenn die Basis bereits ausgereift ist (Blasberg, 1932). Der aufrechte kahle Spross dieser Staude bildet in den Achseln von Schuppenblättern Seitensprosse. An diesen Blattachseln werden büschelartige Kurztriebe, die Phyllokladien gebildet. Diese nadelförmigen Gebilde mit annähernd kreisförmigem Querschnitt stellen die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane der Pflanze dar.

2.2 Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum

Der Wasserhaushalt von Spargel ist definiert durch die Beziehung der Pflanze zu ihrer Umwelt, in welcher der Boden die Quelle und die Atmosphäre die Senke für das Wasser darstellt. Dieses System wird als Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum (soil-plant-atmosphere-continuum, SPAC) bezeichnet und beschreibt die Strecke, welche jedes Wassermolekül im Wasserstrom durch die Pflanze zurücklegt (Lösch, 2003). Der Wasserstrom im SPAC ist geprägt von hohen Wasserpotenzialgradienten zwischen Boden und Atmosphäre. Dabei bilden Pflanzen die Schnittstelle in dem steilen Gradienten von Stoff- und Energieaustausch (Lösch & Schulze, 1994). Das Potenzialgefälle im Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum ist der Motor für den Wassertransport durch die Pflanze. Der Wasserstrom muss darin eine Reihe von Strömungswiderständen passieren.

Die ersten Widerstände treten im Übergang zwischen Boden und Wurzel auf, gefolgt von Widerständen in der Wurzelrinde-Endodermis-Passage. In den Leitbahnen der Sprosse kommt neben den Reibungswiderständen in den Xylemgefäßen das zu überwindende Gravitationspotenzial hinzu. Der größte Widerstand im Transportweg liegt im Grenzbereich zwischen den Interzellularen der Phyllokladien - den Assimilationsorganen des Spargels - und der Atmosphäre. Darin findet der Phasenübergang von flüssigem zu gasförmigem Wasser statt. Wasserdampf wird vom Blattinneren in die nicht wasserdampfgesättigte Um-

gebungsluft abgegeben. Die letzten Barrieren im SPAC stellen die Wasserdampf-Passage durch die Kutikula und wesentlich durch die Spaltöffnungen dar. Nach dem Durchtritt durch die laminare Grenzschicht an der Phyllokladienoberfläche ist der Energie verbrauchende Wassertransport durch die Pflanze abgeschlossen.

Die Potenzialgradienten und Widerstände entlang des SPAC-Weges können für die einzelnen Kompartimentstrecken aufgeteilt werden. So kann dieses SPAC-Konzept nach Slatyer und Taylor (1960) mit der Wasserpotenzial-Terminologie für die Quantifizierung des Wasserhaushalts von *Asparagus officinalis* L. eingesetzt werden.

2.3 Bodenmatrixpotenzial und Wasserpotenzial der Pflanze

Die Größe „Wasserpotenzial“ (Ψ) dient zur Angabe von Bewegungen und Zuständen des Wassers. Wasser fließt vom höheren zum niedrigeren Potenzial. In der Pflanze setzt sich das Wasserpotenzial aus dem hydrostatischen Druck (Ψ_p) und dem osmotischen Druck (Ψ_{π}) zusammen (Gl. 2.1).

$$\Psi = (-)\Psi_{\pi} + (+)\Psi_p \quad (2.1)$$

Das Druckpotenzial besitzt ein positives Vorzeichen, da es die Eigenschaft besitzt, Wassermoleküle fort zu bewegen. Die mit Ψ_{π} gekennzeichnete Kraft der wässrigen Lösung tendiert dazu, Wassermoleküle festzuhalten und trägt daher ein negatives Vorzeichen. Eine transpirationsbedingte Wasserabgabe bewirkt einen Turgorverlust des Mesophylls, welcher ein Absinken („Negativ-Werden“) des Wasserpotenzials nach sich zieht. Mit Ψ kann somit der Wasserversorgungszustand des gesamten pflanzlichen Gewebes quantifiziert werden.

Für die Wasseraufnahme der Faserwurzeln des Spargels muß dem Wasserdiffusionswiderstand bzw. der Wasserpotenzialgradienten zwischen Boden und Pflanze entgegengewirkt werden. Die Höhe der aufzuwendenden Zugspannung ist bestimmt durch die Wasserrückhaltecharakteristik und den Wassergehalt des Bodens.

Für Pflanzen ist nicht der gesamte Wassergehalt des Bodens verfügbar. Die Höhe des nutzbaren Wasseranteils hängt u.a. stark von den kapillaren Bindungskräften in den Bodenporen bzw. der Quellung von Tonmineralen ab. So weist ein Sandboden mit wenig quellfähigen Mineralen und hohem Anteil von Grobporen ein geringeres Wasserrückhaltevermögen auf als Böden mit hohem Schluff- und Tonanteil. Folglich ist nicht der volumetrische Wassergehalt des Bodens bedeutsam für die Wasseraufnahmefähigkeit der Pflanzen, sondern der energetische Aufwand, mit dem das Wasser von der Bodenmatrix gelöst werden muss. Die Wassersaugspannung des Bodens wird als Bodenmatrixpotenzial (Ψ_{Boden}) [hPa] bestimmt und wird negativ notiert. Zur Wasseraufnahme müssen Pflanzen an der Phase zwischen Boden und Wurzel einen, dem Ψ_{Boden} entgegen gerichteten, Saugdruck erzeugen. Dessen Höhe hängt von den osmotischen Verhältnissen und dem Ausmaß der Transpiration der Pflanzen ab (Lösch, 2003). Die Saugspannung in der Pflanze ist somit bestimmt durch das

Wasserpotenzial des pflanzlichen Gewebes.

2.3.1 Frühmorgendliches Wasserpotenzial

Im nicht transpirierenden Zustand der Pflanzen herrscht theoretisch ein Gleichgewicht zwischen dem Bodenmatrixpotenzial und dem Gesamtwasserpotenzial der Pflanze (Ψ). Havranek und Benecke (1978) wiesen den Einfluss des Bodenmatrixpotenzials auf das Ψ im Gleichgewichtszustand unter konstanten, nahezu optimalen Bedingungen nach. Dabei lag das Equilibrium-Wasserpotenzial der Pflanzen meist etwas niedriger als das Equilibrium-Bodenmatrixpotenzial (Havranek & Benecke, 1978). Während kühler feuchter Nächte kommt das pflanzliche Wasserpotenzial mit dem Bodenmatrixpotenzial weitgehend ins Gleichgewicht, so dass in der Morgendämmerung ein nennenswerter Wasserpotenzialgradient zwischen Boden und Pflanze fehlt. Frühmorgendliches Wasserpotenzial (Ψ_{PD}) ergibt demnach das Gleichgewichts-Wasserpotenzial, welches die Wasserversorgungssituation des Standortes zum Messzeitpunkt charakterisiert. Sinkt das Bodenmatrixpotenzial in den Bereich des nicht mehr pflanzenverfügbaren Wasseranteils, so fehlt den Pflanzen die Möglichkeit, die täglichen Wasserverluste durch Transpiration auszugleichen. Als Folge steigt Ψ bis zur Morgendämmerung nicht mehr bis nahezu Null an, sondern sinkt mit zunehmender Bodentrockenheit weiter ab. So kann mit Ψ_{PD} die Trockenheitsbelastung der Pflanze in Abhängigkeit von der Bodenwasserversorgung beurteilt werden (Lösch, 2003).

2.3.2 Diurnale Veränderung des Wasserpotenzials

Die im Tagesverlauf zunehmende Trockenheit der Luft bewirkt Wasserverluste in den Blättern bzw. Phyllokladien, die nicht völlig kompensiert werden können. Als Folge sinkt Ψ . Der Turgordruck des Assimilationsgewebes reduziert sich unter hoher Verdunstung bis zum Welkepunkt (Lösch, 2003). So kann das Wasserpotenzial transpirierender Pflanzen im Tagesgang starken Schwankungen unterliegen. Diese Schwankungen sind für isohydrische und anisohydrische Spezies unterschiedlich (Tardieu & Simonneau, 1998). Während isohydrische (hydrostabile) Pflanzenarten ihr osmotisches Potenzial und damit ihr Gewebewasser im Tagesgang auch bei Lufttrockenheit konstant halten, weisen anisohydrische Spezies zum Teil starke Schwankungen dieser Parameter auf (Berger-Landefeldt, 1936; Lösch, 2003). Das Aufrechterhalten eines nahezu konstanten Wasserpotenzials wird meist durch eine empfindliche Regelung der Wasserumsätze isohydrischer Arten gewährleistet. Anisohydrische Pflanzen verfolgen die Strategie, den Gasaustausch mit der Umgebungsluft wenig einzuschränken, und dabei erhebliche Verminderungen des Druckpotenzials von pflanzlichem Gewebe im Tagesverlauf in Kauf zu nehmen. Ein weiteres Charakteristikum von isohydrischen Pflanzen ist die Interaktion von hydraulischen und chemischen Signalen, während anisohydrische Pflanzen keine Interaktion aufweisen (Tardieu & Simonneau, 1998). *Asparagus officinalis* L. zeigt in Experimenten mit unterschiedlichen Sorten einen

klaren Tagesgang des pflanzlichen Wasserpotenzials (Drost & Wilcox-Lee, 1990; Schmid, unveröffentlicht) und in physiologischen Eigenschaften der Photosynthese (Sawada et al., 1962; Guo et al., 2002) und wird von der Autorin den anisohydrischen Arten zugeordnet.

2.4 Wassertransport durch die Sprossachsen

Wasser wird in der Pflanze in kurzen Distanzen von Zelle zu Zelle und in langen Distanzen durch die Wasserleitbahnen des Xylems befördert. Dabei wird das Wasser im SPAC apikalwärts gesaugt. Die Wasserleitung im Xylem erfolgt hauptsächlich als Massenströmung im Gefäßlumen (Larcher, 1994). Der Wasserfernttransport in höheren Pflanzen erfolgt nach der Kohäsionstheorie (Dixon, 1914; Tyree, 1999), ausgelöst durch die evaporative Wasserdampfabgabe aus dem Blattinneren in die Atmosphäre bei der Transpiration (Pickard, 1981). Der entstehende Wasserverlust löst eine ausreichend starke Zugspannung über das Blattmesophyll auf das kohäsive Apoplastenwasser aus, so dass der aufwärts gerichtete Wassertransport vor allem in den Leitelementen des Xylems ermöglicht wird. Dieses negative Wasserpotenzial in einer transpirierenden Pflanze bedingt zudem die Wasseraufnahme der Wurzeln aus dem Boden. Die Kohäsion verleiht dem Xylemsaft eine beachtliche Stabilität gegenüber der Zugspannung. Bei unbehinderter Wasseraufnahme nimmt die Geschwindigkeit des Xylemstroms mit der Transpirationsintensität zu. Dabei ist die Menge und die Geschwindigkeit an geleitetem Wasser abhängig von spezifischen Eigenschaften des Wasserleitsystems. Dazu zählen die Leitfläche, Leitungswiderstände und der physiologische Zustand der Pflanze. Die maximale Durchflussleistung des Transpirationsstroms hängt vom Pflanzentyp und von der anatomischen Ausstattung der Gefäße ab. Der gegenwärtige aktuelle (möglicherweise eingeschränkte) Wasserstrom ist zusätzlich von der Wasserversorgung des pflanzlichen Gewebes abhängig.

Zur Quantifizierung des Wasserstroms durch die Leitbahnen von Trieben werden Kenngrößen für die Wasserleitfähigkeit von Trieben herangezogen, welche keiner Kenntnis über die anatomische Ausgestaltung des Xylems bedürfen. Eine Kenngröße für den axialen Ferntransport von Wasser ist die hydraulische Wasserleitfähigkeit von Sprossen und Zweigen. Seit Sperry et al. (1988) ist diese empirisch für Triebsegmente zu bestimmen. Anhand der hydraulischen Leitfähigkeit können sowohl Vergleiche der maximalen Transportleistung für Pflanzenarten oder Sorten angestellt werden, als auch eine limitierte Transportleistung unter verschiedenen determinierenden exogenen und endogenen Bedingungen (Sperry & Tyree, 1990; Sperry et al., 1993). Solche endogenen Bedingungen können einer art- oder sortenspezifischen Ausgestaltung der Wassertransportsysteme zu Grunde liegen.

2.4.1 Anatomie und Struktur der Wassertransportgefäße

Die hydraulische Architektur von *Asparagus officinalis* L. ist noch weitgehend unerforscht. Vertiefte Kenntnisse über die Ausgestaltung des Wasserleitsystems sind für das Verständ-

nis und Erklärung der Abläufe im Wassertransport unabdingbar. *Asparagus officinalis* L. besitzt als krautige monokotyle Pflanze Leitsysteme aus zahlreichen zerstreuten Gefäßbündeln (Heyes & Christopher, 2003). Diese Leitbündel sind offen kollateral und von einer dickwandigen Sklerenchymscheide umschlossen (Esau, 1969). Das für Monokotyledonen typische Leitbündelsystem besteht aus einem inneren und einem äußeren System, wobei das äußere aus nicht-leitenden Faserbündeln besteht. Diese peripheren Leitbahnen aus lang gestreckten englumigen und lignifizierten Zellen bilden für den einkeimblättrigen Spargel das Stützgewebe. Das Stängelzentrum von Spargeltrieben ist leitbündelfrei (Esau, 1969; Hartmann, 1989).

Das zentrale Leitsystem des Spargels besteht aus vielen Gefäßbündeln unterschiedlicher Größen. Die Größe der Leitbündel nimmt vom äußeren Bereich zum Zentrum des Sprosses zu (Webb, 2007). Die Leitbündel setzen sich aus dem Protoxylem, bestehend aus vielen, engen Leitbahnen, und dem Metaxylem mit großlumigen Zellen zusammen (Heyes & Christopher, 2003). Jedes Leitbündel von Einkeimblättrigen zeigt in Längsrichtung des Stammes einen undulierenden Verlauf (Zimmermann, 1973). Alle Leitbündel in der Achse sind durch Querverbindungen miteinander vernetzt. Die Leitbündel des Metaxylems sind in Längsrichtung meist unverzweigt, während die Leitbündel im Protoxylem öfter in ein laterales Achsenleitbündel abzweigen. Für den peripheren Wasserstrom führen Leitbahnen des Protoxylems vom Spross zu lateralen Trieben und zu den Blättern (Zimmermann, 1973). Das Metaxylem ist für den vertikalen Wassertransport im Spross verantwortlich.

Tracheiden

Der Wasserstrom bewegt sich in zwei Typen von Leitbahnelementen, den Tracheen und den Tracheiden. Tracheiden sind englumige Einzelzellen mit spitzwinklig-schrägstehenden, getüpfelten Endwänden, über die sie mit den in Längsrichtung benachbarten Tracheiden verbunden sind (Strasburger et al., 1991). Der quer gerichtete Wasserstrom entlang der Tracheiden erfolgt nicht durch Diffusion, sondern wird durch die Poren von Hoftüpfeln transportiert (Heyes & Christopher, 2003). Die Tüpfel zwischen den Leitbahnen wirken wie Ventile, die einen Wasserfluss von einer Tracheide in die andere ermöglichen, das Eindringen von Luft in den Transpirationsstrom verhindern (Dixon, 1914). Die kurzen Röhren besitzen einen geringen Lumendurchmesser von maximal $80\mu\text{m}$ im Gegensatz zu Tracheen mit maximal $500\mu\text{m}$ (Sperry, 2003). Aufgrund dieser Eigenschaften herrscht in der trachealen Zellreihe ein relativ hoher Strömungswiderstand und der Wasserstrom ist im Gegensatz zu Tracheen gering. Tracheiden übernehmen somit vermutlich die laterale und Kurzstrecken-Wasserversorgung. Tracheiden weisen lignifizierte Zellwände auf und besitzen eine erhöhte Kompressionsstabilität. Zum Schutz gegen mechanischen Stress sind die leitenden Tracheiden in die nicht-leitenden Sklerenchymfasern eingebettet (Hartmann, 1989; Vincent & Jeronimidis, 1991). Diese Eigenschaft gewährleistet Spargelpflanzen ohne sekundäres Dickenwachstum eine Stabilität der Sprosse und Seitentriebe.

Tracheen

Tracheen besitzen größere Lumina-Durchmesser, sind länger und besitzen eine geringere Kompartimentierung als Tracheiden (Zimmermann, 1983). Somit setzen sie dem Wasserstrom nur geringe Widerstände entgegen. Ihre Enden sind offen und grenzen mit durchbrochenen Endwänden, den sog. Perforationsplatten, an anschließende Tracheen. So bilden einzelne Zellen ein langes Gefäß, das einer nahezu durchgehenden Kapillare entspricht (Lösch, 2003). Der theoretische Wasserstrom durch eine Kapillare ist beschrieben im *Hagen-Poiseuille* 'schem Gesetz (Gl. 3.8, S. 44). Nach diesem nimmt der laminare Wasserfluss mit der vierten Potenz der Gefäßdurchmessers zu. Demnach haben Tracheen pro Leitbahnfläche eine viel höhere hydraulische Leitfähigkeit als Tracheiden und dienen somit dem Langstreckentransport des Xylemsaftes (Sperry, 2003). Die mit der Kapillarität der Tracheen zusammenhängenden Adhäsions- und Kohäsionskräfte der Wassermoleküle bewirken einen hydrostatischen Druckgradienten von $0,005 - 0,01 \text{ MPa m}^{-1}$ im Gefäß (Lösch, 2003). Dieser ermöglicht den für die Evaporation der Phyllokladien erforderlichen Wasserferntransport von der Wurzel bis zur Triebspitze durch lange Sprosse.

In Spargelsprossen sind Tracheen die größten Leitelemente des Xylems. In aktiven Trieben wird ihnen die Rolle des Hauptversorgers von Wasser und gelösten Stoffen zugeschrieben (Heyes & Christopher, 2003).

2.4.2 Auswirkung von Wassermangel auf den Wassertransport

2.4.2.1 Kavitationen und Embolien in Leitgefäßen

Wasser in Xylemleitbahnen ist metastabil, solange die Zugspannung unterhalb des atmosphärischen Druckes ($\ll 1 \text{ bar}$) bleibt (Oertli, 1971). Diese metastabilen Bedingungen werden durch die Kohäsion zwischen den Wassermolekülen und durch die Adhäsion des Wassers zu den Xylemzellwänden aufrecht erhalten (Tyree, 1999). Unter guter Wasserversorgung kann die Zugspannung in den Leitbahnen nicht unterschritten werden und folglich der leitende Wasserfaden nicht reißen. Die kleinen Porendurchmesser in den Zellwänden und die darin herrschenden Kapillarkräfte, erzeugt durch die Oberflächenspannung des Wassers, verhindern die Passage von Luft von einem Gefäß zum anderen. Wird allerdings die Zugspannung im Gefäß aufgrund veränderter Zustände der Flüssigkeit und der Xylemwände weiter abgesenkt, kann die kontinuierliche Wassersäule rasch durchbrochen werden (Pickard, 1981; Zimmermann, 1983; Tyree, 1999). Dieses Ereignis wird als Kavitation bezeichnet, bei dem es sich um die anfängliche Bildung eines Gasbläschens handelt. Verdampfen in diesem Leitelement weitere Wassermoleküle, wodurch Luft aus benachbarten Zellen einströmt und sich ein vollständig gasgefüllter Raum in der Zelle bildet, spricht man von einer Embolie (Zimmermann, 1983). Ein Kavitationsereignis führt unwillkürlich zu einer Disfunktion des Gefäßes (Tyree, 1999).

Die Entstehung von Kavitationen und Embolien im Xylem höherer Pflanzen ist mit der *air-seeding*-Hypothese nach Zimmermann (1983) erklärbar. Nach dieser bewirkt eine bestimmte Wasserpotenzialdifferenz zwischen einem kavitierten Gefäß, in dem ein atmosphärischer Druck herrscht, und einem noch leitenden benachbarten Gefäß, in dem der Transpirationssog einen Unterdruck erzeugt, das Einsaugen eines Luftkeims - *air-seed* - in das wasserführende Gefäß. Kavitation ist der plötzliche Übergang von Wasser in den gasförmigen Zustand, verursacht durch die Unterbrechung der Kohäsions- und Adhäsionskräfte zwischen Wassermolekülen. Als Folge der Kavitation ist das Gefäß mit Wasserdampf gefüllt. In diesem Zustand kann noch Wasser durch das Gefäß strömen. Durch die Druckveränderung in der Zelle fließt aus angrenzendem Gewebe Luft durch die Gefäßwand, hauptsächlich durch die Poren der Tüpfelmembran. Luft tritt solange ein, bis atmosphärische Druckbedingungen vorherrschen. Der vollständige Lufteinschluss, die Embolie, im Gefäß macht den Xylemstrom für Wasser unpassierbar. Dies wiederum setzt die hydraulische Leitfähigkeit des gesamten Gefäßsystems herab, es kann zu einer Kettenreaktion von Embolieereignissen kommen (Crombie et al., 1985), welche schließlich zum Zusammenbruch der Wasserleitung in dem betroffenen System führen kann (Tyree & Sperry, 1989).

2.4.2.2 Anfälligkeit des Leitsystems von Spargel für Gasblockaden

Die Xylemanatomie ist maßgebend für die Höhe der Wasserpotenzialdifferenz, ab welcher im Leitsystem Lufteinschlüsse auftreten können. Die als kritisches Wasserpotenzial oder Kavitationsschwelle bezeichnete Größe stellt das Kriterium für die Anfälligkeit des Xylems für Kavitationen bzw. Embolien dar (Zimmermann & Jeje, 1981). Für die architektonisch unterschiedlichen Leitbahntypen Tracheiden und Tracheen existieren verschiedene Anfälligkeitskriterien. Während für Tracheiden vor allem der Porendurchmesser in der Tüpfelmembran das entscheidende Merkmal darstellt (Crombie et al., 1985; Pammenter & Willigen, 1998), hängt bei Tracheen die Anfälligkeit des Wassertransportsystems von dem Lumendurchmesser ab. Tracheiden mit großen Poren weisen eine höhere Embolieanfälligkeit auf. Bei Tracheen sind große Gefäßlumina stärker gefährdet zu kavitieren und zu embolisieren als kleine (Ewers, 1985; Sperry, 1993; Hargrave et al., 1994; Utsumi et al., 1999). In großporigen Tracheiden und in großlumigen Tracheen werden Kavitationen und Embolien bei geringeren Wasserpotenzialdifferenzen gebildet als in Leitelementen, die das Eindringen von Luft länger verzögern können (Ewers, 1985; Sperry, 1993; Hargrave et al., 1994; Utsumi et al., 1999). Für die Leitbahnen innerhalb eines Pflanzenindividuums gilt, dass mit steigendem Gefäßdurchmesser die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von trockenstressbedingten Embolien steigt (Hargrave et al., 1994; LoGullo et al., 1995).

Im zentralen Leitsystem der Spargelsprosse sind aufgrund des Wasserferntransports vermutlich größtenteils großlumige, lange Gefäße vorzufinden. Entstehen Embolien in einzelnen dieser Gefäßzellen, können sich diese durch die offenen Perforationsplatten in anschließende Zellen fortsetzen („runaway embolism“). Diese Kettenreaktion kann einen Ausfall

kompletter Gefäßbahnen zur Folge haben und zu einer starken Beeinträchtigung des Wassertransports führen (Crombie et al., 1985; Tyree & Sperry, 1988). Für diese großlumigen Gefäße im Spross konnte eine starke Kavitationsneigung nachgewiesen werden (Heyes & Christopher, 2003). Die für monokotyle Leitbahnen besonderen Brückenbündel zwischen den einzelnen Leitbündeln des Sprosses können eine Fortpflanzung von Embolien verhindern (Zimmermann, 1973) und folglich eine massive Schädigung ganzer Leitbahnen abwenden.

Englumige Tracheiden und Gefäße sind im Protoxylem der Sprosse (Heyes & Christopher, 2003) und im Übergang von Sprossleitbahnen in laterale Tribleitbahnen zu finden (Zimmermann, 1973). Die getüpfelten Tracheiden mit ihren hohen Strömungswiderständen sind für den Massenferntransport von Wasser nicht effizient genug. So dürfte ihre funktionelle Bedeutung vor allem in der Ermöglichung kleinräumiger „Umleitungsstrecken“ liegen, wenn einzelne Embolien das hydraulische Kontinuum in den weitleumigen Gefäßen unterbrochen haben (Canny, 1990).

Die Xylemstruktur ist als Kompromiss zur Vermeidung einer ungenügenden Wasserversorgung des apikalen Bereichs und einer zu hohen Emboliewahrscheinlichkeit zu sehen (Sperry, 2003). Spargelquerschnitte zeigen, dass sich die Spezies an die verschiedenen Aufgaben des Leitsystems angepasst hat. Spargelsprosse heben sich durch die Anzahl und die Diversität an Gefäßbündelgrößen von anderen Monokotylen ab (Webb, 2007).

2.4.2.3 Nachweis trockenheitsbedingter Embolieentwicklung

Kavitationen sind ein natürliches Phänomen des Wassertransports bei Wasserstress. Sie treten auch ohne Wassermangel tagsüber bei hoher Verdunstung auf. Embolien hingegen sind besonders unter Bodentrockenheit zu beobachten (Tyree & Sperry, 1989). Der Nachweis für das Vorhandensein von Luftblockaden kann anhand einer abnehmenden Wasserleitung in Sprossen und Trieben festgestellt werden. Mit der Methode nach Sperry et al. (1988) kann die Beeinträchtigung der Wasserleitfähigkeit differenziert werden nach dem Ausmaß von Kavitationen und Embolien in den wasserführenden Leitbahnen. Die Auswirkung von Wassermangel auf die hydraulische Leitfähigkeit kann direkt dem Embolisierungsgrad der Triebe zugeschrieben werden. Mit der gleichzeitigen Erfassung des Wasserpotenzials im Xylem ist der kritische Wasserstatus (Lösch, 2003) für *Asparagus officinalis* L. zu ermitteln, bei dem der Wasserhaushalt aufgrund von Wassermangel stark beeinträchtigt wird (Sperry et al., 1988). Mit einem nach dieser Methode ermittelten Schwellenwert für die Anfälligkeit des Wasserleitsystems von Spargel ist auf das artspezifische und möglicherweise sortenspezifische Verhalten unter Trockenbedingungen zu schließen.

2.4.3 Wasser-relevante Einflussfaktoren auf den stomatären Öffnungsgrad

Neben der hydropassiven Stomatabewegung beeinflussen die Sonneneinstrahlung, das Wasserpotenzial in der Pflanze, das Dampfdruckdefizit zwischen Blatt und Luft, die Blatttemperatur und der blattinterne CO₂-Gehalt sowie der Entwicklungszustand der Blätter den Öffnungsgrad der Spalten.

2.4.3.1 Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits zwischen Blatt und Luft auf den stomatären Öffnungsgrad

Änderungen des Wassergehaltes in der Luft können sich in Verbindung mit der Lufttemperatur auf das stomatäre Verhalten auswirken. Ein hohes Dampfdruckdefizit zwischen Blatt und Luft (VPD) kann die Transpiration von Pflanzen beträchtlich erhöhen (Lösch, 2003) und stellt somit einen Trockenstressfaktor dar. Stomata reagieren auf erhöhtes VPD mit einer Verengung der Porenweite zur Prävention gegen Mesophyll-Wasserverluste. Die Reduzierung des Öffnungsgrades und damit der Blattleitfähigkeit für Wasser und CO₂, ist ein direkt zu regelnder Prozess, indem die Diffusionswiderstände für H₂O und CO₂ erhöht werden. Diese Regelung bedarf einer aktiven Wahrnehmung und Reaktion der Schließzellen auf Dampfdruckgradienten (Lange et al., 1971; Tyree & Yianoulis, 1980). Die Stomatareaktion auf die Luftfeuchte stellt nicht nur eine negative „feedback“-Reaktion, worin der Stomataschluss erst bei extremen VPD-Werten eintritt dar, sondern Stomata weisen zudem einen „feedforward“-Mechanismus auf, bei dem die Wahrnehmung der Störgröße zu einer frühzeitigen Stomataverengung führt (Cowan, 1977; Farquhar, 1978). Die stomatären Reaktionen auf Änderungen des VPD laufen derart schnell ab, dass diese auch ohne verändertes Gesamt-Blattwasserpotenzial auftreten. Der Turgor in den Epidermiszellen ist somit unabhängig von dem des Mesophyllgewebes (Willmer & Fricker, 1983).

Die gezielte Abnahme des Turgors in den Schließzellen wird anfangs durch Wassergehaltsänderungen und im sekundären Prozess durch Änderungen des osmotischen Potenzials bewirkt (Lösch & Schenk, 1976). Die Höhe der reduzierten Blattleitfähigkeit bei hoher Verdunstungskraft der Luft ist artspezifisch unterschiedlich (Busch & Lösch, 1998). Der Transpirationsfluss ist nicht direkt proportional zu der stomatären Blattleitfähigkeit (Jones, 1998). Nach der Intensität des Anstiegs der Transpirationsrate bei zunehmendem VPD und deren Verlauf bei hohem VPD kann in luftfeuchte-sensitive Stomata und weniger sensitive Stomata differenziert werden (Busch & Lösch, 1998).

2.4.3.2 Einfluss von Wassermangel auf den stomatären Öffnungsgrad

Das Gewebe-Wasserpotenzial hat einen großen Einfluss auf das stomatäre Verhalten. Das Gesamt-Wasserpotenzial von Blättern ist das Resultat aus der Wasseraufnahme und Speicherung durch die Pflanze und des Wasserverlusts durch die Transpiration. Unter Trockenstress geht der Stomataschluss stärker mit einer Reduktion des Blattturgors einher

als die des Blatt-Wasserpotenzials (Willmer & Fricker, 1983). Diese Prozesse sind stark abhängig von der Bodenwasserverfügbarkeit (Willmer & Fricker, 1983). Turgorverlust der Schließzellen führt zur Stomataverengung. Im Zustand leichten Wassermangels liegt ein geringer Turgor vor, sodass die Schließzellen passiv zusammengedrückt werden. Dieser Prozess wird durch Osmotikaabgabe unterstützt. Im Zustand starken Wasserdefizits fällt die mechanische Wechselwirkung der Epidermiszellen weg, sodass nur eine hydroaktive Osmoregulation den Turgor steuert (Lösch, 2003).

Zahlreiche Untersuchungen belegen den Einfluss der Bodenfeuchte auf die Stomataöffnung über die Änderung des Blatt-Wasserstatus, als Wasserpotenzial oder als relativer Wassergehalt (RWG) (Schulze, 1986). Das durch Wassermangel beeinträchtigte Blatt-Wasserpotenzial lässt demnach ab einem artspezifischen Schwellenwert die Stomata schließen (Willmer & Fricker, 1983). Grenzwerte für Trockenstress können neben Ψ auch anhand RWG ermittelt werden (Hsiao et al., 1976). C_3 -Pflanzen, darunter auch Spargel (Downton & Törökfalvy, 1975; Gaab, 1982), reagieren sensibler auf Änderungen des Blattwasserpotenzials mit einer Abnahme der Blattleitfähigkeit als C_4 -Pflanzen (Willmer & Fricker, 1983). Hsiao (1973) stellt für alle bisher untersuchten Gattungen einen gemeinsamen Ψ -Grenzwert fest. Für *Lycopersicon lycopersicum* L. und *Phaseolus vulgaris* L. befindet sich dieser zwischen ca. -0,7 bis -0,9 MPa, und für *Vitis vinifera* L. zwischen -1,2 und -1,6 MPa. Für Untersuchungen mit RWG als Indikator des Wasserstatus sind für Bohnen beispielsweise Trockenstress-Schwellenwerte von 80 – 85% RWG gefunden worden. Ab diesen Grenzwerten nimmt die Blattleitfähigkeit - um das bis zu 20 bis 30 fache - extrem ab.

Allerdings ist nicht jede Änderung der Blattleitfähigkeit mit einer Absenkung des pflanzlichen Wasserpotenzials verbunden (Bates & Hall, 1981). Den Beweis, dass die Blattleitfähigkeit auch unabhängig vom Blattwasserstatus durch die Bodenwasserversorgung gesteuert wird, erbrachten Gollan et al. (1985) und Turner et al. (1985). Veränderte Stomataweiten können somit eher einer abnehmenden Bodenwasserversorgung als einer Änderung des Blattwasserpotenzials zugeschrieben werden (Schulze, 1986). Der Reaktion des Gaswechsels auf kurzfristige Wasserpotenzial-Absenkungen, beispielsweise im Tagesgang, unterscheidet sich von jener auf langfristige Ψ -Absenkung (Schulze & Küppers, 1979). Nur langfristig abgesenkte Blatt-Wasserpotenziale, die sich zur Zeit der Morgendämmerung feststellen lassen, führten nach Schulze und Küppers (1979) zu erhöhten Blattwiderständen. Diese werden ausschließlich durch hohe Bodenwasserdefizite bewirkt.

2.4.4 H_2O und CO_2 -Gasaustausch unter Wassermangel

Der komplexe Steuerungsmechanismus der Stomata dient der Aufrechterhaltung eines Gleichgewichts zwischen der CO_2 -Aufnahme - mit einer Einschränkung des Wasserdampfverlustes - und der Vermeidung der Blattaustrocknung. Der Diffusionsstrom des Wasserdampfes und des Kohlendioxids zwischen gesättigtem Blattinneren und der ungesättigten Außenluft erfolgt durch die Stomataporen. Der Flux von CO_2 in und H_2O aus dem Blatt

hängt wesentlich von zwei Größen ab. Die antreibende Kraft für die Diffusion durch die Stomata ist die Differenz der freien Energie der Moleküle zwischen der Atmosphäre und dem substomatären Raum. Dieser stehen Widerstände auf der Diffusionstrecke durch die Spaltöffnung entgegen. Die Massenflussrate J ($\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$) setzt sich nach dem *Fick*'schen Gesetz aus dem Diffusionskoeffizienten D ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) und dem Konzentrationsgradienten $\delta c/\delta x$ (g m^{-4}) des Gases zusammen (Gl. 2.2). Der Massenstrom der Wasserdampfdiffusion beschreibt die Transpirationsrate ($J_{\text{H}_2\text{O}}$) als Funktion des Wasserdampfdichtegradienten. Die gleiche Beziehung gilt für die Netto-Kohlendioxid-Austauschrates (J_{CO_2}), für deren Berechnung der CO_2 -Dichtegradient verwendet wird. J_{CO_2} ist mit einem positiven Vorzeichen notiert, um den CO_2 -Gewinn der Pflanze hervorzuheben.

$$J = -D \frac{\delta c}{\delta x} \quad (2.2)$$

Für die praktische Bestimmung der Transpirations- bzw. Netto-Assimilationsrate wird analog zum *Ohm*'schen Gesetzes der Term $D_{\text{H}_2\text{O}}/\delta x$ bzw. $D_{\text{CO}_2}/\delta x$ durch den Kehrwert des Diffusionswiderstands ersetzt. Dieser wird auch als Blattleitfähigkeit für die Wasserdampf- bzw. CO_2 -Diffusion ($g_{\text{H}_2\text{O}}$ bzw. g_{CO_2}) in der Luft bezeichnet (Willert et al., 1995). $g_{\text{H}_2\text{O}}$ repräsentiert die Porosität der Blattepidermis für den Wasserdampfaustritt in die Umgebungsluft. So kennzeichnet diese Größe den mittleren Öffnungsgrad der vorhandenen Stomata und die Änderungen von $g_{\text{H}_2\text{O}}$ die Spaltöffnungsbewegung (Willert et al., 1995).

2.4.4.1 Transpiration

Der Stomatafunktion wird die kurzfristige Kontrolle der Transpiration und Assimilation zugeordnet (Jones, 1998). Vermutlich existieren Rückkopplungsmechanismen („feedback control“) zwischen dem Gasaustausch und der Stomatafunktion unter sich ändernden Umweltbedingungen. Diese erschweren die detaillierte Aufklärung des Kontrollmechanismus der Stomatabewegung und somit eine definitive Aussage über die Kausalität zwischen dem Stomata-Apparat und der Transpiration. Zur Quantifizierung der stomatären Regulierungsfunktion über die Transpiration wird nach Jones (1998) die Analogie zwischen der relativen Änderung der Transpiration und einer gegebenen relativen Änderung der stomatären Leitfähigkeit angenommen. In unbewegter Luft ist die Transpiration ausschließlich von dem stomatären Öffnungsgrad abhängig (Jones, 1998). Wird durch Luftbewegung der Grenzschichtwiderstand an der Epidermis - zwischen substomatären Raum und Atmosphäre - abgebaut, so weist der Transpirationsstrom ein breites Reaktionsmuster auf Änderungen des stomatären Öffnungsgrades auf (Jones, 1998). Dieses große Variabilität des Wasserdampfaustritts unter natürlichen Bedingungen wird somit durch exogene Einflussfaktoren, wie der Wasserdampfdruckdifferenz zwischen Blattinnerem und Umgebung gefördert.

In empirischen Untersuchungen wird die Transpirationsrate ($J_{\text{H}_2\text{O}}$) berechnet aus dem Pro-

dukt der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf und der Verdunstungskraft, die auf ein Blatt einwirkt (Caemmerer & Farquhar, 1981). Bei nahezu unveränderter Differenz der Wasserdampfmolesbrüche zwischen Blattoberfläche und Umgebungsluft ist die transpirative Wasserabgabe der Pflanzen direkt proportional zu $g_{\text{H}_2\text{O}}$ (Willert et al., 1995). Somit unterliegt die Transpirationsrate unter Bodentrockenheit vergleichbaren Einschränkungen wie die stomatären Blattleitfähigkeit.

2.4.4.2 Netto-CO₂-Assimilation

Zahlreiche Gattungen meist mehrjähriger Pflanzen sind in der Lage, sich während lang andauernder Trockenheit an eine reduzierte Wasserverfügbarkeit osmotisch anzupassen (Schulze & Hall, 1982). Nach Levitt (1980) überstehen mehrjährige und vereinzelt auch einjährige landwirtschaftliche Kulturpflanzen Trockenperioden aufgrund von Trockenresistenz-Strategien, die auf das Vermeiden von Wasserdefizit im Gewebe und auf die Erhöhung der Wasserspeicherkapazität abzielen. Solche Strategien beinhalten Änderungen von Gewebeeigenschaften, wie Akkumulation von Osmotika oder Zunahme der Gewebeelastizität. Diese Anpassung des Wasserhaushaltes ermöglicht eine Weiterführung des Gasaustausches auch unter wasserlimitierenden Bedingungen der Umwelt durch Aufrechterhalten der stomatären Öffnung und damit der CO₂-Aufnahme. Diese Verhaltensmuster weisen auf eine Adaption der Netto-CO₂-Austauschrate an den Wasserversorgungszustand hin (Schulze & Hall, 1982).

Krautige und einjährige Pflanzen lassen eine schwächere Anpassung an jahreszeitliche Trockenperioden vermuten (Melkonian & Wolfe, 1993). Arten, wie *Asparagus officinalis* L. mit anisohydrischer Wasserhaushaltsführung, verfolgen zudem nicht die Strategie einen tagesbedingten Wassermangel zu vermeiden. Die Netto-CO₂-Assimilation wird im Tagesverlauf auch unter erhöhter Verdunstungskraft der Atmosphäre aufrecht erhalten. Für pflanzliche Vertreter dieser Gruppen nimmt mangels Resistenz für kurz- und langfristige Wasserdefizite einsetzende Bodentrockenheit einen besonderen Stellenwert in der Wasserdampfabgabe und damit für die CO₂-Aufnahme ein.

Kurzfristige Trockenheit wirkt sich auf die CO₂-Aufnahme verschiedener Pflanzenarten unterschiedlich aus (Schulze & Hall, 1982). Das unterschiedliche Ausmaß der Wirkung von Wassermangel auf die Assimilationsleistung ist auf die Sensibilität der Stomata auf sich ändernde Bedingungen zurückzuführen. Denn die limitierende Wirkung von Trockenheit auf die CO₂-Netto-Austauschrate rührt wesentlich von einer Beeinträchtigung des Stomata-Apparats her (Grassi & Magnani, 2005). Die J_{CO_2} wird über eine eingeschränkte Gasdiffusion reduziert („stomatal limitation“) und nur selten über eine Einschränkung biochemischer Prozesse („non-stomatal limitation“), wie beispielsweise eine Abnahme der Carboxylierungseffizienz (Grassi & Magnani, 2005). Mit diesem Nachweis des direkten Zusammenhangs zwischen dem stomatären Öffnungsgrad und der Assimilationsleistung auch unter Wassermangel kann der Einfluss von Bodentrockenheit auf die Netto-Assimilationsleistung

porometrisch mit den CO_2 - und H_2O -Austauschraten ermittelt werden.

Die photosynthetische Kapazität (J_{CO_2}) korreliert für eine Vielzahl von C_3 -Pflanzen linear mit der Blattleitfähigkeit (Körner et al., 1979). Anhand dieser linearen Beziehungen lassen sich Unterschiede zwischen verschiedenen Wasserversorgungsstufen oder Genotypen einer Art feststellen (Willert et al., 1995). Bei Änderungen von Umwelt- oder pflanzeninternen Bedingungen versucht die Pflanze über die Stomatabewegung das Verhältnis von J_{CO_2} und $g_{\text{H}_2\text{O}}$ proportional und damit den internen CO_2 -Gehalt konstant zu halten. Die Bedingungen für die photosynthetische CO_2 -Fixierung bleiben damit unverändert (Schulze & Hall, 1982). Nicht-lineare Verhältnisse zwischen J_{CO_2} und $g_{\text{H}_2\text{O}}$ weisen auf unterschiedlich starke Empfindlichkeiten der $g_{\text{H}_2\text{O}}$ und J_{CO_2} auf Änderungen der Umweltbedingungen hin. Bodentrockenheit kann sich somit auf die Effizienz des Wasserverbrauchs während der Photosynthese auswirken (Schulze & Hall, 1982).

Neben der direkten Beeinträchtigung der CO_2 -Aufnahme durch Bodentrockenheit kann anhand der Analogie zwischen J_{CO_2} und $g_{\text{H}_2\text{O}}$ die Wasserausnutzung für die photosynthetische CO_2 -Assimilation unter zunehmendem Wassermangel ermittelt werden (Schulze & Hall, 1982).

2.5 Auswirkung von Wassermangel auf Spargel

2.5.1 Beeinträchtigung von Wachstumsprozessen

Zahlreiche Untersuchungen belegen einen Einfluss des Wasserangebots auf den nächstjährigen Ertrag und die Qualität von Spargelstangen (Hartmann, 1981, 1989). Dies trifft auch auf andere landwirtschaftliche Kulturpflanzen zu und erscheint zunächst für die Spargelkultur nicht besonders. Berücksichtigt man die natürliche Verbreitung der Kulturpflanze in Steppenvegetationen Vorderasiens, im westlichen Sibirien, in Nordafrika und in den Küstenregionen Mittel- und Südeuropas (Hartmann, 1989), ist für *Asparagus officinalis* L. eine genetische Disposition für eine Überdauerung von lang anhaltenden Trockenperioden vorhanden. Dazu dienen auch die Speicherwurzeln (Walter, 1979), die neben der Einlagerung von Fruktanen auch die Akkumulation von Wasser ermöglichen.

Bei der Beurteilung der Trockenanfälligkeit dieser Spezies muss allerdings eindeutig unterschieden werden zwischen den Überlebensstrategien der Pflanze in ihrer natürlichen Umgebung und der optimalen Förderung vegetativen Wachstums in der Kulturführung. Denn als trockenresistente Spezies wird bei Wassermangel nur eine kleine oberirdische Masse ausgebildet, wohingegen Niederschläge das vegetative Wachstum stark fördern (Walter, 1979; Hartmann, 1996).

Das Auftreten von Wassermangel in der Pflanze kann zum einen optisch an Symptomen des oberirdischen Aufwuchses festgestellt werden. Diese müssen allerdings von phytosanitären Ursachen oder Mangelernährung zu unterscheiden sein. Triebspitzenwelke und Absterben junger Triebe ab dem zweiten Austrieb während der Vegetationsperiode können eindeutig

der Bodentrockenheit zugeschrieben werden (Bakel & Kerstens, 1971). Als Folge langfristigen niedrigen Bodenmatrixpotenzials während der Vegetationsphase ist ein eingeschränktes Wachstum von Trieben anhand verminderter Triebhöhe und -anzahl sichtbar (Wilcox-Lee, 1987). Neben dem Ausmaß wirkt sich auch die Dauer der Trockenperiode negativ auf die Gesamtrieblänge von Spargelpflanzen aus (Paschold & Mayer, 2005). Gehemmtes Triebwachstum vermindert die Produktivität des Spargels (Cannell & Takatori, 1970).

Symptome der Bodentrockenheit sind zum anderen an unterirdischen Pflanzenteilen zu detektieren. Die Trockenmasse von den Speicherwurzeln, den Faserwurzeln und den Rhizomen nehmen mit langfristig reduziertem Wasserangebot ab (Wilcox-Lee, 1987; Drost & Wilcox-Lee, 1990; Paschold & Mayer, 2005). Reduzierte Wurzelmasse im Boden mit zunehmender Trockenheit kann zu langfristigen Ertragseinbußen führen (Drost, 1999). Wassermangel beeinträchtigt Spargelkronen in ihrer Aktivität des Knospenaustriebs nur geringfügig (Krug, 1998). Dafür nimmt die Knospenzahl und -masse ab (Drost & Wilcox-Lee, 1990), was im Folgejahr zu einem Minderertrag durch verringerte Stangendurchmesser und Stängengewicht führen kann (Drost & Wilcox-Lee, 1997b).

In Trockenstressversuchen mit getopften Spargelpflanzen im Gewächshaus konnten die größten Abnahmen der Wurzel- und Triebtrockenmasse, Triebhöhe und Triebanzahl bei einem Bodenmatrixpotenzial zwischen -500 und -1000 hPa verzeichnet werden (Wilcox-Lee, 1987). Das maximale Wachstum trat bei einem Bodenmatrixpotenzial nahe Feldkapazität auf. In vergleichbaren Experimenten in einer Klimakammer stellte sich das Triebwachstum bei einem Xylem-Wasserpotenzial von -1,8 MPa ein (Wilcox-Lee, 1987). Für dieselben Pflanzen war bei einem Bodenmatrixpotenzial von -1,5 MPa der relative Wassergehalt um nur 15% gegenüber wassergesättigten Töpfen reduziert. Die Autorin schloss daraus auf eine Trockentoleranz für Spargel.

2.5.2 Beeinträchtigung von physiologischen und stoffbildenden Prozessen der Photosynthese

Neben den morphologisch erkennbaren Beeinträchtigungen sind in Spargel auch eingeschränkte stoffbildende physiologische Prozesse durch Wassermangel festzustellen. Trockenheit führt zur Abnahme von Photosyntheseprodukten (Glukose, Fruktose) und Saccharose in Spargeltrieben (Pressman et al., 1989), welche in einer reduzierten Assimilationsleistung der Phyllokladien begründet ist. Eine irreversible Folge von Wassermangel ist frühzeitig einsetzende Seneszenz der Assimilationsorgane durch verstärkten Chlorophyllabbau (Pressman et al., 1989). Lang andauernde Bodentrockenheit bewirkt weiter eine Abnahme des Kohlenhydratgehalts in den Speicherwurzeln (Pressman et al., 1989). In den Speicherwurzeln und Rhizomknospen reduzieren Trockenperioden die Konzentration von Speicherkohlenhydraten (Fruktane) und den gesamten Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in den Speicherwurzeln und Rhizomknospen. Letzteres kann die Pflanzen längerfristig schwächen (Pressman et al., 1989). Geringerer Fruktangehalt kann einen geschwächten Austrieb im

Folgejahr (Ernst & Krug, 1998) und somit das Potenzial optimaler Ernteerträge im Folgejahr verringern (Paschold, Artelt & Herman, 2002).

Der direkte Zusammenhang zwischen dem Triebwachstum und dem Sprossertrag im Folgejahr als Resultat von Wassermangel sollte mit zwei Grünspargelsorten ('UC157', 'Jersey Giant') unterschiedlichen Ertragspotenzials geklärt werden (Wilson et al., 1996). Als direkte Folge reduzierten Wasserangebots reagierten die Sorten unterschiedlich hinsichtlich der Triebentwicklung. Während die ertragreiche Sorte ('Jersey Giant') größtenteils unbeeinträchtigt Triebwachstum aufwies, zeigte sich 'UC157' in Wachstumsprozessen als intolerant. Auf den Ertrag im Folgejahr wirkte sich das Bodenwasserdefizit im vorangegangenen Sommer und Herbst allerdings nicht negativ aus. Während kurzfristig betrachtet Trockenheit zu sortendifferenten physiologischen Reaktionen führte, zeigten beide Sorten keine Spätfolgen von Trockenheit. So erweisen sich 'UC157' und 'Jersey Giant' langfristig als elastisch gegenüber Bodenwasserdefizit.

Ein Erklärungsansatz für die sortendifferente Trockenanfälligkeit des Triebwachstums sind Unterschiede in der Wasserhaushaltsregulierung der Triebe unter Trockenbedingungen. Den regelnden Prozess hierbei stellt der Gasaustausch durch die Stomata dar. Der Effekt von Wassermangel auf den Gaswechsel ist von der Grünspargelsorte Jersey Giant in drei extrem unterschiedlichen Bodenfeuchtestufen (-500 , -3000 und -5000 hPa) ermittelt worden (Drost & Wilcox-Lee, 1990). Dabei wurden die Parameter $g_{\text{H}_2\text{O}}$, $J_{\text{H}_2\text{O}}$, J_{CO_2} und Ψ_{xylem} im Tagesverlauf erfasst. Alle Gaswechsellparameter wurden durch zunehmende Bodentrockenheit beeinträchtigt. Blattleitfähigkeit und Transpirationsleistung nahmen bei sinkenden Bodenmatrixpotenzialwerten früher ab als die Assimilationsleistung, was auf eine gute Wasserausnutzung der Photosynthese unter Wassermangel hindeutet. Bei extremer Bodentrockenheit (-5000 hPa) reagierten die Blattleitfähigkeit und die Transpirationsrate noch auf sich ändernde Umweltbedingungen im Tagesverlauf, während die Assimilationsrate reduziert auf einem Niveau verblieb. Dieses anisohydrische Verhalten des Gaswechsels der Sorte Jersey Giant auch unter Wassermangel deutet auf die Strategie von Spargel hin, die Assimilationsleistung mit Inkaufnahme hoher Wasserverluste aufrecht zu erhalten.

Diese Untersuchungen mit Spargel unter Wassermangel belegen einen messbaren Einfluss der Bodenfeuchtigkeit auf die Photosynthese und den Wasserhaushalt von Spargelpflanzen. Während Pressman et al. (1989) und Wilson et al. (1996) die Folgen reduzierter Photosyntheseleistung veranschaulichen, zeigen die Ergebnisse von Drost und Wilcox-Lee (1990) den direkten Einfluss mangelnder Wasserversorgung auf den photosynthetischen Gasaustausch. Allerdings stellen die gewählten Bodensaugspannungsstufen bereits Wassermangel für die Pflanzen dar. Der Beginn von Wassermangel in der Pflanze ist aus diesen Ergebnissen mit physiologischen Prozessen nicht abzuleiten. Bisherige Publikationen liefern keine Aussagen über das spargelspezifische Verhalten bezüglich Vermeiden oder Tolerieren von transpirativen Wasserverlusten unter Bodentrockenheit.

Zusätzlich bleibt der von Drost und Wilcox-Lee (1990) angedeutete Sortenunterschied in

der Anfälligkeit des Wasserhaushaltes unter Trockenheit zu klären. Dieser lässt sich an empfindlichen Prozessen der Wasserhaushaltsregulierung, wie dem stomatären Gaswechsel feststellen. Anreiz für eine sortendifferenzierte Betrachtung des Gasaustausches unter Wassermangel liefern Faville et al. (1999), Bai (1999) und Guo et al. (2002). Ihre Untersuchungen belegen für verschiedene Spargelgenotypen signifikant unterschiedlich hohe Netto-Assimilationsraten unter Freilandbedingungen (Bai, 1999). Die maximalen Assimilationsraten (A_{sat}) ertragreicher Spargelsorten sind höher als die ertragsschwacher Sorten (Guo et al., 2002; Faville et al., 1999). Diese Sortenunterschiede in der Photosynthese werden mit genotypischen Eigenschaften der Phyllokladien, wie Durchmesser und Anteil photosynthetischen biochemischen Bestandteilen, in Verbindung gebracht (Faville et al., 1999). Die Autoren schlussfolgern aus der Erkenntnis über den engen Zusammenhang zwischen A_{sat} und der Ertragshöhe verschiedener Sorten, dass die Gaswechselgröße A_{sat} zur Ertragsprognose und somit zu Züchtungszwecken herangezogen werden könnte.

Für eine Beurteilung des Ausmaßes von Wassermangel auf die Photosynthese verschiedener Spargelsorten müssen die Gaswechselfparameter auch unter nicht limitierter Wasserversorgung mit untersucht werden. Eine Beobachtung des Wasserhaushaltes bei sich langsam ändernder Bodenwasserverhältnisse ermöglicht zudem die Erfassung der ersten physiologischen Reaktionen auf Wasserdefizit von Spargel und eine Zuordnung der Bodenmatrixpotenzialstufen.

2.6 Trockenstress

2.6.1 Pflanzliche Strategien und Reaktionen bei Trockenstress

Trockenstress definiert den Zustand von Pflanzen, in dem ihnen zu wenig Wasser in geeignetem thermodynamischen Zustand zur Verfügung steht (Larcher, 1994). Die Wasseraufnahme kann durch Bodentrockenheit, osmotische Wasserbindung, Bodenfrost oder behinderte Ausdehnung des Wurzelsystems begrenzt werden. Die Trockenheitsbelastung als Stressereignis entwickelt sich im Gegensatz zu vielen anderen Stressereignissen langsam und verstärkt sich mit der Dauer der Trockenheit (Larcher, 1994).

Spargelpflanzen können verschiedene Strategien verfolgen, um Trockenheit zu überleben. Nach Levitt (1980) überleben Pflanzen Trockenstress aufgrund einer von zwei Trockenresistenz-Strategien. Die erste Gruppe **erträgt** die Trockenheit. Das Austrocknungsvermögen bzw. die Austrocknungstoleranz basiert auf der artspezifischen und adaptierbaren protoplasmatischen Eigenschaft, strenges Dehydrieren zu tolerieren. Als Resistenzmaß werden Grenzwerte für den Wasserzustand pflanzlichen Gewebes (Relatives Wasserdefizit, Wasserpotenzial etc.) angegeben, bei denen erste irreversible Auswirkungen („kritische Grenze“) auftreten (Larcher, 1994).

Die zweite Gruppe **vermeidet** bzw. verzögert ein kritisches Wasserdefizit des Gewebes durch Aufrechterhalten des Zellurgors und des Zellvolumens (Ludlow & Muchow, 1990).

Die Strategie der Austrocknungsverzögerung kann realisiert werden durch eine verbesserte Wasseraufnahme, leistungsfähige Wasserleitung, Wasserspeicherung, Einschränkung der Transpiration und folglich eine Reduktion von Wasserverlusten.

Mit der Untersuchung dieser Wasserhaushaltskriterien ist zu klären, welche Strategien Spargelpflanzen zur Austrocknungsverzögerung oder zur Austrocknungstoleranz verfolgen. Blätter und Triebe zeigen anatomisch-morphologisch und physiologisch-biochemisch unterschiedlichste Reaktionen auf Trockenheit. Dabei ist eine Absenkung des Wasserpotenzials im pflanzlichen Gewebe die überwiegende Ursache für hemmende bis destruktive Folgen von Trockenstress (Hartung, 1996). Pflanzliche Prozesse sind unterschiedlich empfindlich gegenüber diesen trockenheitsbedingten Wasserverlusten (Hsiao, 1973). Nach Hartung (1996) reagiert die stomatäre Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) sensibler auf Trockenstress als die Photosynthese. Eine Wasserpotenzialabsenkung von ca. 0,5 MPa kann bereits eine Einschränkung von g_{H_2O} auslösen. Eine deutliche Wirkung der Ψ_{xylem} -Absenkung auf die CO_2 -Assimilation hingegen ist erst ab $\Delta\Psi_{\text{xylem}} = 1$ MPa nachzuweisen. Kavitationen im Xylem können bereits bei Ψ_{xylem} -Änderungen von 0,1 MPa entstehen. Welke tritt erst ab einer Ψ_{xylem} -Reduktion von ca. 1 MPa auf.

Als Grund für die rasche Reaktion der Stomata auf Änderungen des Ψ_{xylem} wird die frühzeitige Akkumulation und Freisetzung von Abscisinsäure (ABA) gesehen. Dieses Stresshormon wird bereits bei milder bis mäßiger Trockenbelastung als Folge verminderten Turgordrucks synthetisiert (Hsiao, 1973). So wird die ABA-Synthese und -Ausschüttung unter Stress gefördert und beeinflusst an Zielzellen und -gewebe physiologische und biochemische Reaktionen (Hartung, 1996). Eine erhöhte Konzentration des chemischen Stresssignals in den Schließzellen bewirkt den Stomataschluss und kann somit eine besonders wichtige Rolle bei der Regulierung des Wasserverlustes über die stomatäre Transpiration einnehmen.

Im Rahmen dieser Arbeit wird nicht auf die Identifizierung von chemischen oder hydraulischen Stresstransmittern eingegangen. Gegenstand der Untersuchungen ist die Änderung physiologischer Prozesse als Folge übermittelter Trockenstresssignale in der Spargelpflanze. Die empfindlichsten Prozesse bei Trockenheit finden auf zellulärer und sub-zellulärer Ebene statt. Die primär limitierten Prozesse sind die Zellstreckung, die Wandbildung und die Proteinsynthese (Hsiao, 1973; Hartung, 1996). Beeinträchtigungen dieser Abläufe wirken sich vermutlich nur geringfügig auf den Wasserhaushalt und den Ertrag trockengestresster Feldkulturen aus (Passioura, 1996).

Für die Erfassung von Trockenstress sind trockenheit-sensible Prozesse zu untersuchen, die nachweislich den Wasserhaushalt der Pflanze unter Wassermangel beeinträchtigen. Neben der Voraussetzung einer messbaren Reaktion sollen diese physiologischen Größen durch regulative Aufgaben unter Trockenstress charakterisiert sein.

2.6.2 Kriterien für den Nachweis von Trockenstress bei Spargel

Für die Quantifizierung der Trockenstresstoleranz der Pflanzen können Indikatoren für den Zustand der Wasserbilanz herangezogen werden. Kritische Trockenstressschwellen solcher Indikatoren sind erkennbar am Auftreten erster sichtbarer Trockenschädigungen oder am Beginn definierter Funktionsstörungen (Larcher, 1994). Das Identifizieren von kritischen Trockenstressschwellen für *Asparagus officinalis* L. dient der Aufklärung der spargelspezifischen Trockenstressstrategie und somit der Vermeidung von schädigendem Wassermangel bei der Kulturführung. Dazu sind hydro-physiologische Funktionsstörungen aufgrund ihres frühzeitigen Auftretens den morphologisch erkennbaren vorzuziehen. Die Trockenstressreaktion von Spargel wird infolgedessen mit Parametern der Wasserhaushaltsregulierung untersucht.

Bisherige Erkenntnisse über Sortenunterschiede in der Anfälligkeit für Wassermangel (Wilson et al., 1996) und in der Photosyntheseleistung (Bai, 1999; Faville et al., 1999; Guo et al., 2002) bilden die Grundlage für die These einer sortenspezifischen Trockenheitsanfälligkeit. Für die Sortenwahl der Untersuchung von 'Gijnlim' und 'Grolim' sind deren unterschiedliche Anfälligkeit gegen Wassermangel und ihr unterschiedliches Ertragspotenzial entscheidend. Letzteres Kriterium lässt eine differente Photosyntheseleistung und folglich auch eine Gaswechsellleistung erwarten. Für den Nachweis einer sortentypischen Trockenstressreaktion müssen unterschiedliche anatomisch-morphologische oder physiologische Expositionen bei der Auswahl geeigneter Untersuchungsmethoden einbezogen werden.

Besonders geeignet sind dabei Nachweismethoden, die Trockenstress an Größen der Wasserhaushaltsregulierung aufzeigen und an Pflanzenorganen durchzuführen sind, in denen Trockenstressreaktionen stattfinden. Die wichtigsten Größen des Wasserhaushalts hierbei sind die stomatäre Blattleitfähigkeit als Regulierungsmechanismus der Wasseraufnahme und -abgabe, die Wasserleitfähigkeit der Triebe, das Wasserpotenzial und der relative Wassergehalt zur Angabe von Wasserzustandsänderungen von Blättern und Trieben. Diese hydraulischen Prozesse interagieren unter Wasserstress in den Funktionen der Schadensprävention, der Bodenwasser-Konservierung oder zur Verbesserung der Wasserausnutzung der Pflanze miteinander (Jones & Sutherland, 1991).

Entscheidend für die Identifizierung von Prozessen, die primär von Trockenheit betroffen sind, ist die Art und Weise, wie sich diese hydraulischen Prozesse gegenseitig beeinflussen. Natürliche Änderungen der hydraulischen Leitfähigkeit im Boden-Pflanze-Kontinuum (K_L) sind verbunden mit der stomatären Leitfähigkeit (Meinzer & Grantz, 1990; Saliendra et al., 1995; Mencuccini & Grace, 1996). Diese positive Beziehung ist artspezifisch (Meinzer et al., 1995). Sperry und Pockman (1993), Hubbard et al. (2001) führen eine Stomatareaktion zurück auf Änderungen der K_L und der hydraulischen Leitfähigkeit von Sprossen (L_h) als Folge von Xylem-Kavitationen und belegen somit die Kontrolle der L_h über den stomatären Öffnungsapparat.

Eine Abnahme der stomatären Blattleitfähigkeit als Folge reduzierter L_h verhindert eine zu starke Absenkung des Blatt-Wasserpotenzials und einhergehend einen gefährdenden Wasserverlust des Gewebes. Das Ψ in Blättern ist eine Folge der Stomatareaktion vor allem bei isohydrischen Pflanzen, die den Blatt-Wasserstatus trotz verminderter Wasserzufuhr tagsüber konstant halten. Dies erfolgt über eine aktive Kontrolle der Stomata (Jones, 1998). Das Blatt-Wasserpotenzial anisohydrischer Pflanzen bleibt im Tagesgang nicht konstant und neigt zur Korrelation mit der stomatären Leitfähigkeit (Tardieu et al., 1996). Das Ψ in Phyllokladien der anisohydrisch reagierenden Spargelpflanze nimmt vermutlich eine bedeutende Rolle in der Kontrolle der stomatären Leitfähigkeit ein und vermag das stomatäre Verhalten bei Änderungen der Wasserversorgung zu reflektieren.

Das Wasserpotenzial im Xylem (Ψ_{xylem}) bewirkt Änderungen der L_h in Sprossen und Trieben. Verantwortlich dafür sind kritische Ψ_{xylem} -Werte, welche Kavitationen (Tyree & Sperry, 1989) in den Leitgefäßen auslösen und damit eine Zunahme der hydraulischen Widerstände im Wassertransportsystem bewirken. Eine Unterschreitung der Schwellenwerte des Ψ_{xylem} bedingt eine Abnahme von Ψ in den Blättern (Jones, 1998).

Die Interaktion zwischen L_h und Ψ im Xylem begrenzen das Blatt-Wasserpotenzial und den Gaswechsel (Sperry, 2000). Mit dieser hydraulischen Limitierung hängt die Trockenstresstoleranz verschiedener Arten zusammen (Jones, 1998). Eine unterschiedliche Steuerung des Stomataapparats wird auch für eine sortendifferente Trockenstress-Empfindlichkeit in Zusammenhang gebracht (Borel et al., 1997). Die wesentliche Eigenschaft zur Vermeidung von Trockenstress liegt in der Feinabstimmung der hydraulischen Leitfähigkeit und dem stomatären Öffnungsgrad: Während die stomatäre Regulierung den Totalausfall des Wassersystems der Pflanze unter Trockenheit verhindert, erweist sich eine kontrollierte Abnahme der L_h als substanziell für das Überleben unter Trockenheit (Sperry, 2000).

Bei Trockenstress nimmt mit der Reduktion des Turgors und damit des RWG die stomatäre Leitfähigkeit stärker ab als mit einer Änderung des Wasserpotenzials (Willmer & Fricker, 1983). Larcher (1994) bezeichnet den Rückgang des Turgors und die damit einhergehende Verlangsamung von Wachstumsvorgängen die erste und sensibelste Reaktion von Pflanzen auf Wassermangel. Ein letaler Wasserstatus von Blättern wird eher bei Erreichen eines kritischen RWG angezeigt, als bei Erreichen eines kritischen Blatt-Wasserpotenzials (Ludlow & Muchow, 1990). Die Höhe des kritischen RWG, ab dem sich ein Turgorverlust einstellt, charakterisiert die Fähigkeit zur Trockenstressvermeidung (Ludlow & Muchow, 1990). Die Beziehung zwischen Turgor und Wasservolumen in Spargeltrieben stellt einen Abgleich zwischen dem Aufrechterhalten stoffbildender Prozesse und damit einer Wasserabgabe und dem Aktivieren von Prozessen zur Minimierung von schädigendem Verlust dar (Jones, 1998). Mit dieser Wasserrückhaltecharakteristik kann das art- oder auch sortenspezifische Verhalten von Spargel unter Trockenstress beurteilt werden. Der Bezug des RWG beim Turgornullpunkt auf das Wasserpotenzial ermöglicht die Erstellung von Trockenstress-Schwellenwerten für das Assimilationsgewebe des Spargels.

Die pflanzenphysiologischen Größen hydraulische Leitfähigkeit, stomatäre Blattleitfähigkeit und relativer Wassergehalt repräsentieren die primär regulierenden Prozesse des Wasserhaushaltes besonders unter Wassermangel. Sie steuern den Wasserstatus und folglich das Wasserpotenzial der ganzen Pflanze. Der limitierte Zustand dieser Abläufe in Spargel lässt sich methodisch durch Messen der Wassertransportrate, des porometrischen Gaswechsels sowie dem Erstellen von Druck-Volumen-Beziehungen von Phyllokladien nachweisen. Ψ im Xylem und in Blättern ist ein guter Indikator für veränderte physiologische Prozesse als Folge von Wasserdefizit in der Pflanze. Aufgrund seiner vermittelnden Funktion zwischen den Größen L_h und g_{H_2O} ist Ψ ein Indikator für Trockenstress in Spargeltrieben. Die parallele Erfassung von Ψ ermöglicht das Identifizieren von Trockenstressschwellen anhand der wichtigsten Prozesse der Wasserversorgung der Pflanze. Mit diesen Schwellenwerten kann der Beginn von Wassermangel für die Art und für die Sorten frühzeitig identifiziert und ihre Trockenstressanfälligkeit beurteilt werden. Die einsetzende Beeinträchtigung der Photosyntheseleistung durch Trockenheit kann ermittelt werden. Das Verständnis von spargelspezifischen Strategien der Trockenresistenz bzw. -toleranz kann zur Optimierung der Kulturführung beitragen.

3 Material und Methoden

3.1 Pflanzenmaterial und Kulturführung

3.1.1 *Asparagus officinalis* L. cv. Grolim und cv. Gijnlim

In dieser Arbeit wurde der oberirdische Aufwuchs der beiden Bleichspargelsorten Gijnlim und Grolim (Fa. LimSeeds B.V., Niederlande) untersucht. Die Sortenwahl beruht auf einer im Anbau unterschiedlichen Anfälligkeit gegenüber Wassermangel¹. 'Gijnlim' zeigt frühzeitige Trockensymptome an Trieben, wie die Spazierstockausbildung und das Absterben junger Triebe, oder die Vergilbung von Triebspitzen (Paschold, 2006). Als ein weiteres Kriterium für die Sortenwahl war das unterschiedliche Ertragspotenzial. 'Gijnlim' liefert unter Feldbedingungen einen höheren Ertrag als 'Grolim' (Paschold et al., 2005).

3.1.2 Morphologische Unterschiede zwischen 'Grolim' und 'Gijnlim'

Morphologische Unterschiede der Triebe von 'Gijnlim' und 'Grolim' bedingen unterschiedliche Kulturführung und wirken sich auch auf Ertragsqualität und -quantität aus (Ziegler, 2002). Sie stellen die Grundlage für die sortendifferenzierte Erfassung von Trockenstressanfälligkeit am oberirdischen Teil dar.

'Grolim' weist im Durchschnitt einen größeren Triebdurchmesser und eine geringere Triebanzahl auf als 'Gijnlim'. Die Sorte besitzt dadurch eine lockerere Laubwand und bedarf einer deutlich höheren Bestandsdichte als 'Gijnlim'. 'Gijnlim' ist hochwüchsig, sehr laubstark und hat eine starke Neutriebbildung. 'Gijnlim' stellt aufgrund eines zeitigen Triebwachstums eine frühe Sorte dar und reift im Herbst früh ab (Ziegler, 2002).

Weitere Sortenunterschiede existieren zwischen den Phyllokladien. 'Grolim' besitzt eine höhere Phyllokladiendichte, gemessen als Anzahl pro cm Trieb länge. 'Grolim' Phyllokladien haben eine höhere Frischmasse als 'Gijnlim'. Keine Beziehung ist nachgewiesen für die Gesamtoberfläche des Aufwuchses und der Phyllokladiendichte, bzw. der Phyllokladienmasse. Betrachtet man die Phyllokladienform als Zylinder, so ist die Phyllokladien-Oberfläche (mm^2) von 'Gijnlim' größer als von 'Grolim'. Für diese Betrachtung existiert eine positive Beziehung zwischen der Oberfläche und der Masse (Bauer, 2000). Allerdings zeigen anatomische Studien von *Asparagus officinalis* L., dass es sich bei Phyllokladien nicht um eine zylindrische Form handelt. Phyllokladien weisen eine der Länge nach zusammengepresste Ovalform auf, mit wellenförmiger Oberfläche (Güvenc & Koyuncu, 2002). Diese kommt durch Riefen in der Epidermis zustande. Eine zylindrische Oberflächenbestimmung stellt

¹mündliche Mitteilung Paschold 2004

somit eine Unterschätzung der Assimilationsfläche dar.

Triebeigenschaften

Morphologische und anatomische Untersuchungen sind an einjährigen Spargelpflanzen der Sorten Gijnlim und Grolim in den Vegetationsperioden 2005 und 2006 an Trieben 2. Ordnung durchgeführt worden. Hintergrund der Erfassung von Triebeigenschaften ist die Auswahl von einheitlichem geeignetem Untersuchungsmaterial für die Messung der hydraulischen Leitfähigkeit.

3.1.3 Anzucht pflanzlichen Untersuchungsmaterials

Ende März 2005 bzw. Anfang April 2006 sind einjährige dormante Spargelkronen männlicher F₁ Hybride nach Masse und Knospenzahl selektiert worden. Anschließend ist jeweils eine Pflanze in einen 15 l Container in 20 cm Tiefe gepflanzt worden. Als Substrat diente ein Muschelkalksandboden mit der Herkunft „Gemarkung Ingelheim“, dessen Nährstoffzusammensetzung der Tabelle 3.1 zu entnehmen sind.

Tabelle 3.1: Humusgehalt, Nährstoffgehalt und pH-Wert des Substrats in Töpfen bei der Pflanzung

Merkmale	2005	2006
Humusgehalt (CaCl ₂) (%)	0,48	0,50
NO ₃ -N (0-90 cm) kg ha ⁻¹	14	40
P (mg/kg)	140	46
K (mg/kg)	167	75
Mg (mg/kg)	21,3	15,4
pH-Wert	7,0	7,1

Im Gewächshaus wurden jeweils 16 Pflanzen pro Sorte auf Tischen aufgestellt. Während der Anzucht betrug die maximale Tagestemperatur 20-25 °C. Gedüngt wurde bedarfsgerecht für Freilandbedingungen mit 90 kg N ha⁻¹ bei 1,4 Pfl. m⁻² Pflanzdichte. 'Ferty[®]2 MEGA' (PLANTA) ist mit einer Düngegabe pro Topf und Woche verabreicht worden. Dies entspricht einer Nährstoffversorgung der Einzelpflanzen mit 6,4 g N (4,4 g NO₃-N, 2 g NH₄-N), 2,4 g P₂O₅ und 10,4 g K₂O.

Die Bodenfeuchte ist als Saugspannung (hPa) mit Tensiometern (Fa. Tensio-Technik) erfasst worden. Bewässert wurde mit einer Tropfbewässerung (Tropfer „PCJ“, Fa. Netafim) mit 4 l h⁻¹ und einer Einzelwassergabe von ca. 750 ml pro Topf aus vier Tropfstellen pro Container. Die Bemessung der Einzelwassergabe erfolgte so, dass eine vollständige

und gleichmäßige Durchfeuchtung des Topfes sichergestellt war und Wasserüberschuss und Nährstoffverluste durch Auswaschung vermieden wurde. Gesteuert wurde die Bewässerung anhand der Bodensaugspannung eines repräsentativen Containers pro Tisch mittels TensioControl (Fa. Knauer). Eine optimale Wasserversorgung der Pflanzen war zu Beginn in dem Saugspannungsbereich zwischen -100 und -200 hPa gewährleistet. Nach Erscheinen der ersten Triebe ist der Saugspannungsschaltpunkt von -100 hPa auf -200 hPa verändert und während der Vegetationsperiode beibehalten worden. Die Pflanzen erhielten keine Zusatzbelichtung.

3.1.4 Pflanzenauswahl für Trockenstress-Versuche

Die Untersuchungen wurden ausschließlich an ausgereiften Trieben durchgeführt. Dazu sind Ende Juni 2005 und 2006 die Pflanzen mit ersten voll differenzierten Trieben beider Sorten mit ähnlichem Habitus und gleicher Triebanzahl ausgewählt worden. Vor Versuchsbeginn sind acht dieser Töpfe - je vier pro Sorte - im selben Gewächshaus an eine separate Bewässerungseinheit angeschlossen und mit großem Gefäßabstand platziert worden. Pro Sorte diente eine bewässerte Pflanze als Kontrolle. Die Trocknungsversuche dauerten, bis zum Überschreiten der messbaren Bodensaugspannung von -800 hPa, zwischen fünf und zehn Tagen. Für Gaswechsellmessungen ist diese Prozedur für 8, 9, 13, 14, 21 und 22 Wochen alte Pflanzen mit neuen Trieben ähnlichen Alters durchgeführt worden. Ab Ende September bildeten die Pflanzen keine jungen Triebe mehr aus. Anfang Oktober endete der Versuchszeitraum.

3.2 Mikroklima des Gewächshauses

Für die Versuchsjahre 2005 und 2006 sind für das Gewächshaus die Lufttemperatur (T) [$^{\circ}\text{C}$] und die relative Luftfeuchte (rLF) [%] innerhalb sowie die Globalstrahlung (GS) [Wm^{-2}] außerhalb des Gewächshauses aufgezeichnet worden. Durch die Gewächshausbeglasung wird die Strahlungsstärke im Inneren des Hauses reduziert. Die Lichtdurchlässigkeit von Blankglas bei senkrechtem Strahlungseinfall für sichtbares Licht beträgt 90%. Die Reflexion kann mit dem Einfallswinkel der Strahlung, dem Alter und Verschmutzungsgrad des Materials stark variieren (Kanthak, 1973). In der Praxis werden Strahlungsverluste zwischen 20-40% angenommen. Die Lichtstärke des photosynthetisch aktiven Strahlungsbereichs in unmittelbarer Nähe der Phyllokladien wurde während der Gaswechsellmessung mit einem Quantensensor erfasst. Die maximale Lichtstärke (PPFD) erreichte dabei $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Die Jahresverläufe für T (Abb.3.1) und rLF (Abb. 3.3) werden in Tagesmittel und für GS (Abb. 3.2) als Tagessummen [$\text{W m}^{-2} \text{d}^{-1}$] angegeben.

Für die Kulturführung der Pflanzen sind jeweils die Zeitabschnitte Mitte März bis Anfang Oktober relevant. In den Vegetationsperioden 2005 und 2006 herrschte ein enges Verhält-

nis zwischen der Globalstrahlung und der Innen-Temperatur. Die Witterungen zwischen Frühjahr und Herbst 2005 und 2006 zeichnen sich durch keine markanten Unterschiede aus. Das Frühjahr 2005 wies für die Monate Mitte März bis Anfang Mai höhere Temperaturen auf als 2006. Ab Mitte Mai lag die Temperatur im Versuchsjahr 2006 höher als 2005. Der Sommer 2006 zeichnete sich durch niedrigere T-Werte bis Mitte Juni und hohe T-Maxima für den Hochsommer, Mitte Juni bis Ende Juli, aus. Ein Einbruch der hohen Temperaturwerte im August resultierte aus hohen und lang andauernden Niederschlägen. Das Ende der Vegetationsperioden - September bis Anfang Oktober - war 2006 wärmer als 2005. In der Strahlungsstärke der Sonne (GS) traten für die gleitenden Mittelwerte über sieben Tage für beide Versuchsjahre hohe Schwankungen auf. Der Beginn der Wachstumsperiode 2006 - Ende März bis Anfang April - war geprägt durch eine niedrigere Einstrahlung als im Vorjahr. Ende Mai 2006 sanken die GS-Werte durch eine längere Niederschlagsperiode ab. Die Sommermonate Juni und Juli 2006 waren gekennzeichnet durch höhere Einstrahlungsmaxima als 2005. Im August 2006 war die Einstrahlung geringer als im Vorjahr. Der Abschluss der Vegetationsperiode war 2006 ab September strahlungsstärker als 2005. Die relative Luftfeuchte differierte zwischen den Jahren 2005 und 2006 für längere Zeiträume vor allem im Frühjahr. Mitte März bis Mitte April 2005 lag die Luftfeuchtigkeit im Gewächshaus wesentlich niedriger als 2006. Während die Fröhsommer ähnliche Verläufe der rLF zeigen, herrschten Anfang Juli sowie in dem Abschnitt Anfang bis Mitte August 2006 trockene Luftbedingungen vor. Der Spätsommer 2005 - Ende August bis Anfang September - und der Fröhsommer - Mitte September bis Anfang Oktober - zeichneten sich durch geringe Luftfeuchte aus.

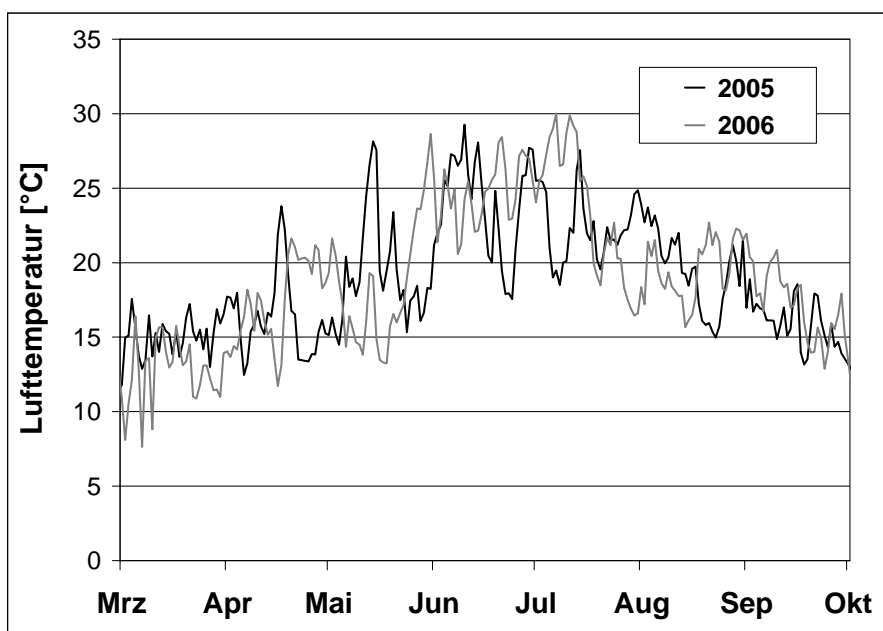


Abbildung 3.1: Tagesmittel der Lufttemperatur [°C] in den Jahresverläufen 2005 u. 2006

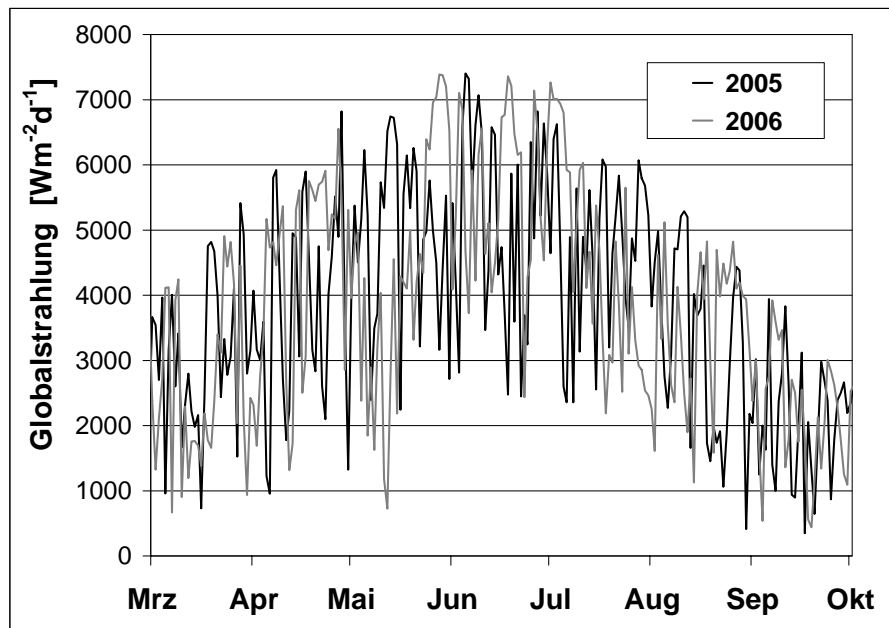


Abbildung 3.2: Tagessummen der Globalstrahlung [$\text{W m}^{-2} \text{d}^{-1}$] in den Jahresverläufen 2005 u. 2006

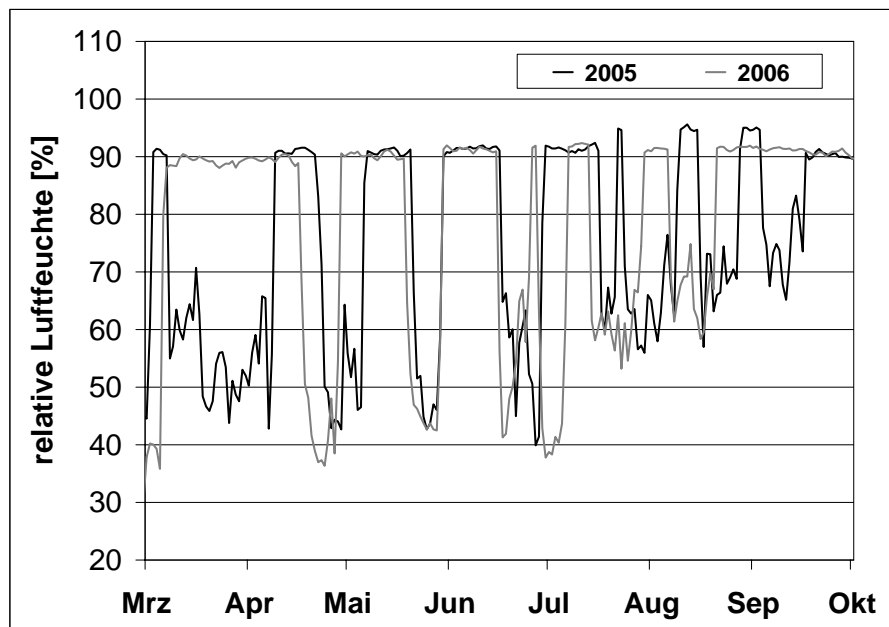


Abbildung 3.3: Tagesmittel der relativen Luftfeuchte [%] in den Jahresverläufen 2005 u. 2006

3.3 Untersuchungsmethoden

3.3.1 Bestimmung der Bodensaugspannung und Bodenfeuchte des Substrats

Während der Versuche ist für jeden Pflanzencontainer die Bodensaugspannung in Spargelkronennähe mit Tensiometern gemessen und mittels Datalogger (TensioSave, Fa. Tensio-Technik) kontinuierlich erfasst worden. Bei dieser Methode steht das matrikale Potenzial des Bodens im Gleichgewicht mit der Wassersäule im Tensiometer. Die Bodenfeuchte wurde als volumetrischer Bodenwassergehalt mit der „Time-domain-reflectance“-Messung (TDR-Sonden „Trime“, Fa.Imko) bestimmt. Bei dieser Methode werden die mit dem Bodenwassergehalt korrelierten Laufzeiten elektrischer Impulse zwischen in dem Boden eingeführte Elektroden gemessen und mit Datenerfassungsgeräten registriert. Um keine Wurzeln zu beschädigen, sind zum Pflanzzeitpunkt der Kronen „Tensiometer-Dummies“ in die Gefäße eingesetzt worden. Mindestens drei Tage vor Versuchsbeginn sind diese durch Tensiometer ersetzt worden.

Die volumetrische Bodenfeuchte dient hier ausschließlich dem Abgleich der Bodensaugspannungsmessung. Trotz eines eingeschränkten Messbereichs von Tensiometern, für die ab einer Bodensaugspannung von -900 hPa die Untergrenze erreicht ist (Fa. Tensio-Technik), spiegelt die Bodensaugspannung in physiologischer Sicht die pflanzliche Wasserversorgung besser wider als das Bodenwasservolumen. Der Beziehung zwischen Wasserspannung und Wassergehalt (pF-Kurven) für Sandböden ist zu entnehmen, dass sich im Bereich des pflanzenverfügbaren Wassers der volumetrische Wassergehalt im Gegensatz zur Bodensaugspannung nur geringfügig ändert (Scheffer & Schachtschabel, 1984).

Wasserkapazität des Bodens

Die Beziehung zwischen Wasserspannung und Wassergehalt ist ein häufig verwendetes Charakteristikum des Bodens, das Rückschlüsse auf Speichereigenschaften, Geschwindigkeit der Entwässerung sowie Verfügbarkeit für Pflanzen zulässt (Scheffer & Schachtschabel, 1984). Die Wasserkapazität als Maß für das Festhaltevermögen für Wasser wurde für den verwendeten Sandboden berechnet als pF-Wert. pF ist der negative dekadische Logarithmus der Saugspannung [hPa] und drückt die Wassersäule aus, mit der der volumetrische Bodenwassergehalt [Vol%] im Gleichgewicht steht (Schmalfuss, 1966). Die Wertepaare ($n=1445$) wurden mittels Tensiometer [hPa] und TDR-Sonden [Vol%] für jeweils 15 l Bodenvolumina stündlich über den Austrocknungszeitraum einzelner Töpfe ($n=36$) ermittelt.

3.3.2 Bestimmung der Trieb-Trockenmasse

Die Trockenmasse (TM) als Bezugsgröße für Gaswechsellparameter, hydraulische Leitfähigkeit und des relativen Wassergehaltes wurde von voll entwickelten nicht seneszenten

Spargeltrieben 2., 3. und 4. Ordnung bestimmt. Dazu trocknete das pflanzliche Material 24 h bei 105 °C im Trockenschrank. Nach Abkühlen der Triebe auf Raumtemperatur im Exikator ist die TM auf einer Analysewaage mit einer Messgenauigkeit von 100 µg gewogen worden.

3.3.3 Bestimmung des Xylem-Wasserpotenzials von Spargeltrieben

Das Gesamtwasserpotenzial von pflanzlichen Geweben und Organen kann im Wesentlichen nach drei Prinzipien bestimmt werden. Die Kompensationsmethode und die psychrometrischen Methode sind sehr zeitaufwendig. Die Messung des Triebwasserpotenzials erfolgte nach der rasch durchführbaren Druckkammermethode nach SCHOLANDER (Scholander et al., 1965). Diese Methode gilt als eine einfache, schnelle und zuverlässige Möglichkeit, das Gesamtwasserpotenzial ganzer Pflanzen, Zweige oder Blätter zu bestimmen (Willert et al., 1995).

3.3.3.1 Prinzip der Druckbombenmethode nach Scholander

In der Druckbombenmethode wird das Wasserpotenzial im Apoplasten des Xylems bestimmt. Das dort herrschende osmotische Potenzial und das Matrixpotenzial sind in der Regel vernachlässigbar, und so entspricht das apoplastische Druckpotenzial dem Wasserpotenzial (Tyree & Jarvis, 1982). Aufgrund des sich einstellenden thermodynamischen Gleichgewichts im Gewebe durch Abtrennen des Organs ist das Wasserpotenzial vom Apoplasten und Symplasten gleich groß (Koide et al., 1989). Das Prinzip und Empfehlungen zur fehlerfreien Anwendung dieser Technik werden von Turner et al. (1988) erläutert. Der Wasserfaden im Xylem steht in einer transpirierenden Pflanze unter einem Unterdruck. Durch das Abschneiden eines Zweiges entspannt sich die „Xylemspannung“ und der Meniskus des Xylemsafts zieht sich in die Gefäße zurück. Steckt man nun den Zweig so in die Druckbombe ein, dass der Stiel aus dem Deckel herausragt und erhöht den Innendruck in der Kammer solange, bis der Meniskus wieder an der Schnittfläche erscheint, muss der in der Bombe herrschende positive Druck dem vor dem Abtrennen im Xylem bestehenden Druck entsprechen. Dieser ist näherungsweise dem Trieb-Wasserpotenzial gleichzusetzen (Willert et al., 1995).

3.3.3.2 Messung des Trieb-Wasserpotenzials

Zum Ermitteln des Xylem-Wasserpotenzials (Ψ_{xylem}) von Spargeltrieben wird die Druckbombe nach SCHOLANDER (SKPM 1440, Skye Instruments Ltd., UK) eingesetzt.

Für die krautigen dünnen Spargeltriebe werden sonnenexponierte voll entwickelte Spargeltriebe 3. Ordnung ausgewählt. Die Triebstiele müssen eine Mindestlänge von 25 mm besitzen, um in die Druckkammer eingespannt werden zu können. Wesentlich ist eine störungsfreie und rasche Probeentnahme vom Muttertrieb. Das Abtrennen erfolgt durch

einen geraden Schnitt mit einem Skalpell. Wird die Ψ_{xylem} -Messung am selben Tag wie die Gaswechsel-Messung durchgeführt, so ist darauf zu achten, nicht denselben Muttertrieb heranzuziehen. Für die Untersuchung des hydraulischen Leitfähigkeitsverlusts sollte die Schnittstelle am Muttertrieb in ausreichender Entfernung von dem Segment liegen, welches im Anschluss für die Leitfähigkeits-Messung verwendet wird. So kann die an der Schnittstelle eingedrungene Luft nicht bis zum zu untersuchenden Segment vordringen. Da die Pflanze auch während der Triebentnahme transpiriert, wird die Probe zum Vermeiden von Wasserverlust in einem feuchten verschließbaren Behältnis zur Druckbombe transportiert. Dazu dient ein Gefrierbeutel mit Reißverschluss, in den kurz vorher Luft eingehaucht wurde. Atemluft enthält neben Wasser etwa 5 % CO_2 . Bei solch hohen Gehalten schließen Stomata meistens sehr rasch, was eine zusätzliche Verminderung des Wasserverlustes mit sich bringt². Für das rasch zu erfolgende Einbringen des Triebes in die Druckkammer werden Sonderanfertigungen des Gummistopfens mit einer Lochbohrung von 0,5; 1,0; 1,5 und 2,0 mm eingesetzt. Im direkten Anschluss des luftdichten Kammerschlusses wird manuell sehr langsam ein Innendruck mit $5 - 10 \cdot 10^{-4} \text{ MPa s}^{-1}$ aufgebaut (Turner et al., 1988). Dies gewährleistet die isotherme Messung während der langsam ablaufenden Wasserflüsse im Spargeltrieb. Mögliches frühzeitig auftretendes Parenchymwasser an der Schnittfläche ist nicht mit dem gesuchten Xylemwasser zu verwechseln. Tritt an der Oberfläche aus allen angeschnittenen Leitbahnen der Wassermeniskus hervor, wird die Druckerhöhung gestoppt und der anliegende Druck aufrecht erhalten. Der so bestimmte Gleichgewichtsdruck entspricht in guter Näherung dem Betrag des Xylem-Wasserpotenzials und damit dem mittleren positivsten Gesamtriebwasserpotenzial (Willert et al., 1995).

Um einen repräsentativen Wert für Ψ_{xylem} zu erhalten, sind mindestens drei Wiederholungen zu empfehlen, wovon nach von Willert et al. (1995) wenigstens die beiden letzten übereinstimmen sollten. Um eine repräsentative Ψ_{xylem} -Messung zu erhalten, aber auch nur mit kurzer Verzögerung die idealer Weise parallel durchgeführten Folgeuntersuchungen zu gewährleisten, beschränkt man sich hier auf zwei Wiederholungen. Weichen diese stärker als ein Zwanzigstel MPa von einander ab, wird ein dritter und gegebenenfalls ein vierter Ψ_{xylem} -Wert ermittelt.

3.3.4 Druck-Volumen-Analyse (PV-Kurven)

Die Druck-Volumen-Relation (*pressure volume analysis*) beschreibt die Beziehung zwischen dem Wasserpotenzial und dem symplastischen Wassergehalt von Trieben von gesättigtem Gewebe über den Turgornullpunkt (TNP) hinaus (Höfler, 1920). Diese Methode wird häufig verwendet, um Parameter der gewebeinternen Wasser- und Druckverhältnisse unter Trockenbedingungen zu quantifizieren. Komponenten des pflanzlichen Wasserpotenzials, das osmotische Potenzial (Ψ_{II}) und das Druckpotenzial (Ψ_{p}) können über einen weiten Bereich des Triebwassergehalts im intakten Gewebe bestimmt werden (Richter, 1978).

²mündliche Mitteilung Herppich, W. 2005

Für das turgeszenze Pflanzengewebe gilt

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_{\Pi} \quad (3.1)$$

Nach Überschreiten des Turgornullpunktes und folglich dem Verlust des Druckpotenzials gilt dann

$$\Psi = \Psi_{\Pi} \quad (3.2)$$

Die Druck-Volumen-Beziehung wird aus dem Kehrwert des Wasserpotenzials ($\frac{1}{\Psi}$) als Funktion des relativen Wasserdefizits (RWD) dargestellt (Tyree & Richter, 1981). Der Schnittpunkt der Geraden mit der potenziellen Funktion beschreibt den TNP als Wasserpotenzialwert und als RWD. Die PV-Kurve besteht aus einem nicht-linearen und einem linearen Bereich. Der nicht-lineare Bereich wird durch den Turgor beeinflusst. Aus dem Übergang vom nicht-linearen in den linearen Teil kann der Turgornullpunkt graphisch ermittelt werden. Am Turgornullpunkt und im linearen Bereich der PV-Kurve entspricht das Blatt-Wasserpotenzial dem osmotischen Potenzial. Der potenzielle Bereich der Kurvenfunktion des Ψ setzt sich aus dem osmotischen Potenzial (Ψ_{Π}) und dem Druckpotenzial (Ψ_p) des Gewebes zusammen.

Der Verlauf einer solchen Kurve ist je nach Gewebeart, Pflanzenalter, Kulturbedingungen sowie Pflanzensippe unterschiedlich (Lösch, 2003). Die relevante Größe ist hierbei die Lage des Turgornullpunktes und damit das Wasserpotenzial und das RWD am Welkepunkt. Diese gewebeinternen Parameter des Wasserhaushalts werden eingesetzt, um eine art- oder sortenspezifische Reaktion auf Wassermangel zu ermitteln (Larcher, 1994).

Hier wird mit einer Methode nach Richter (1978) gearbeitet, die die Veränderung des Wasserpotenzials als Folge transpirativer Wasserverluste von Spargeltrieben simuliert. Über sukzessive Dehydrationsstufen durch Auspressen des Xylemwassers mittels Druckkammer wird das symplastische Wasservolumen reduziert.

Die Voraussetzung für die Druck-Volumen-Analyse von Trieben ist ein ausgeglichener Wasserhaushalt der Versuchspflanzen. Die tagesbedingte Transpiration stellt bereits eine zu starke Beeinträchtigung des Wasserversorgungszustandes dar. Aus diesem Grund wurden Triebproben von bewässerten Pflanzen vor Sonnenaufgang entnommen. Um Wassermangel auszuschließen, wurde vor Beginn der Untersuchung die Höhe des Xylem-Wasserpotenzials der Pflanze überprüft. Ψ_{xylem} -Werte $> -0,25$ MPa deuten auf einen Sättigungszustand des Gewebes hin (Ergebnis aus Voruntersuchungen zur künstlichen Sättigung von Spargeltrieben). Eine Alternative zur frühmorgendlichen Messung ist das Abdunkeln gut bewässerter Pflanzen im Container für 24 h vor Messbeginn (Wilcox-Lee, 1987). Der Sättigungszustand des Gewebes wurde auch hier mit Ψ_{xylem} überprüft. Zum Vermeiden von Transpirationsverlusten wurden die Untersuchungen in Dunkelheit durchgeführt. Alle Abläufe wurden zügig durchgeführt. Zu Untersuchungsbeginn wurde der Mutterpflanze ein Trieb 3.Ordnung mit einem Skalpell entfernt. Die Sättigungsfrischmasse ist mit einer Analysewaage mit einer

Messgenauigkeit von $100\mu\text{g}$ bestimmt worden. Im direkten Anschluss wurde das Ψ_{xylem} bestimmt. Im Anschluss wurde der Ausgleichsdruck um $0,05\text{ MPa}$ erhöhte. Nach Erreichen des Wertes ist die Druckhöhe für 30 s beibehalten worden. Währenddessen wurde das austretende Xylemwasser mit einem Zellulose-Tupfer aufgefangen. Nach Ablauf der Zeit wurde der Druck abgelassen. Die Watte wurde solange angelegt, bis kein Wasser mehr aus den Leitbahnen an der Schnittstelle austrat. Der Trieb wurde erneut gewogen. Über die Triebmassendifferenz zum Sättigungszustand wird der Wasserverlust errechnet. Anschließend ist der Trieb zum Vermeiden von Wasserdampfverlusten in einer feuchten und verschließbaren Tüte aufbewahrt worden. Es erfolgte eine Wiederholung der Prozedur für den nächsten Trieb. So wurden jeweils vier Triebe pro Sorte alternierend diesem ersten Messdurchgang unterzogen. Nach Abschluss erfolgte der zweite Messdurchgang wieder für den ersten Trieb. Nach dem dritten Messdurchgang wurde die Dauer des Überdrucks von $0,05\text{ MPa}$ von 30 s auf 60 s erhöht. Da in den ersten beiden Durchgängen das Ψ_{xylem} rasch abfällt, wurde über eine kurze Druckdauer zunächst ein geringer Wasserverlust induziert. Veränderte sich der Ψ_{xylem} -Wert geringfügiger, wurde über eine längere Druckdauer die auszupressende Xylemwassermenge erhöht und das Ψ_{xylem} stärker reduziert. Näherte sich der Turgornullpunkt, verlor der Trieb nicht mehr so viel Wasser. Das Erreichen des Turgornullpunkts wurde durch das Fehlen einer Ψ_{xylem} -Veränderung deutlich. Über den Turgornullpunkt hinaus wurden für den linearen Teil mindestens vier Wertepaare ermittelt.

Das relative Wasserdefizit (RWD) wurde gravimetrisch über den relativen Wassergehalt (RWG) bestimmt (Gl. 3.3) (Willert et al., 1995):

$$\begin{aligned} RWG &= 100 * \frac{FM - TM}{SM - TM} \\ RWD &= 1 - RWG \end{aligned} \tag{3.3}$$

FM: Frischmasse

TM: Trockenmasse

SM: Sättigungsmasse

In Druck-Volumen-Kurven sind im Frühjahr und Sommer 2006 für die Spargelsorten Gijnlim und Grolim transpirative Wasserverluste von ungestressten Trieben simuliert worden. Die Frühjahrestriebe entstammen im Gewächshaus vorgetriebenen Pflanzen. Dabei sind die trockenstressbedingten Änderungen des RWD und des Trieb-Wasserpotenzials der Pflanzen vom wassergesättigten Zustand über den Welkepunkt der Triebe hinaus untersucht worden.

Hintergrund der Vergleichsstudie ist das Aufklären einer möglichen sortenunterschiedlichen Regulierung des Wasserhaushalts der Phyllokladien unter einsetzendem Trockenstress. Zielobjekt war der Zustand des Phyllokladiengewebes, in dem es unter natürlichen Bedingungen großen Trockenstressfaktoren ausgesetzt ist. Als Messzeitraum wurde der Witterung

entsprechend der 5. bis 12. Juli 2006 gewählt. Für die Beurteilung möglicher jahreszeitlicher Gewebeeigenschaften von Spargel wurden zum Vergleich der sommerlichen hydraulischen Parameter Druck-Volumen-Analysen im Frühjahr 2006 erstellt.

3.3.5 Hydraulische Leitfähigkeit

3.3.5.1 Messprinzip

Kavitationen und Embolien in Leitelementen beeinträchtigen die Wasserleitung in Pflanzen (Milburn & McLaughlan, 1974). Sperry (1986) wies erstmalig Embolien in abgetrennten monokotylen Trieben anhand des Xylemfluss-Widerstands nach und entwickelte eine Methode zur Messung der hydraulischen Leitfähigkeit und Embolien im Xylem (Sperry et al., 1988). Mit dieser wird die Wasserfiltrationsrate von Sprossstücken bestimmt. Zur Messung des hydraulischen Leitfähigkeitsverlusts von Spargel als Folge von Trockenheit ist ein eigenes Messverfahren in Anlehnung an Sperry et al. (1988) entwickelt und eingesetzt worden. Zur Berechnung der hydraulischen Leitfähigkeit (L_h) wird unter Anwendung des Gesetzes nach *Darcy* der Volumenstrom J (Volumen ΔV pro Zeit Δt) (Gl. 3.4) durch den Spargeltrieb als Funktion des hydraulischen Leitwertes (k) berechnet (Sperry et al., 1988; Lösch, 2003).

$$\Delta V \Delta t^{-1} = k \Delta p \quad (3.4)$$

k = hydraulischer Leitwert

Δp = Druckdifferenz zwischen den Enden des Transportweges

Der Transportweg stellt die Länge des Spargeltriebsegments dar. Aus dieser Beziehung lässt sich der hydraulische Leitwert (Gl.3.5) berechnen.

$$k = \Delta V \Delta t^{-1} \Delta p^{-1} \quad (3.5)$$

Der hydraulische Leitwert ist abhängig von Triebsegmentlänge, der Xylemquerschnittsfläche, der Anzahl und Größenverteilung der Gefäße und dem Anteil der nicht leitenden Tracheen und Tracheiden. Eine Normalisierung von k um die Triebsegmentlänge wird durch das Beziehen der Volumenflussrate auf den Druckgradienten erreicht. Daraus resultiert die hydraulische Leitfähigkeit (L_h) (Gl.3.6).

$$L_h = \Delta V l \Delta p^{-1} \Delta t^{-1} \quad (3.6)$$

$$[L_h] = [m^4 MPa^{-1} s^{-1}]$$

l = Länge des Triebstückes

Bezieht man die L_h auf die Triebquerschnittsfläche (A_Q), ergibt sich die querschnittsflächen-spezifische hydraulische Leitfähigkeit (L_{QS}) (Gl. 3.7). Diese ist nicht mit der spezifischen

Leitfähigkeit gleichzusetzen, welche sich ausschließlich auf die Xylemquerschnittsfläche bezieht.

$$L_{QS} = L_h A_Q^{-1} \quad (3.7)$$

$$[L_{QS}] = [m^2 MPa^{-1} s^{-1}]$$

L_{QS} stellt eine von Triebsegmentlänge und Triebdurchmesser unabhängige Kenngröße dar. So bestimmen die Anzahl und Größenverteilung der Xylemgefäße und deren Funktionsfähigkeit die Leitungs-Leistungsfähigkeit der Triebe (Lösch, 2003). Anhand dieser Größe wird die art- und sortenspezifische quantitative Ausgestaltung des Leitsystems von Spargel ermittelt.

Mit der Größe der Triebquerschnittsfläche geht wahrscheinlich der Durchmesser der Leitbündel einher (Machado & Tyree, 1994), denn monokotyles Xylem ändert seine Anzahl der Leitgefäße nicht mehr während des Triebwachstums. Mit großen Querschnittsflächen gehen vermutlich auch weite Leitgefäße einher. Die Leitfähigkeit eines Gefäßes nimmt gemäß dem *Hagen-Poiseuille*'schem Gesetz (Gl. 3.8) mit der vierten Potenz seines Radius zu. Der hydraulische Widerstand ist bei weitlumigen Gefäßen viel geringer, weshalb diese eine extrem höhere Wassertransportleistung aufweisen können als englumige Gefäße (Gl.3.9). Allerdings weisen großlumige Gefäße unter Trockenstress eine höhere Anfälligkeit für Embolien auf als kleine (Tyree & Sperry, 1988; Davis et al., 1999). Mit der triebflächenspezifischen Leitfähigkeit können somit auch Aussagen über eine sortenunterschiedliche Trockenstress-Anfälligkeit gemacht werden.

$$J = Vt^{-1} = \frac{\pi r^4 \Delta p}{8\eta l} \quad (3.8)$$

η : Viskositätskonstante: $\eta_{H_2O/20^\circ C} = \cdot 10^{-3}$ Pa s

$$L_{theo} = \pi \sum r^4 8\eta^{-1} \quad (3.9)$$

Gemessen wird die elliptische Triebquerschnittsfläche an der Basis des Triebsegmentes durch Erfassen von zwei Durchmessern.

3.3.5.2 Xylem-Anfälligkeitskurven

Ein Ziel der Untersuchung der hydraulischen Leitfähigkeit von Spargel ist das Erstellen von Xylem-Anfälligkeitskurven. Dabei wird die kritische Wasserpotenzial-Grenze für das Auftreten von Kavitationen ermittelt. Dies erfolgt durch eine parallele Messung der absinkenden Werte des Wasserpotenzials und der hydraulischen Leitfähigkeit während der Trocknungsverläufe an Triebstücken. Der jedem Wasserpotenzialwert zugeordnete aktuelle Leitfähigkeitswert (L_{akt}) wird in Prozent der artspezifischen maximalen Leitfähigkeit

(L_{\max}) angegeben. L_{akt} wird direkt im Anschluss an die Wasserpotenzial-Messung gemessen. L_{akt} ändert sich je nach dem, wie stark die Leitbahnen der Triebstücke durch Luft-einschlüsse embolisiert und dadurch nicht mehr leitfähig sind. L_{\max} wird ermittelt, nachdem das Triebstück mit entgastem Wasser mit Überdruck zur Beseitigung von Embolien durchspült wurde. Der Leitfähigkeitsverlust von Spargeltrieben (L_h -Verlust) wird dann prozentual angegeben (Gl. 3.10).

$$L_h - \text{Verlust} [\%] = 100 \frac{L_{\max} - L_{\text{akt}}}{L_{\max}} \quad (3.10)$$

Die Zuordnung der Wasserpotenzialwerte zu den Leitfähigkeitsverlustwerten ergibt eine Xylem-Anfälligkeitskurve.

3.3.5.3 Pflanzenmaterial für die hydraulische Leitfähigkeits-Messung

Das Pflanzenmaterial für hydraulische Leitfähigkeits-Messung in den Jahren 2005 und 2006 entstammt von Gefäßpflanzen der Sorten Gijnlim und Grolim aus dem Gewächshaus. Von diesen Pflanzen sind 2005 Voruntersuchungen zur Einflussnahme des pflanzlichen Habitus auf die hydraulische Leitfähigkeit von Trieben durchgeführt worden. Dazu wurden von voll entwickelten Trieben, von welchen die hydraulische Leitfähigkeit gemessen wurde, folgende Triebeigenschaften erfasst (Anhang, Tab.A.2, S. 147):

- Trieblänge
- Seitentrieb-Querschnittsfläche
- Seitentriebposition am Haupttrieb
- Haupttrieb-Aufwuchsreihenfolge

Die Vorversuche ergaben, dass die Position der Seitentriebe an den Haupttrieben und die Chronologie des Muttertrieb-Aufwuchses auf die hydraulische Leitfähigkeit keinen Einfluss haben (Anhang, Abb. A.1, S. 141, Abb. A.2, S. 142). Für einzelne Haupttriebe ist von allen Seitentrieben das Verhältnis zwischen der basalen Trieb-Querschnittsfläche und der Länge der Seitentriebe untersucht worden (Anhang, Abb. A.3, S. 142, Abb. A.4, S. 143). Für die Einheit der Seitentriebe eines Haupttriebes korrelieren die beiden morphologischen Merkmale eng miteinander.

Für die hydraulische Leitfähigkeitsmessung der Spargelpflanzen sind Seitentriebe ähnlicher Länge und Durchmesser, unabhängig von ihrer Position am Haupttrieb und unabhängig von der Auswuchs-Reihenfolge der Haupttriebe, ausgewählt worden. Voll entwickelte Triebe 2. Ordnung wurden mit einem Skalpell unter Wasser dicht am Haupttrieb abgetrennt. Dieser Unter-Wasser-Anschnitt dient zur Vermeidung von Luftblasenentstehung im Trieb aufgrund der Xylemspannung während der Probeentnahme. Die zum Erstellen der An-

fälligkeitskurve benötigte große Breite an Trieb-Wasserpotenzial-Werten wurde durch drei Trocknungsmaßnahmen der Triebe erreicht (Tab.3.2).

Tabelle 3.2: Methoden zum Erstellen von Xylem-Anfälligkeitskurven 2005 und 2006

Nr.	Bezeichnung	Beschreibung	Jahr
1	Tagesgang	Messen von Ψ_{xylem} u. L_{akt} unter Transpirationsbedingungen bewässerter Pflanzen direkt nach Triebentnahme	2005
2	Raumtrocknung	Triebentnahme vor Sonnenaufgang von bewässerter Pflanzen, Messen von Ψ_{xylem} u. L_{akt} nach Transpirationsverlusten unter Raumluft	2006
3	Vor Sonnenaufgang	Triebentnahme vor Sonnenaufgang von gestressten Pflanzen, Messen von Ψ_{xylem} u. L_{akt} im direkten Anschluss	2006

In der Methode 1 ist eine Abnahme des Wasserpotenzials durch die diurnale transpirative Wasserabgabe der Triebe erreicht worden. Der Messzeitraum für diese Proben belief sich von Sonnenaufgang bis zum Nachmittag, an dem das Minimum des Wasserpotenzials gemessen wurde. Für die Methoden 2 und 3 sind ausschließlich Triebe vor Sonnenaufgang entnommen worden.

In der zweiten Methode sind in Anlehnung an die Durchführung von Sperry et al. (1988) ausschließlich Triebe gut bewässerter Pflanzen mit ausgeglichenem Wasserstatus verwendet worden. Die abgetrennten Triebe wurden im Labor für unterschiedlich lange Zeit unter Raumluft zum Trocknen ausgelegt. Die Dauer für eine Änderung des Wasserpotenzials ist in Voruntersuchungen bestimmt worden. Die Triebe sind vor der Wasserpotenzial-Messung in feuchte Plastiktüten gepackt worden, um einen möglichen Wasserpotenzialgradienten innerhalb des Triebes auszugleichen. Mit dieser Methode soll sich die Veränderung der Leitfähigkeit ausschließlich auf den veränderten Wasserstatus des Einzeltriebes, unter Ausschluss eines Einfluss des Wasserhaushaltes der gesamten Pflanze, beziehen.

In der dritten Methode wurden ganze Pflanzgefäße verschiedenen Trocknungszuständen ausgesetzt, um einen weiten Bereich frühmorgendlichen Wasserpotenzials zu bewirken. Die Messung der hydraulischen Leitfähigkeit und des Wasserpotenzials vor Sonnenaufgang lassen Rückschlüsse auf den Trockenstress in der Pflanze aufgrund Bodenwassermangels zu. Triebe der Varianten 1 und 3 sind unmittelbar nach dem Abtrennen der Wasserpotenzial-Messung im angrenzenden Labor unterzogen worden. Das Wasserpotenzial ist als Mittel von drei Trieben 3. Ordnung bestimmt worden. Im Anschluss daran erfolgte ein rascher

Beginn der Messprozedur der hydraulischen Leitfähigkeit.

3.3.5.4 Messprozedur der hydraulischen Leitfähigkeit

Triebe bekannten Wasserpotenzials wurden in ein Wasserbad gleicher Salzkonzentration wie in der Messapparatur untergetaucht und von beiden Enden des Triebes ein Triebsegment einheitlicher Länge zurecht geschnitten worden. Das basale Triebende wurde luftdicht unter Wasser in den Silikonschlauch der Apparatur eingeführt (Abb.3.4). Die gewählte Seg-

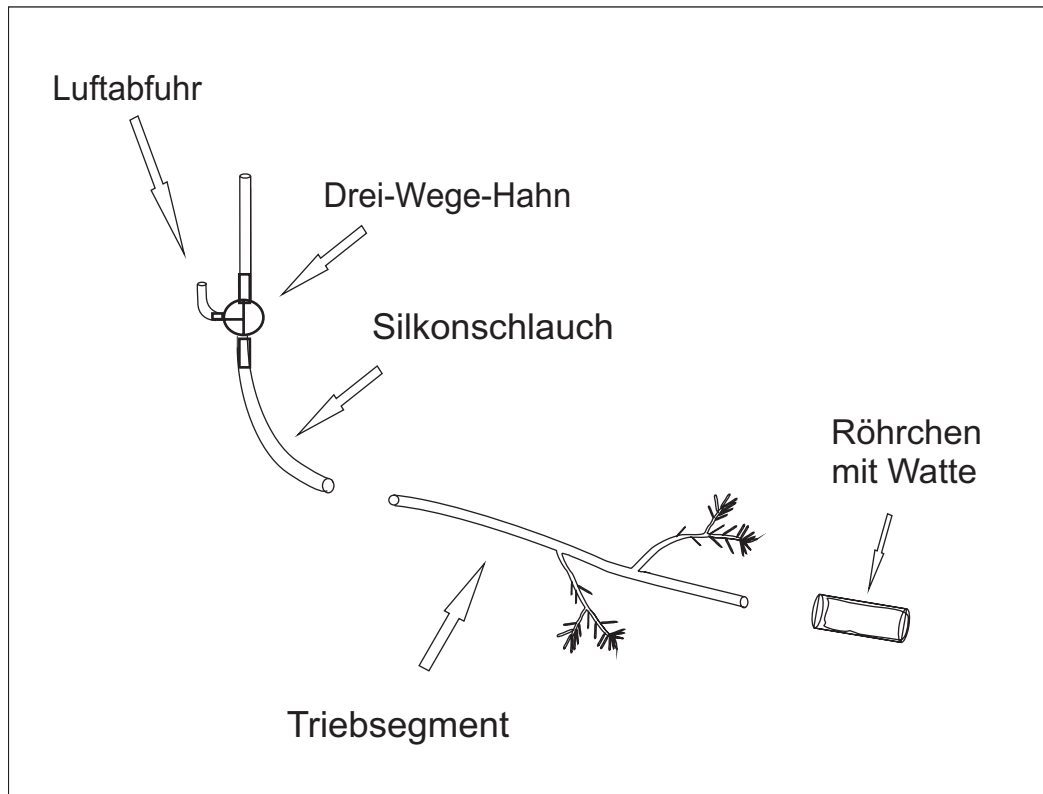


Abbildung 3.4: Detailansicht der hydraulischen Leitfähigkeits-Messapparatur

mentlänge bezieht sich auf die maximale Länge von Xylemgefäßen der Triebe. In einem Vorversuch wurde die Länge des längsten Xylemgefäßes von Spargeltrieben 2. Ordnung nach der Methode von Zimmermann und Jeje (1981) bestimmt.

In einer von der für dünne krautige Spargeltriebe von der Verfasserin abgewandelten Methode wird mittels Lufteinführung in den Trieb überprüft, welche Triebsegmentlänge mindestens gewählt werden muß, um kein angeschnittenes offenes Gefäß während der L_h -Messung zu verwenden. Dem während der Wasserfiltration induzierten Wasserfluss in den Leitbahnen muß ein natürlicher Widerstand durch die Zwischenwände der Xylemgefäße, bei Tracheiden die Perforationsplatten und bei Tracheen die Hoftüpfeln, entgegenwirken. In der Gefäßlängenuntersuchung tritt im Falle offener Leitbahnen die mittels Scholanderbombe eingeführte Luft am gegenüberliegenden Triebende heraus. Der Trieb wurde an

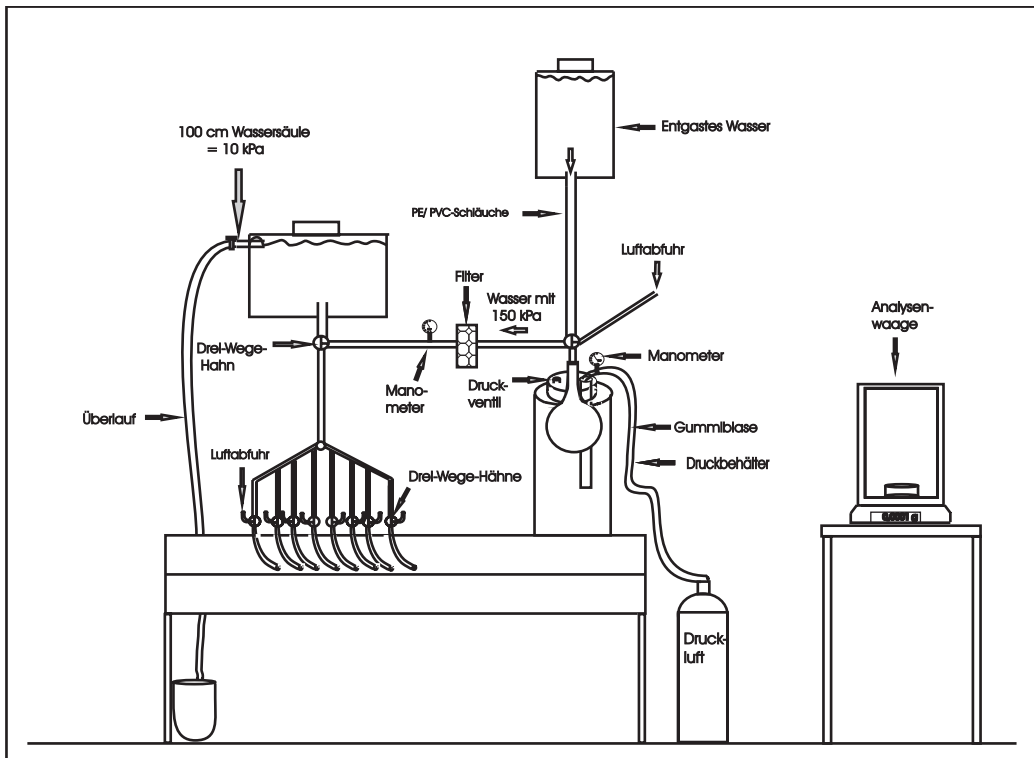


Abbildung 3.5: Messapparatur der hydraulischen Leitfähigkeit von Spargel

beiden Enden mit einer Rasierklinge in nacheinander folgende kürzere Stücke geschnitten. Nach jeder Einkürzung wurde der Luftaustritt unter Wasser überprüft. Nach Erscheinen der ersten Luftblasen wurde die Triebsegmentlänge repräsentativ für die größte Gefäßlänge bestimmt.

Für keinen Trieb der Sorten Gijnlim und Grolim konnte ein längeres Xylemgefäß als 28,2 cm festgestellt werden (Anhang, Tab. A.2, S. 147). Um mit einem Sicherheitspuffer zu arbeiten, werden daher Segmentstücke von 30 cm Länge für die L_h -Messung gewählt.

Zur Messung der hydraulischen Leitfähigkeit von Spargeltrieben wurde in einer speziellen Apparatur (Abb. 3.5) eine Infusionslösung mittels eines gravitationsinduzierten Flusses durch das eingeschlossene Triebsegment geleitet. Die durch den Trieb transportierte Infusionslösung wurde in extra saugfähiger Watte in einem Röhrchen aufgefangen. Nach einer Auffangdauer von 120 s wurde das Exsudat gravimetrisch mit einer Messgenauigkeit von $100 \mu\text{g}$ quantifiziert. Anhand der Masse der durchgeströmten Flüssigkeit, Messdauer und der Trieblänge wurde die hydraulische Leitfähigkeit jedes einzelnen Triebes berechnet (Gl. 3.6). Mit der ersten Messung wird die aktuelle hydraulische Leitfähigkeit (L_{akt}) der Triebe festgestellt. Sie wird beeinflusst durch das Vorhandensein von Kavitationen oder Embolien in den Leitgefäßen. Die zweite Messung erfolgte, nachdem mögliche Lufteinschlüsse durch Überdruck beseitigt wurden und repräsentiert die maximale hydraulische Leitfähigkeit (L_{max}) der Triebe. Der gravitationsinduzierte Fluss wurde durch eine Wasser-

säule ausgelöst. Aus einem Kanister wurde über ein PE- bzw. Silikon-Schlauchsystem ein Rechen mit Flüssigkeit versorgt. An dessen Ende befinden sich die Anschlüsse für Spargeltriebe in paralleler Anordnung und gleicher Höhe. So lag am unteren Ende des Systems in allen acht Ausgängen derselbe Druck an. Dieser Kanister wurde unter Druck über eine PVC-Leitung mit einem in Reihe geschalteter Steril-Membranfilter (0,22 μm und 47 mm Durchmesser) mit der Infusionslösung versorgt. Die Lösung dafür stammte aus einer luftdichten Gummiblase. Diese befindet sich in einem Druckbehälter, welcher durch einen Kompressor unter Druck gesetzt wird. Dadurch wurde die Flüssigkeit aus der Gummiblase in den in Höhe befindlichen Kanister gepresst. Das Befüllen der Gummiblase erfolgte über eine Ab- bzw. Zuleitung, die mit einem weiteren Kanister, der die entgaste Flüssigkeit enthält, verbunden ist.

Der Anspruch an die Infusionslösung ist ein konstanter Wasserfluss durch das Triebstück, ohne künstliche Dehydrierung oder Hydrierung des Xylem umgebenden Mesophylls. Über den Einfluss der Zusammensetzung und der Konzentration der Infusionslösung liegen bereits Untersuchungen vor (Sperry et al., 1988; Zimmermann, 1978; Van Ieperen, Van Meerem & Van Gelder, 2000). Die besten Ergebnisse hinsichtlich der Vermeidung eines Abfalls der hydraulischen Leitfähigkeit über eine längere Messperiode wurden bei verschiedenen Pflanzengattungen in einem Konzentrationsbereich von 10 bis 100 mM KCl erzielt. Für die Infusion von krautigen Spargeltrieben wurden bei einer Konzentration von 10 mM KCl bereits konstante Wasserfiltrationsraten erreicht und somit ein stetiger Verlauf der hydraulischen Leitfähigkeit gesichert (Anhang, A.9, A.10).

Die Verwendung von entgastem Wasser ist unabdingbar (Sperry et al., 1988). Jegliche Art von gelöstem Gas kann unter Veränderung der Druckverhältnisse der Flüssigkeit entweichen und Kavitationen und folglich Embolien in den Leitbahnen der Triebstücke auslösen. Entgast wurde das destillierte Wasser durch das Ansetzen eines Vakuums, bis die Konzentration von gelöstem Sauerstoff als Indikator für den Gasaustrieb unter 10 % lag. Dieser Vorgang wurde unterstützt durch starkes Wirbeln des Wassers mittels eines Magnetrührers. Eine Vakuumpumpe führt die Gase schließlich aus dem Luftraum ab. Der Membranfilter erfüllt neben der Sterilisierung der Infusionslösung auch die Aufgabe des Entgasens. Größere Gasmoleküle, wie das der Kohlensäure, werden durch den Filter abgefangen.

Nach Sperry et al. (1988) wird für die Messung der hydraulischen Leitfähigkeit ein Druck von 10 kPa auf die Infusionslösung an der Trieböffnung ausgeübt. Zur Optimierung der Wasserfiltrationsrate von Spargeltrieben sind methodische Vorversuche mit Druckgradienten von 2,5 bis 10 kPa durchgeführt worden. Bei einem Δp von 10 kPa wurden die stabilsten Filtrationsraten ermittelt (Anhang, A.6, A.7, A.8, A.9). Ein Überdruck von 70 kPa erwies sich als ausreichend, um Lufteinschlüsse vollständig herauszuspülen. Der Beleg für die vollständige Eliminierung von Kavitationen und Embolien sowie die richtige Wahl der Infusionslösung ist die konstante Flussrate der maximalen Leitfähigkeit während großer Messzeiträume (Anhang, A.10). Auch nach mehrmaligem Wiederholen des Spülvorganges

mit einem Überdruck von 70 kPa änderte sich die maximale hydraulische Leitfähigkeit nur unwesentlich (Anhang, A.11).

Im Anschluss an die Untersuchung wurden die Durchmesser zur Ermittlung der triebflächen-spezifischen hydraulischen Leitfähigkeit bestimmt.

3.3.6 Gaswechselformung

3.3.6.1 Stomatäre Wasserdampfabgabe und CO₂-Aufnahme

Objekte der Gaswechselformung sind die stomatäre Wasserdampfabgabe und die Kohlendioxidaufnahme. Die Höhe der beiden Diffusionsströme wird über die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf bestimmt. Diese Größe ist eng korreliert mit der stomatären Spaltenweite (Meidner & Mansfield, 1968). Durch die Regulierung der Spaltöffnungsweite ist die Pflanze in der Lage, ihre transpirative Wasserabgabe entsprechend den Möglichkeiten und Bedürfnissen ihres Wasserhaushaltes anzupassen. Das Mikroklima, Differenzen der CO₂-Konzentration und der Wasserzustand der Pflanze beeinflussen den Stomataapparat. Veränderte Licht-, Luftfeuchte und Temperatur-Bedingungen, Änderungen im blattinternen CO₂-Gehalt und hormonelle Ferninformationen bis aus dem Wurzelraum der Pflanze lösen Stoffwechselformungen in den Schließzellen aus (Lösch, 2003).

Mit der Erfassung der molaren Durchflussraten von H₂O und CO₂ kann die Blattleitfähigkeit als Maß des stomatären Öffnungsgrades abgeleitet werden (Caemmerer & Farquhar, 1981). Anhand dieses Parameters wird die Reaktionsweise der Stomata untersucht, mit welchen Spargelpflanzen auf Veränderungen des Wassergehaltes im Boden und in der Atmosphäre den Wasserhaushalt regulieren. Die Steuerung der Blattleitfähigkeit dient dazu, den Wasserverlust während der CO₂-Aufnahme so gering wie möglich zuhalten. Die Reaktionsschwelle, die Geschwindigkeit und die Wirksamkeit der stomatären Regulation ist artspezifisch (Lösch, 2003) und soll für die Spezies *Asparagus officinalis* L. und differenziert für die Sorten Grolim und Gijnlim ermittelt werden. Die dazu parallel erfassten Änderungen im System Boden-Pflanzen-Atmosphäre geben Aufschluss über die stomatäre Empfindlichkeit diese Änderungen wahrzunehmen.

3.3.6.2 Gaswechselformung-System

Der Gasaustausch von Spargeltrieben wird mit einem *Steady-State* Porometer GFS 3000 (Firma Walz GmbH) durchgeführt. Dieses Gaswechselformung-System registriert den Gaswechsel der Versuchspflanzen in einem dynamischen Gleichgewichtszustand, der sich bei der Messung innerhalb weniger Minuten einstellt (Willert et al., 1995). *Steady-State* Messungen werden benutzt, um eine größere Anzahl nicht kontinuierlicher Messungen an verschiedenen Spargeltrieben durchzuführen. Die Phyllokladien werden bei hinreichend hoher Luft-Durchflussrate unter nahezu konstanten Umgebungsbedingungen gehalten. In der Messkuvette wird die Blattgrenzschicht durch turbulente Strömungen, erzeugt durch einen

Ventilator, stark reduziert. Die üblicherweise auf die Blattfläche (A) bezogene Netto- CO_2 -Austauschrate und die Transpirationsrate berechnen sich jeweils aus der molaren Durchflussrate (f) und der mit dem Infrarot-Gasanalysator (IRGA) gemessenen CO_2 - bzw. Wasserdampf-Molenbruchdifferenz ($\Delta \chi \text{CO}_2$ bzw. $\Delta \omega$) (Gl. 3.11). Für das Assimilationsorgan des Spargels ist die Oberfläche aufgrund der Riefen in der Epidermis nicht exakt zu bestimmen. Diese Längsrillen stellen eine Oberflächenvergrößerung und somit eine Erhöhung der Stomataanzahl dar. Mit herkömmlichen Methoden der Oberflächenbestimmung sowie speziellen Bildanalyse-Programmen zur Erfassung von Länge, Fläche und Volumen (WinRHIZO, Regent Instruments Inc.) ist diese Struktur nicht zu erkennen. Daher stellt die Triebtrockenmasse [g] hier die sinnvollere Bezugsgröße für die Gaswechselfparameter dar (Gl. 3.12). Herkömmliche Berechnung der Netto- CO_2 -Austauschrate (J_{CO_2}):

$$J_{\text{CO}_2} = \frac{\Delta \chi \text{CO}_2 f}{A} \quad (3.11)$$

Neue Berechnung der Netto- CO_2 -Austauschrate:

$$J_{\text{CO}_2} = \frac{\Delta \chi \text{CO}_2 f}{g} \quad (3.12)$$

Für die Berechnung der Transpirationsrate ($J_{\text{H}_2\text{O}}$) muss zuerst die Wasserdampfmolenbruchdifferenz $\Delta \omega$ aus der Luftfeuchtedifferenz nach Caemmerer und Farquhar (1981) berechnet werden. Die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf wird dann aus der Transpirationsrate $J_{\text{H}_2\text{O}}$ und $\Delta \omega$ bestimmt als

$$g_{\text{H}_2\text{O}} = J_{\text{H}_2\text{O}} \Delta \omega \quad (3.13)$$

Die Wasserdampfmolenbruchdifferenz zwischen Blattinnerem und Außenluft wird aus den erfassten Parametern Blatttemperatur, Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit in der Küvette und dem Luftdruck berechnet. Dieses Wasserdampfdruckdefizit zwischen Blatt und Atmosphäre wird hier als VPD abgekürzt und in der Einheit Pa kPa^{-1} angegeben. Eine ausführliche Beschreibung und Funktionsweise des *Steady-State* Porometers GFS 3000 (Firma Walz GmbH) sind dem Betriebshandbuch „Portable Gas Exchange Fluorescence System GFS-3000“ (www.walz.com, September 2007) zu entnehmen. Das Messprinzip erklären und eine Diskussion der Fehlerquellen geben Willert et al. (1995).

3.3.6.3 Gaswechsel-Messmethode

Die Gaswechselfmessungen von Spargel sind mit voll entwickelten Phyllokladien an sonnenexponierten Trieben 3. Ordnung im Gewächshaus vorgenommen worden. Dazu sind kurze Triebe mit ca. 60 – 100 Phyllokladien und einer TM von 10 bis 20 mg in eine Messküvette von 8 cm^2 Fläche eingespannt worden. Um nahezu konstante Umweltbedingungen zu erhalten, wurden Messungen immer um die gleiche Mittagszeit an strahlungsstarken Tagen

durchgeführt. Gegen 13 Uhr ist eine maximale Assimilationsleistung von Spargeltrieben zu erwarten (Guo et al., 2002). Eine konstante Raumluftzusammensetzung gewährleistete ein weißer 5 l-Mischbehälter, in den die in zwei m Höhe angesaugte Umgebungsluft geleitet wurde, bevor sie die Küvette durchströmte. Der Mischbehälter wurde immer am Messort aufbewahrt. Ca. zwei Stunden vor Messbeginn ist das Schlauchsystem der Messapparatur mit Umgebungsluft durchspült worden. Die Luft-Durchflussrate in der Küvette betrug $750 \mu\text{mol s}^{-1}$, die Ventilatorgeschwindigkeit erwies sich auf einer mittleren Stufe (5) als sinnvoll. Eine konstante Lichtstärke in der Messküvette mit einer Photonenflussdichte (PPFD) von $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lieferte ein LED-Lichtadapter (3040 L, Walz GmbH). Die gewählte PPFD entspricht der mittleren mittäglichen Lichtstärke im Gewächshaus. Für diesen Bereich sind in vorab erstellten Lichtsättigungskurven für beide Spargelsorten unter ähnlicher Temperatur und Luftfeuchte gesättigte J_{CO_2} ermittelt worden. Für die bei $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ vorliegende gesättigte J_{CO_2} sind für Spargel maximale Netto-Assimilationsraten zu messen (Faville et al., 1999). Die gewählte CO_2 -Konzentration von $466 \text{ ppm} \pm 3 \text{ ppm}$ entsprach jener des Gewächshauses. Der apparative Nullwert der Küvette zwischen dem Referenz- und Probegas-Analysator ist vor Beginn der Messungen sowie viertelstündlich zwischen den Messungen bestimmt worden, um die Messwerte gegen diesen Nullwert zu korrigieren. Messwerte wurden erfasst, wenn die abgeglichenen CO_2 - und H_2O -Konzentrationen in der Küvette für mindestens eine Minute konstant blieben. Am Ende jeder Einzelmessung wurde der Trieb abgetrennt und anschließend dessen Trockenmasse bestimmt. Für alle Pflanzen sind pro Messtermin drei Wiederholungen mit Trieben an verschiedenen Haupttrieben durchgeführt worden. Während der wöchentlichen Messperiode ist jede Pflanze von einem bewässerten Zustand, mit einer Bodensaugspannung von $> -100 \text{ hPa}$ bis zu einem stark gestressten Zustand, mit einer Bodensaugspannung von $< -800 \text{ hPa}$, untersucht worden.

Der Untersuchungszeitraum umfasste die Vegetationsperiode voll entwickelter Triebe. Erster Messzeitpunkt war Ende Juni 2006, letzter Anfang Oktober vor Beginn der Seneszenz des Laubes. Die Experimente fanden in drei Phasen der Vegetationsperiode statt. Im Frühsommer in den Kalenderwochen (KW) 25 und 26, im Hochsommer in den KW 30 und 31 sowie im Spätsommer KW 37 und 38. Hintergrund der zeitperiodischen Aufteilung war ein möglicher Einfluss des Pflanzenalters und der jahreszeitlich abhängigen Witterung auf den Regelmechanismus der Stomata.

Ein Effekt der Strahlungsintensität photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) wurde durch Steuerung der Lichtstärke ausgeschlossen. Temperatur und Luftfeuchte wurden in der Messküvette erfasst und gingen als Einflussfaktor Wasserdampfdruckdefizit zwischen Trieb und Luft (VPD) in die Datenauswertung ein. Der Faktor Triebalter wurde eliminiert durch die Auswahl von Trieben ähnlichen Alters, welche durch die kontinuierliche Neutriebbildung bei Spargel während der gesamten Vegetationsperiode gewährleistet ist. Es gilt den Alterseffekt der ganzen Pflanze zu überprüfen, und damit einhergehend Änderungen der

Gesamtlaub- und Wurzelmasse sowie des endogenen Rhythmus.

3.3.7 Vermessen der Stomatalänge und -dichte

Zur morphologischen Analyse der Spaltöffnungen von *Asparagus officinalis* L. cv. Gijnlim und cv. Grolim ist die Epidermis von Phyllokladien und Stängeln vermessen worden. Dazu wurden von drei Pflanzen je Sorte Gewebepartien von neun definierten Positionen am Spargelsspross mit einer Präzisionspinzette (0,34 mm Breite, Fa. Dumont, Schweiz) entnommen. Die Proben waren an der Basis, der Mitte und der Triebspitze von Seitentrieben lokalisiert. Diese Seitentriebe entstammten der Basis, der Mitte und nahe der Triebspitze der Hauptachse. Die mikroskopischen Vermessungen der Spaltöffnungen wurden mit einem Stereomikroskop durchgeführt und mit einer CCD Kamera dokumentiert (Fa. Leitz Wetzlar). Ermittelt wurden die Stomatadichte pro mm² Epidermis und die Länge des stomatären Spaltes (μm) von insgesamt 452 Stomata.

3.4 Statistische Auswertung

Statistische Analysen sind mit „R: A Language and Environment for Statistical Computing“ durchgeführt worden. Alle Ergebnisse sind auf Normalverteilung und Homoskedastizität (Varianzhomogenität mit dem *Levene-Test*) getestet. Die einfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) wurde ausschließlich zur Auswertung der normalverteilten varianzhomogenen Stomatacharakteristik eingesetzt. Darin ist die Grenzdifferenz mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% ($\alpha = 0,05$) unter Anwendung des *Tukey-Tests* ermittelt worden. Zur Erkennung von Zusammenhängen in den Gaswechselformen sind Produkt-Moment-Korrelationen (*Pearson*'sche Korrelationskoeffizient r) sowie nichtlineare und lineare Regressionsanalysen durchgeführt worden. Lag eine nichtnormalverteilte, varianzhomogene Grundgesamtheit vor, sind verteilungsfreie Verfahren angewandt worden. Für alle Ergebnisse der Wasserpotenzial- und Bodenmatrixpotenzialmessung, hydraulischen Leitfähigkeitsmessungen und Gaswechselformen konnten ausschließlich parameterfreien Tests eingesetzt werden. Mit dem Kruskal-Wallis Rangsummentest für unverbundene Stichproben (H-Test) wurde auf signifikante Unterschiede für mehrere Stichproben (Faktorstufen) geprüft. Der *Nemenyi-Test* als *Post-Hoc-Test* für unabhängige Stichproben stellte das Verfahren für multiple Vergleiche der anhand des H-Tests signifikant unterschiedlichen Grundgesamtheiten dar. Signifikante Gruppen bei Untersuchungen mit mehreren Versuchsgliedern sind durch Buchstaben bzw. Sternchen gekennzeichnet worden. Der *U-Test* von *Mann* und *Whitney* wurde für einen Lagevergleich zweier unabhängiger Stichproben eingesetzt. Für ungleiche Stichprobenumfänge sind beide parameterfreien Test auch für unbalanzierte Fälle einzusetzen. Das Konfidenzintervall P wurde in Form eines Signifikanzniveaus angegeben. $P > 0,05$ bedeutet nicht signifikant, $P \leq 0,05$ signifikant (*), $P \leq 0,01$ hoch signifikant (**) und $P \leq 0,001$ als höchst signifikant (***).

4 Ergebnisse

4.1 Wasserkapazität des Bodens

Aus der Beziehung Saugspannung [hPa] und Wassergehalt [Vol%] leitet sich eine für Sandböden typische pF-Kurve ab (Abb.4.1). Dem Boden wurde Wasser entzogen, dabei verläuft beim Sandboden die pF-Kurve zunächst flach. Dieser flache Verlauf im Bereich von 20 bis 30% Wassergehalt weist auf nur relativ schwach gebundenes Wasser hin. Folglich nahm die Wasserkapazität nur langsam ab. Mit einem Absinken der Bodenfeuchte von ca. 19 auf 7% wurde das Wasserhaltevermögen des Boden stärker reduziert. Die Saugspannung nahm bei einem trockenen Boden mit weniger als 7% Wassergehalt exponentiell ab, denn das restliche Wasser war mit steigender Bindungsstärke gebunden. Die Wasserkapazität erreichte bei nur noch geringer Abnahme des Wassergehaltes (um ca. 2 Vol%) ein Minimum bei pF gleich 2,9. Dies entspricht einer Bodensaugspannung von -840 hPa.

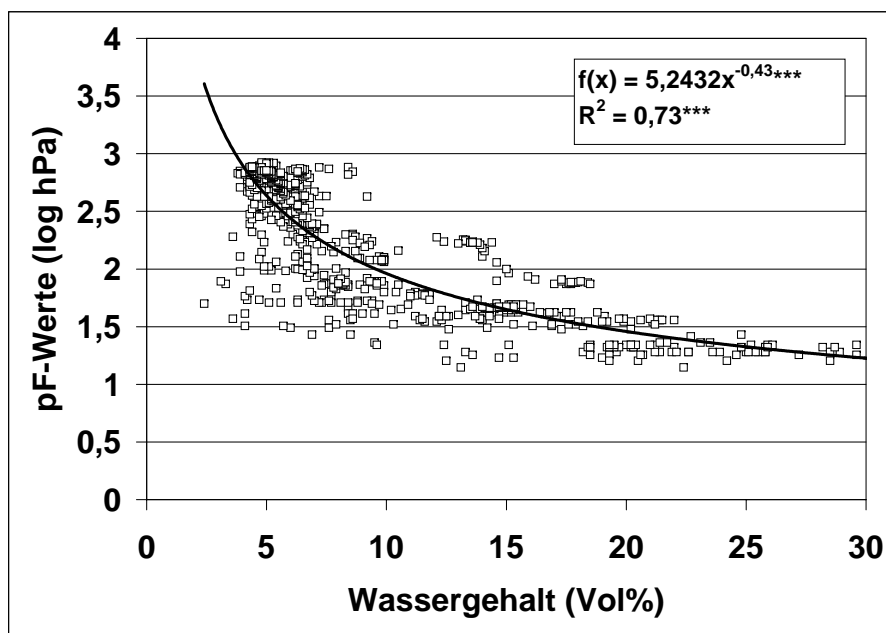


Abbildung 4.1: pF-Werte und Wassergehalt des Sandbodens von 15 l-Töpfen aus Gefäßversuchen in den Jahren 2005 und 2006 (n=1445)

4.2 Wasserpotenzial von Boden und Pflanze

Das pflanzliche Wasserpotenzial (Ψ_{xylem}) und das Bodenmatrixpotenzial (Ψ_{Boden}) wurden während der experimentellen Trocknung der Gefäße täglich unter nicht-transpirativen Bedingungen vor der Morgendämmerung gemessen. Nach Pammenter und Willigen (1998) ist die Beziehung zwischen frühmorgendlichem Wasserpotenzial (Ψ_{PD}) und Ψ_{Boden} in einem exponentiell-sigmoiden Regressionsmodell beschrieben (Abb. 4.2).

In gut versorgten Spargelpflanzen herrschte ein Ψ_{PD} von $-0,3$ MPa vor. Für die Sorten Grolim und Gijnlim trat ein Schwellenbereich bei einer Bodensaugspannung zwischen -600 und -700 hPa auf, ab dem Ψ_{PD} schlagartig abnahm. Für 'Grolim' veränderte sich der pflanzliche Wasserstatus bei einer geringfügig höheren Bodensaugspannung von ca. -570 hPa als für 'Gijnlim' bei ca. -600 hPa. Das Ψ_{xylem} von Pflanzen der Sorte Gijnlim erreichte hingegen bei höherer Bodenfeuchte von ca. -650 hPa bereits niedrige Werte, wohingegen von 'Grolim' dieses Ψ_{xylem} -Niveau bei etwa -800 hPa erreichten.

Die Streuung der Ψ_{PD} -Werte im niedrigen Bodensaugspannungsbereich ist vermutlich auf die Variabilität zwischen den Pflanzenindividuen zurückzuführen. Die abweichenden Wertepaare können nicht der Sorte, einem Messtermin oder der Vegetationszeit zugeordnet werden. Je nach Spargeltrieb schwankten die Ψ_{PD} -Werte unterhalb von ca. -650 hPa zwischen $-0,64$ und $-2,15$ MPa.

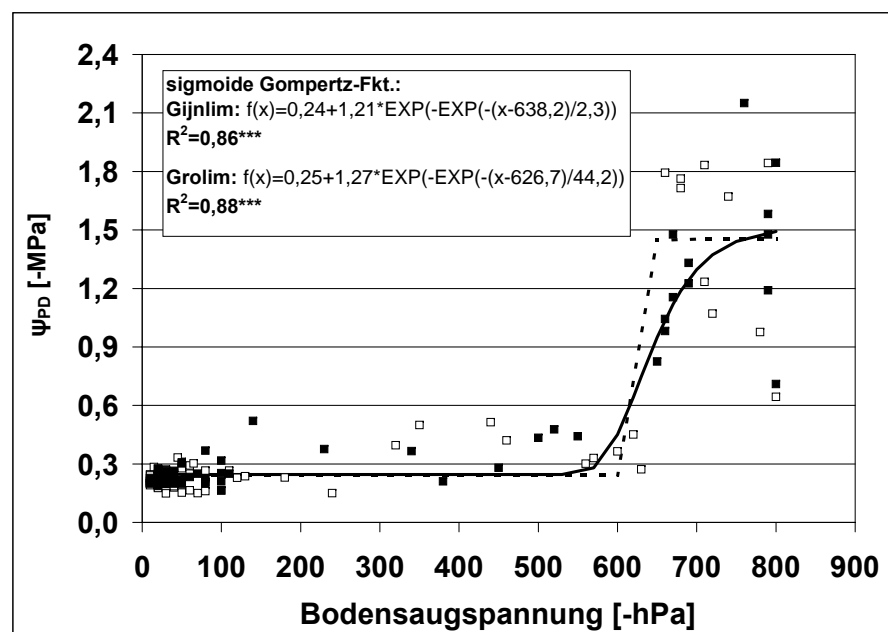


Abbildung 4.2: Veränderung des frühmorgendlichen Wasserpotenzials von *Asparagus officinalis* L. mit der frühmorgendlichen Bodensaugspannung; 'Grolim' (gefüllte Quadrate, $n=61$) und 'Gijnlim' (offene Quadrate, $n=81$). Regressionskurve für 'Gijnlim': unterbrochene Linie; für 'Grolim' durchgezogene Linie

Die aktuelle Wasserverfügbarkeit der Gefäße für die Pflanzen zum Zeitpunkt der Gaswechselformung wird mit der mittäglichen Bodenfeuchte wiedergespiegelt. Die mittäglichen Ψ_{Boden} -Werte werden auf einen Zusammenhang mit den frühmorgendlichen Wasserpotenzialwerten überprüft (Abb.4.3). In Anlehnung an Pammenter und Willigen (1998) wird auch die Beziehung zwischen frühmorgendlichem Wasserpotenzial (Ψ_{PD}) und mittäglicher Bodensaugspannung für beide Sorten mit einer sigmoiden Gompertz-Funktion angegeben. Der Vergleich dieser Beziehung mit der in Abb.4.2 soll klären, wie stark sich Änderungen der Bodensaugspannung zwischen Morgen und Mittag auf den Gaswechsel auswirken können. Ψ_{PD} und Ψ_{Boden} mittags verhalten sich ähnlich zueinander wie Ψ_{PD} und Ψ_{Boden} morgens. Für eine Beurteilung der Einflussnahme der Bodenfeuchte auf den Gaswechsel kann zusätzlich zur frühmorgendlichen auch die aktuell vorherrschende Bodensaugspannung herangezogen werden.

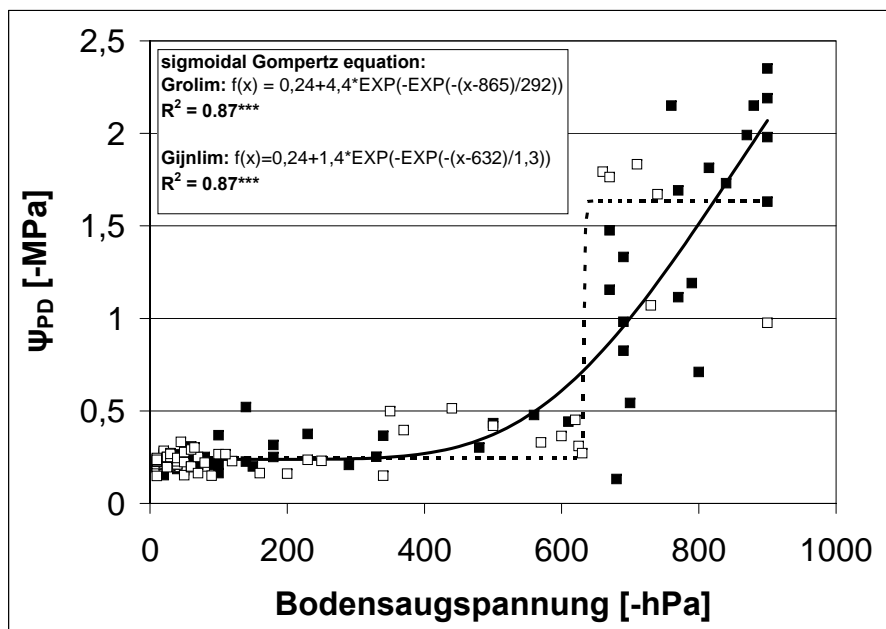


Abbildung 4.3: Beziehung zwischen dem frühmorgendlichen Trieb-Wasserpotenzial und der mittäglichen Bodensaugspannung von 'Gijnlim' (offene Quadrate, n=107) und 'Grolim' (gefüllte Quadrate, n=90). Regressionskurve für 'Gijnlim': gestrichelte Linie; für 'Grolim' durchgezogene Linie

4.3 Druck-Volumen-Kurven

Während der beiden Messzeiträume sind von jeweils drei Pflanzen der Sorten Grolim und Gijnlim bei vier Trieben die Turgornullpunkte (TNP) bestimmt worden (Abb. 4.4, 4.5, 4.6, 4.7). Die gesättigten Triebe wiesen zu Beginn ein einheitliches Wasserpotenzial von $-0,3$ MPa auf (vgl. in Graphiken $\frac{1}{\Psi} = 3,3 \text{ MPa}^{-1}$). Der durch das Auspressen von Wasservolumen simulierte Wasserverlust in Trieben resultiert für alle Spargeltriebe in ähnlichen Druck-Volumen-Beziehungen. Mit starkem Absinken des Wasserpotenzials nahm das RWD nur langsam zu. Die zu Anfang der Vegetationsperiode untersuchten Triebe von 'Gijnlim' (Abb. 4.4) erreichten den TNP bei einem Ψ_{xylem} von $-1,4$ MPa und einem RWD von 15%. Zum gleichen Messzeitpunkt trat der TNP für 'Grolim'-Triebe (Abb. 4.5) bereits bei Ψ_{xylem} von $-1,1$ MPa und einem vergleichbaren RWD von 14% auf. Für Sommertriebe beider Sorten (Abb. 4.6, 4.7) hat sich gezeigt, dass der Turgorverlust erst bei sehr viel geringerem Wasserpotenzial von $-2,1$ MPa eingetreten ist als zu Vegetationsbeginn. Das relative Wasserdefizit des Gewebes lag beim Welkepunkt für beide Sorten mit 12% niedriger als im Frühjahr. Das Ψ_{II} im Gewebe von Sommertrieben lag für beide Sorten mit $-2,1$ MPa deutlich niedriger als beim TNP für Spargelgewebe im Frühjahr ('Gijnlim': $-1,4$ bzw. 'Grolim': $-1,1$ MPa).

Der absolute Wassergehalt der untersuchten Triebe im Frühjahr und im Sommer wurden miteinander verglichen (Anhang, Tab. A.1, S. 144). Sommertriebe beider Sorten weisen einen signifikant höheren absoluten Wassergehalt [g] bei Wassersättigung auf. Diese Begebenheit ist in einem höheren Anteil osmotisch wirksamer Substanzen in Sommertrieben begründet.

Die Sorten unterschieden sich in den Wasserzustandsparametern Ψ und RWD beim TNP zu Beginn der Vegetationsperiode. In jungen Trieben von 'Gijnlim' setzte der Ausfall des Druckpotenzials erst bei einem um $0,4$ MPa niedrigerem Ψ ein als von 'Grolim'. Das osmotische Potenzial war demzufolge in 'Gijnlim'-Trieben höher als in 'Grolim'-Trieben. Bei gleichem Wasserversorgungsstatus wies 'Grolim' ein höheres relatives Wasserdefizit auf als 'Gijnlim'. Die Eigenschaft von 'Gijnlim', bei gleichem Trockenheitszustand das Wasser länger im Gewebe zu speichern als 'Grolim', verlor sich in der Mitte der Vegetationsperiode im Juli 2006.

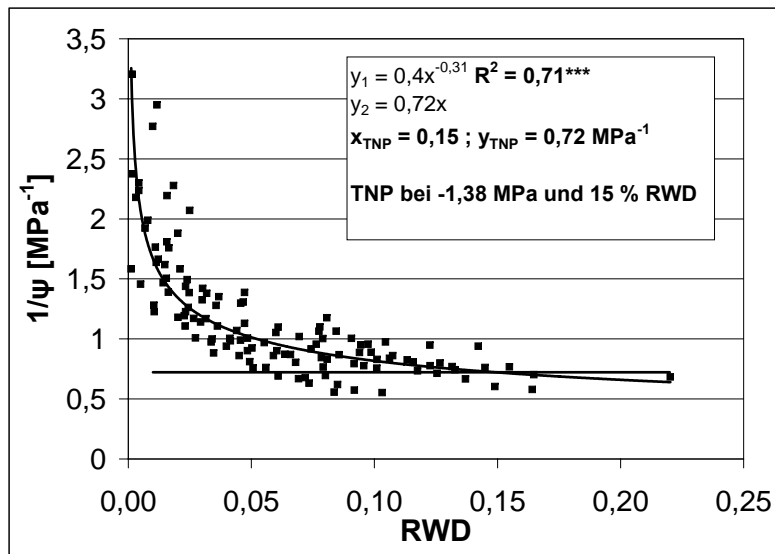


Abbildung 4.4: Druck-Volumen Kurve von drei 'Gijnlim'-Pflanzen und jeweils vier Trieben im Frühjahr 2006

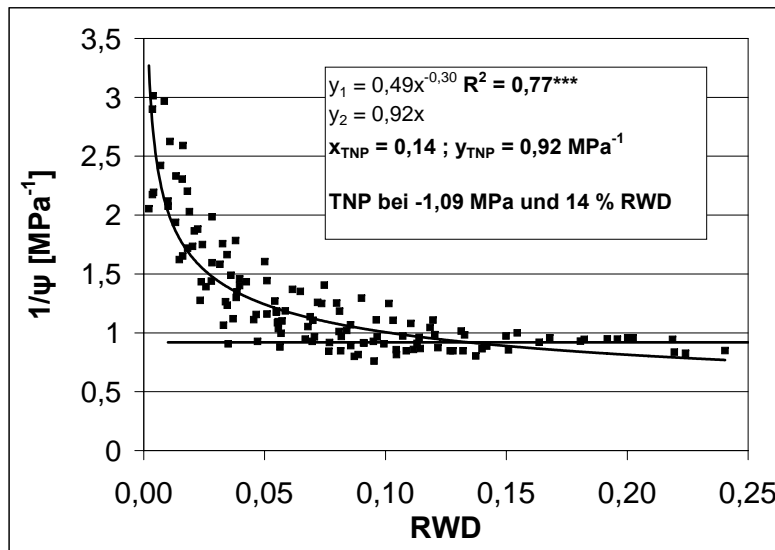


Abbildung 4.5: Druck-Volumen Kurve von drei 'Grolim'-Pflanzen und jeweils vier Trieben im Frühjahr 2006

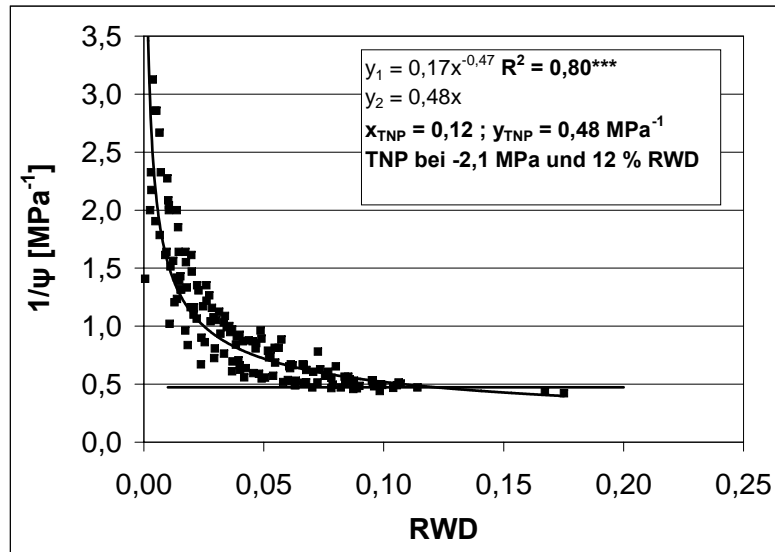


Abbildung 4.6: Druck-Volumen Kurve von drei 'Gijnlim'-Pflanzen und jeweils vier Trieben im Sommer 2006

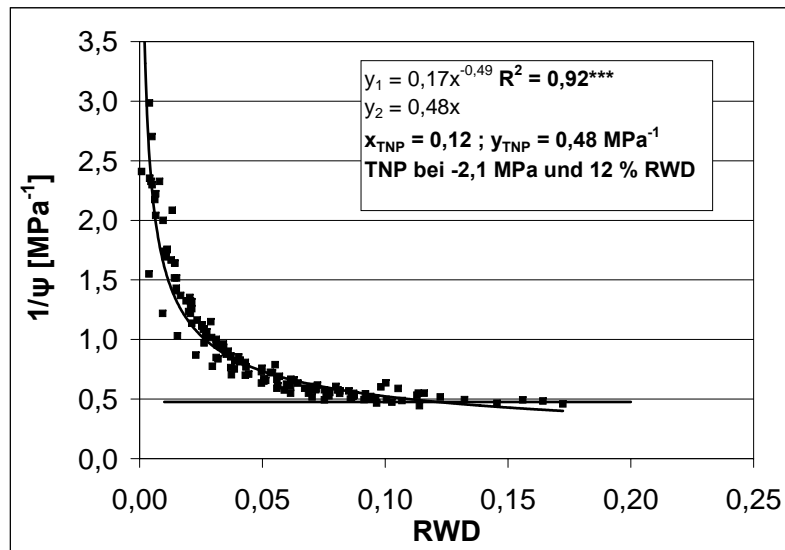


Abbildung 4.7: Druck-Volumen Kurve von drei 'Grolim'-Pflanzen und jeweils vier Trieben im Sommer 2006)

4.4 Hydraulische Leitfähigkeit

4.4.1 Triebeigenschaften

In Vorversuchen 2005 sind Zusammenhänge zwischen morphologischen Ausprägungen der Spargeltriebe und der hydraulischen Leitfähigkeit von Triebsegmenten untersucht worden. In Regressionsanalysen konnte kein Einfluss der Seitentriebposition am Haupttrieb, der Aufwuchsreihenfolge der Haupttriebe und somit des Triebalters auf die spezifische L_h nachgewiesen werden (Anhang, Abb. A.1, S. 141, A.2, S. 142).

Untersuchungen der Wachstumsallometrie von Seitentrieben einzelner Haupttriebe ergab ein enges positives Verhältnis zwischen der Seitentrieblänge und der -querschnittsfläche (Anhang, Abb. A.4, S. 143, S. 142). Diese enge Beziehung gilt ausschließlich für einen kompletten Haupttrieb eines Pflanzenindividuums. Für Seitentriebe unterschiedlichen Ursprungs (Pflanze, Haupttrieb) gilt dieser Zusammenhang zwischen den beiden morphologischen Größen nicht (Anhang, Abb. A.5, S. 143).

Diese Verhältnismäßigkeiten der Seitentrieb-Morphologie veranschaulichen, dass das laterale Triebwachstum an der Haupttriebachse ein in sich geschlossenes ontogenetisches System bildet. Der kausale Zusammenhang zwischen dem Triebdurchmesser und der Trieblänge weist auf eine Funktion der Seitentrieb-Morphologie in der Wasserversorgung der Seitentriebe hin. Ein Haupttrieb besitzt unterschiedlich dicke und somit lange Seitentriebe. Je größer die Querschnittsfläche der Seitentriebe eines Haupttrieb angelegt wurde, desto mehr transpirierende Phyllokladien konnten an diesem Trieb ausgebildet werden. Diese erforderten eine höhere Wasserversorgung als dünne kurze Triebe mit weniger Assimilationsorganen.

Die Seitentrieb-Querschnittsfläche (QS) stellt somit einen Indikator für die hydraulische Leitfähigkeitsleistung dar und wird für die Bestimmung der spezifischen hydraulischen Leitfähigkeit herangezogen. Die Triebquerschnittsfläche der Triebe von 'Grolim' war in allen Untersuchungen 2005 und 2006 signifikant höher als von Trieben der Sorte Gijnlim (Anhang, Tab. A.2, S. 147).

4.4.2 Maximale Leitfähigkeit

Die Wassertransportleistung der Triebe von *Asparagus officinalis* L. wurde als quantitative Größe des Wasserleitystems ermittelt. Die maximale hydraulische Leitfähigkeit (L_{max}) von den Sorten Gijnlim und Grolim entspricht der axialen Wasserleitfähigkeit in den Versuchsjahren 2005 und 2006 (Tab. 4.1). Triebe von 'Grolim' wiesen in allen Untersuchungen eine höhere L_{max} auf als 'Gijnlim'. Die maximale Leitfähigkeit, bezogen auf die Triebquerschnittsfläche (QS), stellt eine vom Triebdurchmesser unabhängige Kenngröße dar. Anhand dieser triebquerschnittsflächen-spezifischen hydraulischen Leitfähigkeit (L_{QS}) wurden Triebe der Sorten Gijnlim und Grolim in ihrer Leitungs-Leistungsfähigkeit miteinander verglichen.

Tabelle 4.1: Maximale hydraulische Leitfähigkeit (L_{\max}) [$\text{m}^4 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$] und querschnittsflächen-spezifische Leitfähigkeit (L_{QS}) [$\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$] der Seitentriebe von 'Gijnlim' und 'Grolim' Methode 1: Tagesgang, Methode 2: Raumtrocknung, Methode 3: Vor Sonnenaufgang

Methode /Jahr	Größe	'Grolim'	'Gijnlim'	$P \leq 0,05$
1 2005	L_{\max}	$16 \cdot 10^{-10} (\pm 1,8 \cdot 10^{-09})$	$9,6 \cdot 10^{-10} (\pm 8,1 \cdot 10^{-10})$	ns, ¹
	L_{QS}	$3,1 \cdot 10^{-04} (\pm 2,2 \cdot 10^{-04})$	$3,6 \cdot 10^{-04} (\pm 2,7 \cdot 10^{-04})$	ns
	n	21	38	
2 2006	L_{\max}	$2,1 \cdot 10^{-07} (\pm 1,4 \cdot 10^{-07})$	$1,2 \cdot 10^{-07} (\pm 4,8 \cdot 10^{-08})$	**
	L_{QS}	$6,3 \cdot 10^{-04} (\pm 3,8 \cdot 10^{-04})$	$4,9 \cdot 10^{-04} (\pm 2,6 \cdot 10^{-04})$	ns
	n	16	15	
3 2006	L_{\max}	$3,1 \cdot 10^{-07} (\pm 1,7 \cdot 10^{-07})$	$2,0 \cdot 10^{-07} (\pm 1,1 \cdot 10^{-07})$	**
	L_{QS}	$8,1 \cdot 10^{-04} (\pm 3,8 \cdot 10^{-04})$	$6,5 \cdot 10^{-04} (\pm 3,4 \cdot 10^{-04})$	*
	n	37	40	
¹ : signifikant für $P \leq 0,1$				

Die im Jahr 2005 ermittelten maximalen Leitfähigkeitswerte entstammen Untersuchungen an Pflanzen im Tagesverlauf. Darin wiesen die Sorten Gijnlim und Grolim in der L_{QS} keine signifikanten Unterschiede auf (Tab. 4.1). Im Versuchsjahr 2006 ist die L_{h} bewässerter Triebe unter Lufttrockenbedingungen und von trockengestressten Trieben unter frühmorgendlicher Bodentrockenheit erfasst worden. Triebe von 'Grolim' zeigten eine höhere L_{QS} als von 'Gijnlim'.

4.4.3 Xylem-Anfälligkeitskurven

Mit der parallelen Untersuchung der hydraulischen Leitfähigkeit und des Wasserpotenzials von Spargeltrieben wurden Xylem-Anfälligkeitskurven erstellt. Nach Pammenter und Willigen (1998) wird die Anfälligkeit des Xylems für Kavitationen in einem Modell mit einer exponentiell-sigmoiden Gleichung dargestellt. Aus dieser wird die kritische Wasserpotenzial-Schwelle für das Auftreten von Kavitationen und Embolien ermittelt. Diese Gasblockaden wurden anhand eines prozentualen Leitfähigkeitsverlusts gegenüber der maximalen Leitfähigkeit von einzelnen Trieben identifiziert.

Zur Generierung von hydraulischen Leitfähigkeitsverlusten und sinkenden Wasserpotenzialwerten sind drei verschiedene Methoden angewandt worden (Tab. 3.2, S. 46). Die nach Methode 1 erstellten Anfälligkeitskurven (Abb. 4.8) gewährleisten eine natürliche Entstehung von Gasblockaden. Die hydraulischen Anfälligkeitskurven der Sorten Gijnlim und Grolim weisen eindeutig ähnliche Empfindlichkeiten des Xylems gegen das Auftreten von Leitbahnblockaden auf. Im Status höchsten Wasserpotenzials, repräsentativ für eine gute Wasserversorgung, liegen in Trieben von 'Grolim' im Gegensatz zu 'Gijnlim' noch keine Wassertransport-Einschränkungen vor. Unter abnehmendem Ψ_{xylem} setzt der Leitfähigkeitsverlust in den Leitbahnen von 'Gijnlim' frühzeitiger ein als von 'Grolim'. Der für 'Grolim' später einsetzende L_h -Verlust verläuft hingegen stärker und spricht für ein stärkeres Kavitieren der Leitgefäße. Der Wendepunkt der Kurve bestimmt den Einsatz der Embolie-Entstehung (Tyree & Sperry, 1989; Vogt, 2001). Für beide Sorten ist dieser im selben Wasserpotenzialbereich zwischen $-1,0$ und $-1,1$ MPa lokalisiert. Ab dieser kritischen Ψ_{xylem} -Schwelle wird der Verlust an Wasserleitfähigkeit schwächer und erreicht das Maximum in einem Ψ_{xylem} -Bereich von ca. $-1,7$ MPa bei 'Grolim' und bei 'Gijnlim' bei ca. $-1,8$ MPa.

Die Anfälligkeitskurven nach Methode 2 beziehen sich ausschließlich auf die Änderungen des Wasserpotenzials und der Leitfähigkeit von Einzeltrieben. Mögliche Embolien in andere Pflanzenteilen üben keinen Einfluss auf den hydraulischen Leitfähigkeitsverlust der untersuchten Triebe aus (Abb. 4.9). Die Xylem-Anfälligkeitskurve (Abb. 4.9) deutet für 'Gijnlim' im optimalen Versorgungszustand bei $-0,3$ MPa bereits einen hydraulischen Leitfähigkeitsverlust der Leitbahnen an. Dieser steigt mit abnehmendem Wasserpotenzial in Trieben von 'Gijnlim' geringfügiger an als in Trieben von 'Grolim'. Für beide Spargelsorten tritt der Wendepunkt bei $-0,7$ MPa ein. 'Grolim' erreicht ab dem kritischen Ψ_{xylem} -Wert mit einer Embolisierung der Leitgefäße bereits nach geringer Abnahme des Wasserpotenzials das Maximum an L_h -Verlust bei $-1,1$ MPa. Der Wassertransport von 'Gijnlim' wird nach dem Schwellenwert für Gasblockaden nicht wesentlich stärker beeinträchtigt. Der nahezu 100%ige Leitfähigkeitsverlust tritt bei niedrigerem Ψ_{xylem} von $-1,7$ MPa ein.

Die hydraulischen Empfindlichkeitskurven nach Methode 3 (Abb. 4.10) wurden erstellt, um die Änderungen der frühmorgendlichen hydraulischen Leitfähigkeit und des Wasser-

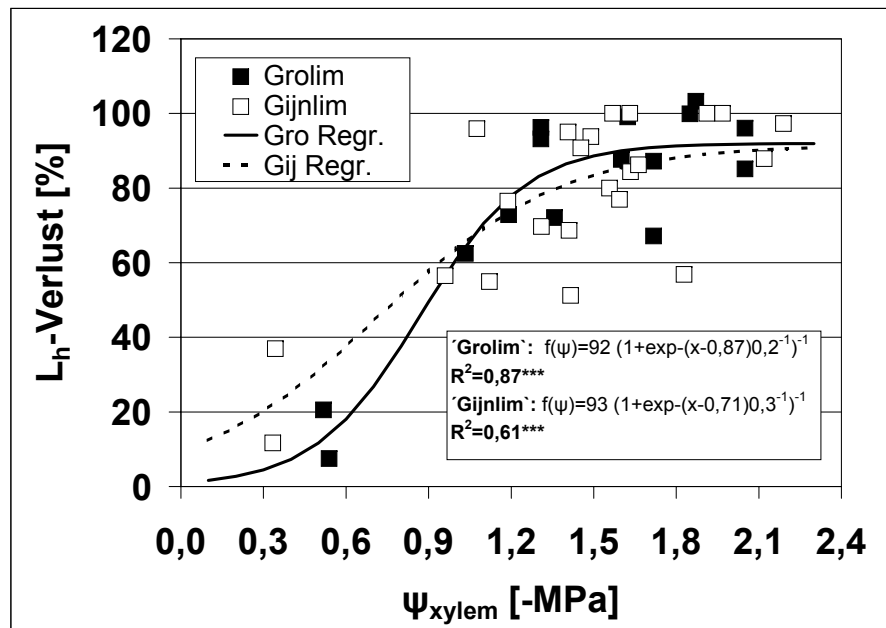


Abbildung 4.8: Xylem-Anfälligkeitskurve von Trieben im Tagesverlauf nach Methode 1. 'Gijnlim' (ungefüllte Quadrate, gestrichelte Regressionsfkt., n=23) und 'Grolim' (gefüllte Quadrate, durchgezogene Regressionsfkt., n=15)

potenzials in der Pflanze direkt auf den Bodenwassermangel zu beziehen. Die so ermittelte Beziehung zwischen L_h -Verlust und Ψ_{PD} erwies sich als ungeeignet, einen kritischen Wasserpotenzial-Schwellenwert zu finden. Bei hohem Wasserpotenzial und somit im gut versorgten Zustand trat eine große Variabilität des L_h -Verlustes in den Spargeltrieben auf. Das Regressionsmodell ist für beide Sorten nicht signifikant.

Die Xylem-Anfälligkeitskurven der beiden ersten Methoden zeigen einen ähnlichen Verlauf für beide Sorten hinsichtlich der Beeinträchtigung der Wassertransports durch Kavitationen und Embolien. Die Kurvenverläufe von 'Gijnlim' deuten auf eine frühzeitigere Generierung von Kavitationen hin als die von 'Grolim'. Die Zunahme an Embolien und folglich der Ausfall ganzer Leitelemente ist für 'Grolim' stärker als für 'Gijnlim'. Gleich ist den unterschiedlich erstellten Empfindlichkeitskurven die größere Toleranz von 'Gijnlim', auf eine Abnahme des Ψ_{xylem} mit der Einstellung des Wassertransports zu reagieren.

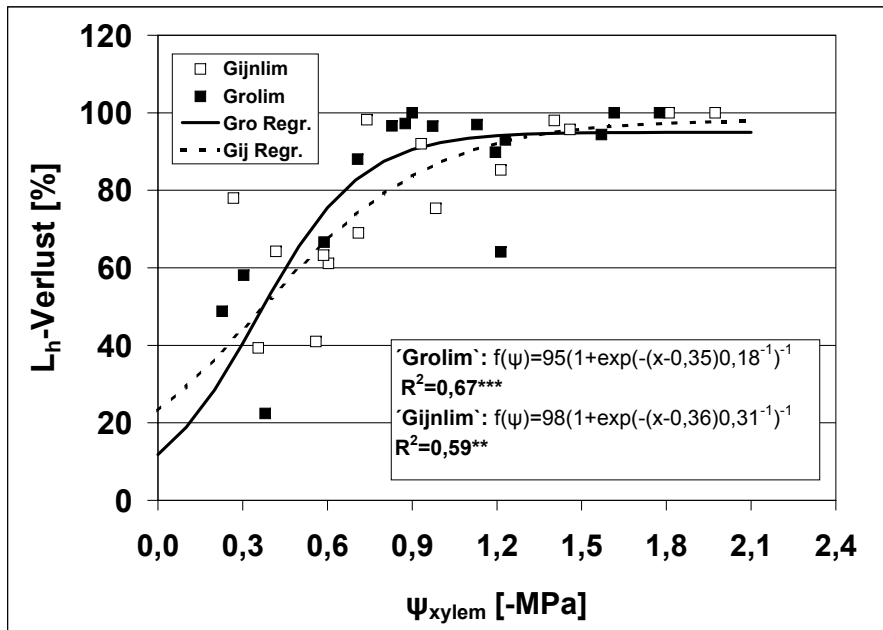


Abbildung 4.9: Xylem-Anfälligkeitskurve aus Raumtrocknungsversuchen nach Methode 2. 'Gijnlim' (ungefüllte Quadrate, gestrichelte Regressionsfkt., n=15) und 'Grolim' (gefüllte Quadrate, durchgezogene Regressionsfkt., n=16)

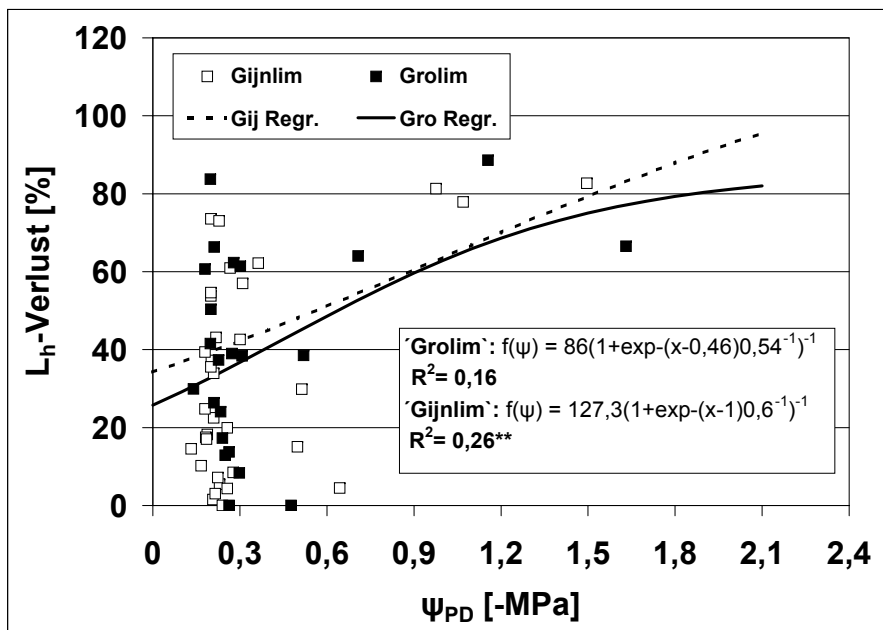


Abbildung 4.10: Xylem-Anfälligkeitskurve von trockenen frühmorgendlichen Trieben nach Methode 3. 'Gijnlim' (ungefüllte Quadrate, gestrichelte Regressionsfkt., n=34) und 'Grolim' (gefüllte Quadrate, durchgezogene Regressionsfkt., n=25)

4.5 Gaswechsel

4.5.1 Einfluss des Messzeitpunkts in der Vegetationsperiode auf den Gaswechsel

Die Temperatur, die Luftfeuchte und die Sonneneinstrahlung, welche den stomatären H_2O - und CO_2 -Austausch beeinflussen können, wurden erfasst oder konstant gehalten. Der endogene Faktor „Pflanzenalter“ wurde auf seine Einflussnahme auf den stomatären Gaswechsel überprüft. In einer Korrelationsanalyse für 'Gijnlim' und 'Grolim' wurde keine Wechselbeziehung zwischen den Gaswechselfparametern Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (g_{H_2O}) bzw. Netto- CO_2 -Austauschrate (J_{CO_2}) und dem Messzeitpunkt in der Vegetationsperiode ermittelt (Anhang, Tab. A.3, Tab. A.4, S. 148). Eine signifikant niedrige Korrelation existiert zwischen dem Messtermin und der Transpirations- und Netto- CO_2 -Assimilationsrate. Eine Begründung dafür ist in dem am jeweiligen Messtag vorherrschenden Wasserdampfdruck-sättigungsdefizit zwischen Kurztrieb und Luft zu suchen, denn das Sättigungsdefizit ist die einzige Messgröße, die mit dem Messtermin hoch korreliert. Die signifikant geringe Korrelation zwischen der Trockenmasse (TM) der Kurztriebe und den Gaswechselfparametern (Anhang, Tab. A.3, Tab. A.4, S. 148) verifiziert die Phyllokladien-Trockenmasse als adäquate Bezugsgröße zur Blattoberfläche.

4.5.2 Nachweis der photosynthetischen Limitierung durch Stomata

Die Abhängigkeit der Netto-Assimilationsrate von der stomatären Blattleitfähigkeit wurde untersucht, um Änderungen der Netto-Photosynthese unter Trockenheit auf die Reaktion von Stomata zurückzuführen. Für beide Sorten existiert eine sehr enge Korrelation zwischen der CO_2 -Teilchenflussdichte (J_{CO_2}) und der Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) (Abb.4.11). Der lineare Bereich der Funktion verdeutlicht, dass die CO_2 -Assimilation direkt-proportional mit dem stomatären Öffnungsgrad zunahm. Die CO_2 -Aufnahme wurde folglich nicht durch unzureichende CO_2 -Konzentration der Außenluft oder durch hohe Diffusionwiderstände für die Kohlendioxidaufnahme limitiert. Unter den gewählten Messbedingungen kann folglich eine nicht-stomatäre Limitierung der Photosynthese durch biochemische Prozesse oder Veränderung der internen CO_2 -Konzentration im Mesophyll ausgeschlossen werden. Die Höhe der Netto-Assimilation war bestimmt durch die Empfindlichkeit der Stomata.

4.5.3 Auswirkung unterschiedlichen Wasserdampfdruckdefizits auf Gaswechsel

Der stomatäre Öffnungsgrad und einhergehend der Gaswechsel von Wasserdampf und Kohlendioxid der Spargelkurztriebe wurde unter den Messbedingungen ausschließlich von der Bodenfeuchte und der relativen Luftfeuchte beeinflusst.

Anhand des Verhaltens der Gaswechselfparameter unter Boden- und Lufttrockenheit wur-

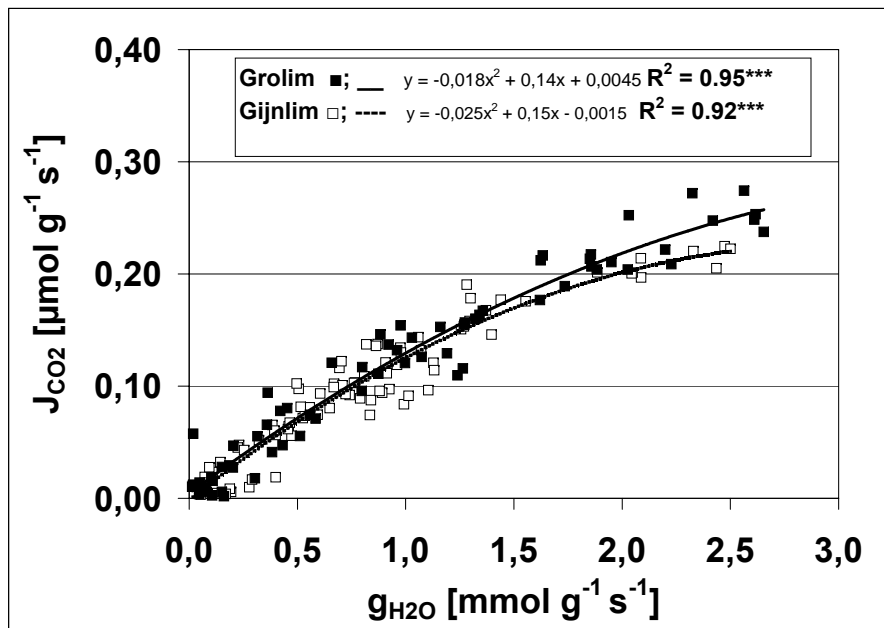


Abbildung 4.11: Korrelation zwischen Netto-Assimilationsrate und Blattleitfähigkeit von bewässerten Spargelpflanzen von 'Gijnlim' (offene Quadrate; n=46) und 'Grolim' (geschlossene Quadrate; n=28). Jeder Punkt repräsentiert den Mittelwert aus drei Trieben pro Pflanze.

den für die Spargelsorten Gijnlin und Grolim die Toleranz und das Vermeiden von Trockenstress beurteilt.

4.5.3.1 Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits auf die stomatäre Blattleitfähigkeit

Der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf den stomatären Öffnungsgrad wurde untersucht für 'Gijnlim' und 'Grolim'. Dazu wurde zunächst der *Pearson*'sche Korrelationskoeffizient (r) zwischen dem Wasserdampfdruckdefizit zwischen Blatt und Luft (VPD) und der stomatären Blattleitfähigkeit ermittelt (Anhang, Tab. A.5, S. 149). Für 50% der Messtermine besteht keine Korrelation, unabhängig von der Höhe des VPDs. Keine Korrelation herrscht zwischen dem Einfluss des VPDs auf die stomatäre Blattleitfähigkeit und der Austrocknungsdauer der Pflanzen, gemessen als Tage nach Bewässerungsstopp.

Aus der Korrelationsanalyse geht keine einheitliche Einflussnahme des VPDs auf die Gaswechselfparameter hervor, unabhängig von der Bodenfeuchte oder der Trocknungsdauer. Im Gegensatz zum VPD existiert für nahezu alle Messtermine eine hohe Korrelation zwischen frühmorgendlichem Xylem-Wasserpotenzial und Bodenfeuchte zur mittäglichen stomatären Blattleitfähigkeit.

Zur umfassenden Analyse des VPD-Einflusses wurde eine Klassifizierung der Gaswechselfmessungen nach dem Wasserdampfdruckdefizit vorgenommen. In Anlehnung an die Klassenbildung für das VPD von Turner et al. (1985) sind die VPD-Werte gruppiert worden in Stufen mit $5 (\pm 2,5)$ Pa kPa^{-1} . Nach Caemmerer und Farquhar (1981) errechnet sich die

stomatäre Blattleitfähigkeit aus dem Quotienten der Transpirationsrate (J_{H_2O}) und dem Wasserdampfdruckdefizit. Somit deuten die ermittelten Beziehungen zwischen der stomatären Blattleitfähigkeit und dem VPD auf das Verhalten des Transpirationsstroms während sich ändernder Luftbedingungen hin.

Die Abhängigkeit der g_{H_2O} von der Höhe des VPDs ist dargestellt für optimal bewässerte (Abb. 4.12) und austrocknende (Abb. 4.13) Spargelpflanzen der Sorte Gijnlim und Grolim. Für bewässerte Pflanzen der Sorte Gijnlim sind keine signifikanten Unterschiede der Blattleitfähigkeit mit einer Zunahme des VPDs zu verzeichnen. Die bewässerten Pflanzen der Sorte Grolim reagieren in ihrer stomatären Blattleitfähigkeit bei hohen VPD-Werten mit einer Verringerung des stomatären Öffnungsgrades. Im unbewässerten Zustand ist die Blattleitfähigkeit beider Sorten unabhängig von der VPD-Höhe stark reduziert. Nur bei sehr niedrigem VPD von 10 Pa kPa^{-1} ist für Pflanzen von 'Gijnlim' signifikant und für 'Grolim' tendenziell noch eine höhere stomatäre Blattleitfähigkeit nachzuweisen.

Da der Einfluss des VPDs auf die stomatäre Blattleitfähigkeit nur auf einen kleinen Wertebereich des Wasserdampfdruckdefizits begrenzt ist, werden für unbewässerte Pflanzen die g_{H_2O} -Ergebnisse nicht weiter nach dem Wasserdampfdruckdefizit differenziert.

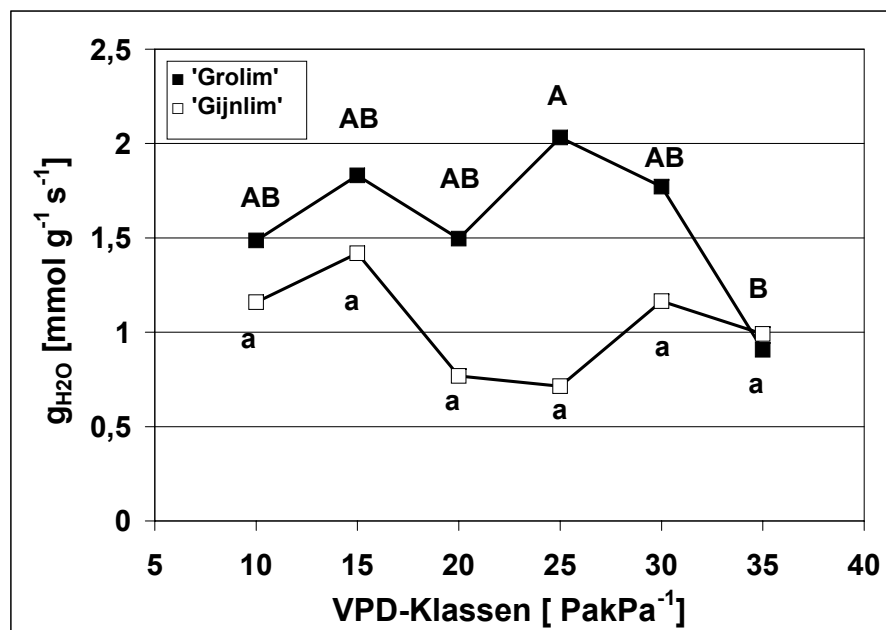


Abbildung 4.12: Einfluss des VPDs auf die Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) von bewässerten Spargelpflanzen von 'Gijnlim' (offene Quadrate, $n=107$) und 'Grolim' (gefüllte Quadrate, $n=90$) Pflanzen ($\Psi_{\text{Boden}} > -80 \text{ hPa}$). Jeder Punkt präsentiert einen Mittelwert aus sechs Werten. Signifikante Unterschiede der stomatären Blattleitfähigkeit zwischen VPD-Stufen für 'Grolim' markiert mit (A,B) und mit (a,b) für 'Gijnlim'

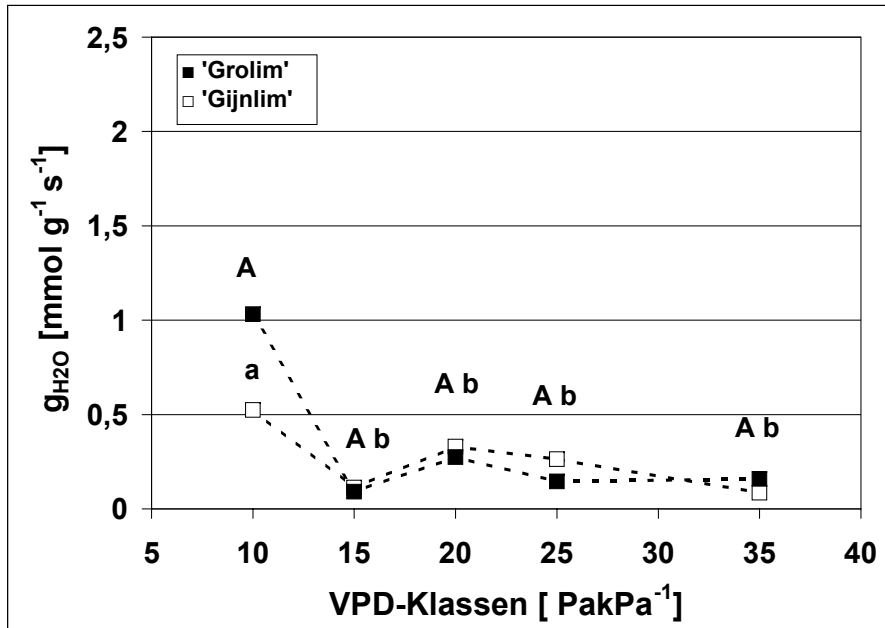


Abbildung 4.13: Einfluss des VPDs auf die Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) von unbewässerten Spargelpflanzen der Sorten Gijnlim (offene Quadrate, n=107) und Grolim (gefüllte Quadrate, n=90) Pflanzen ($\Psi_{\text{Boden}} < -500$ hPa). Jeder Punkt präsentiert einen Mittelwert aus sechs Werten. Signifikante Unterschiede der g_{H_2O} zwischen VPD-Stufen für 'Grolim' markiert mit (A,B) und mit (a,b) für 'Gijnlim'

4.5.3.2 Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits auf die Transpirationsrate

Ein zunehmendes Wasserdampfdruckdefizit führt bei bewässerten Spargeltrieben zu einer Erhöhung der Transpiration (Abb. 4.14). Im untersuchten VPD-Bereich von 8 bis 37 Pa kPa⁻¹ weisen die Sorten unterschiedlich hohe Transpirationsraten auf. Eine signifikant höhere Wasserdampfabgabe hat 'Grolim' im mittleren VPD-Bereich von 20 und 25 Pa kPa⁻¹. Mit ansteigendem VPD unterscheiden sich die Sorten im Verlauf der Transpirationsrate. Die Transpirationsrate von 'Grolim' nimmt ab einem VPD von 15 bis 30 Pa kPa⁻¹ stärker zu als für 'Gijnlim'. Für 'Grolim' wird bei 30 Pa kPa⁻¹ ein Schwellenwert angedeutet, ab dem die Transpirationsrate signifikant abfällt, wohingegen sich die Transpirationsrate für 'Gijnlim' auch bei größtem VPD nicht signifikant ändert.

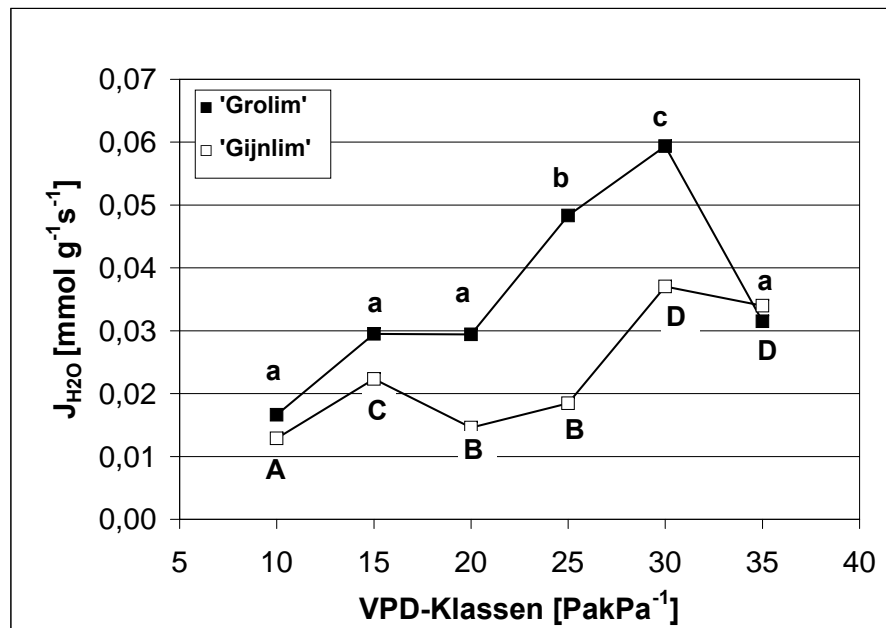


Abbildung 4.14: Transpirationsrate bewässerter Spargelpflanzen bei zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit zwischen Blatt und Luft (VPD), dargestellt in Klassen von $5 \pm 2,5 \text{ Pa kPa}^{-1}$. Jeder Punkt repräsentiert einen Mittelwert aus sechs Werten. (gefüllte Quadrate = 'Grolim' (n=90), ungefüllte Quadrate = 'Gijnlim' (n=107). (a - d) markieren signifikante VPD-Klassen-Unterschiede für 'Grolim'; (A - D) markieren signifikante Unterschiede für 'Gijnlim' zwischen den VPD-Klassen

4.5.3.3 Einfluss der Sorte auf die Blattleitfähigkeit bei unterschiedlichem Wasserdampfdruckdefizit

Die maximale Höhe der Blattleitfähigkeit von bewässerten Pflanzen von 'Gijnlim' und 'Grolim' wurde für unterschiedliche VPD-Stufen ermittelt (Abb. 4.15). Innerhalb einer VPD-Klasse und bei einheitlicher Wasserversorgung werden die Einflussfaktoren Luft und Boden als konstant betrachtet. Bei niedrigem VPD von 10 und 15 Pa kPa⁻¹ sind keine Sortenunterschiede hinsichtlich maximaler Blattleitfähigkeit zu verzeichnen. Eine signifikant höhere Blattleitfähigkeit konnte für 'Grolim' in VPD-Klassen 20, 25, 30 Pa kPa⁻¹ festgestellt werden. In der höchsten VPD-Stufe, 35 Pa kPa⁻¹, wiesen 'Grolim' Pflanzen eine signifikant niedrigere Blattleitfähigkeit auf als 'Gijnlim'.

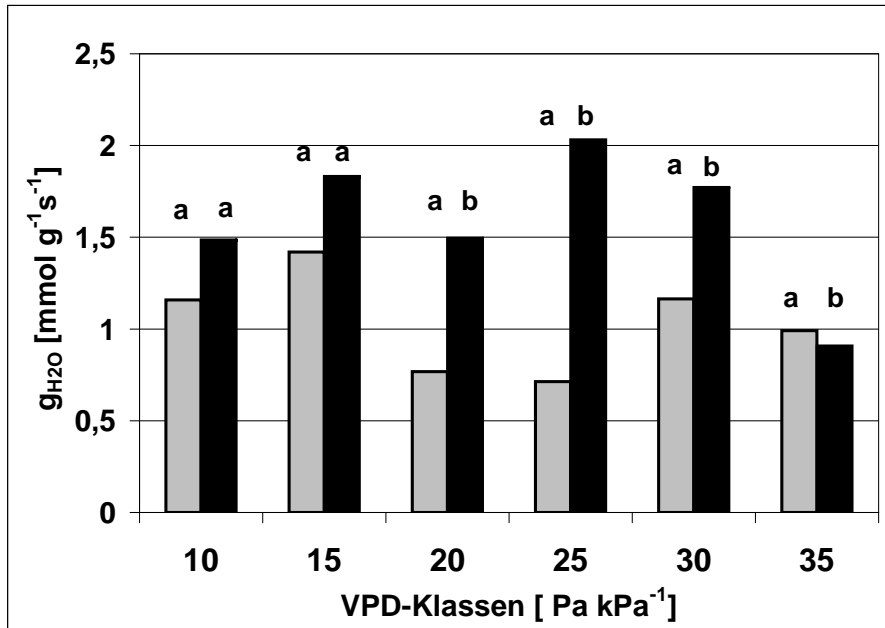


Abbildung 4.15: Stomatäre Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) bei zunehmendem Dampfdruckdefizit zwischen Blatt und Luft (VPD) von bewässerten Pflanzen, dargestellt in Klassen von $5 \pm 2,5$ Pa kPa⁻¹ für 'Grolim' (schwarze Säulen, n=90) und 'Gijnlim' (graue Säulen, n=107). (a,b) markieren signifikante Sortenunterschiede

4.5.3.4 Einfluss der Sorte auf die Netto-CO₂-Austauschrate bei unterschiedlichem Wasserdampfdruckdefizit

Der Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits auf die Netto-CO₂-Austauschrate (J_{CO_2}) ist ermittelt für Spargelpflanzen im bewässerten Zustand (Abb. 4.16). Beide Sorten haben einen ähnlichen Verlauf der J_{CO_2} mit zunehmendem VPD. Eine signifikant höhere J_{CO_2} weist 'Grolim' in dem VPD-Klassen 20 und 25 Pa kPa⁻¹ auf. Für beide Sorten sinkt die J_{CO_2} signifikant in dem Übergang von 30 auf 35 Pa kPa⁻¹. Wie für die Transpirationsrate und die stomatäre Blattleitfähigkeit ist ein Schwellenwert bei 30 Pa kPa⁻¹ festzustellen, ab dem die Netto-Assimilationsrate abnimmt. Für 'Gijnlim' ist für J_{CO_2} - im Gegensatz zu den Wasserdampfdiffusions-Parametern Transpirationsrate und Blattleitfähigkeit - eine signifikante Abnahme bei großem Wasserdampfdruckdefizit zu verzeichnen.

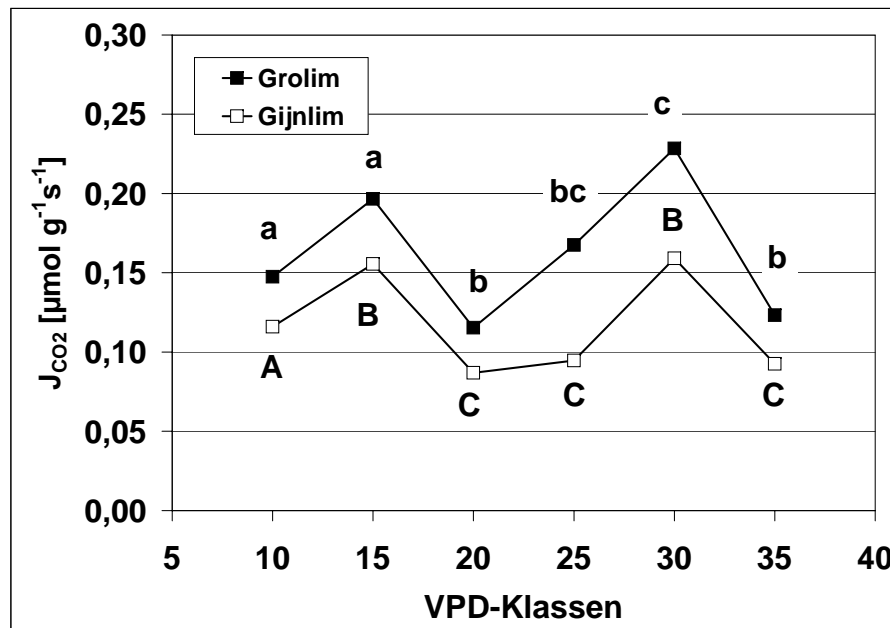


Abbildung 4.16: Netto- CO_2 -Austauschrate (J_{CO_2}) bei zunehmendem Dampfdruckdefizit zwischen Blatt und Luft (VPD), dargestellt in Klassen von $5 \pm 2,5 \text{ Pa kPa}^{-1}$. Jeder Punkt repräsentiert einen Mittelwert aus sechs Werten. Quadrate: 'Grolim' ($n=90$), Dreiecke: 'Gijnlim' ($n=107$). (a - d) markieren signifikante VPD-Klassen-Unterschiede für 'Grolim', (A - D) markieren signifikante VPD-Klassen-Unterschiede für 'Gijnlim'

4.5.3.5 Einfluss der Sorte auf die Wasserausnutzung bei unterschiedlichem Wasserdampfdruckdefizit

Die Wasserausnutzung (WUE) wird aus dem Verhältnis der Netto- CO_2 -Austauschrate (J_{CO_2}) und der Transpirationsrate ($J_{\text{H}_2\text{O}}$) berechnet. Es treten keine Sortenunterschiede für die WUE innerhalb einer VPD-Klassen auf (Abb. 4.17). Für beide Sorten ist eine signifikante Abnahme der WUE mit zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit zu beobachten.

Die alleinige Betrachtung der WUE unter dem Einfluss des VPDs lässt nicht erkennen, welcher der beiden Parameter Netto-Assimilationsrate und Transpirationsrate für die Verringerung der Wasserausnutzung verantwortlich ist. Aufschluss darüber liefert die parallele Betrachtung der WUE (Abb. 4.17) und der stomatäre Blattleitfähigkeit (Abb. 4.12) in denselben VPD-Klassen. Während sich die stomatäre Blattleitfähigkeit mit zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit mit einer Ausnahme nicht ändert, nimmt das Verhältnis aus J_{CO_2} und $J_{\text{H}_2\text{O}}$ für beide Sorten ab. Aus der engen Beziehung zwischen Netto- CO_2 -Austauschrate und der stomatären Blattleitfähigkeit (Abb. 4.11) lässt sich schließen, dass die Abnahme von WUE aus einer erhöhten Transpirationsrate resultiert.

Aus der Gegenüberstellung von WUE und $g_{\text{H}_2\text{O}}$ in denselben VPD-Klassen wird ein Sortenunterschied ersichtlich. 'Gijnlim' hält noch bei sehr hohem VPD $g_{\text{H}_2\text{O}}$ aufrecht. Mit dieser geht allerdings keine höhere Wasserausnutzung einher. So hat 'Gijnlim' eine geringere

CO₂-Ausbeute bei gleich bleibender Wasserdampfabgabe unter hoher Verdunstungskraft der Luft als 'Grolim'.

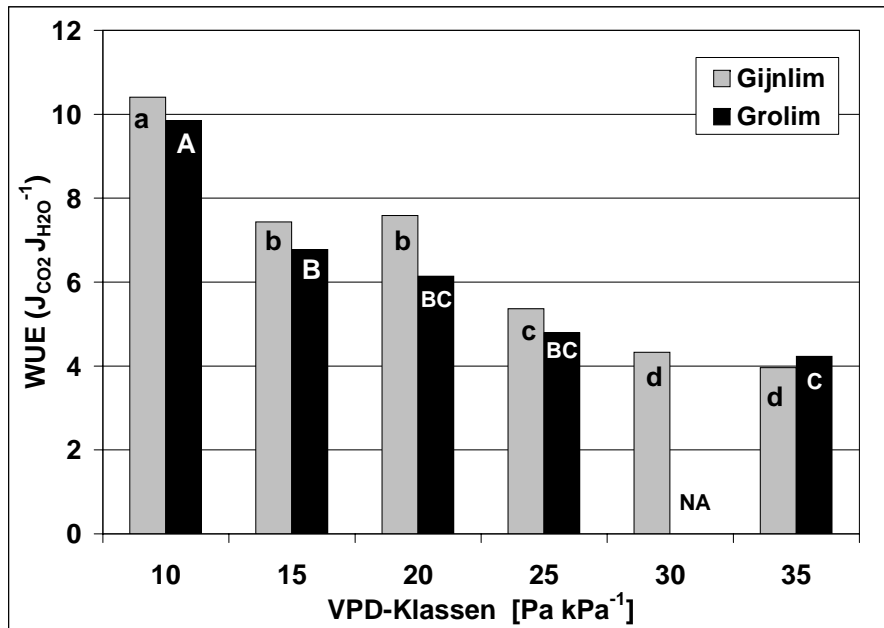


Abbildung 4.17: Wasserausnutzung WUE ($J_{CO_2} J_{H_2O}^{-1}$) von bewässerten Pflanzen von 'Gijnlim' und 'Grolim'. VPD-Stufen umfassen einen Bereich von $5 \pm 2,5$ Pa kPa⁻¹; n=76. Signifikante Unterschiede zwischen den VPD-Klassen sind dargestellt mit a bis d für 'Gijnlim' und mit A bis C für 'Grolim'.

4.5.4 Auswirkung der Bodentrockenheit auf den Gaswechsel

Für eine frühzeitige Erfassung der Auswirkung abnehmender Bodenfeuchte auf den pflanzlichen Wasserhaushalt wurden Teilprozesse der Photosynthese untersucht. Dazu ist die Regelung des Gasaustausches durch Stomata der Spargelsorten Gijnlim und Grolim beobachtet worden.

4.5.4.1 Zusammenhang zwischen Blattleitfähigkeit und frühmorgendlichem Trieb-Wasserpotenzial

Die Abhängigkeit von der mittäglichen Stomatareaktion vom frühmorgendlichem Trieb-Wasserpotenzials (Ψ_{PD}) stellt die Interpretationsgrundlage für den Einfluss von Bodentrockenheit auf den Wasserhaushalt der Pflanzen dar. Mit einer Reduzierung des Ψ_{PD} nimmt die Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) stark ab (Abb. 4.18). Für 'Gijnlim' und 'Grolim' besteht eine ähnliche exponentielle Beziehung zwischen g_{H_2O} und Ψ_{PD} . Die maximale g_{H_2O} für bewässerte Pflanzen beider Sorten wird bei einem Ψ_{PD} im Bereich zwischen $-0,15$ und $-0,3$ MPa erreicht. Dieser Ψ_{PD} -Bereich repräsentiert den Wasserstatus gesättigter Spargeltriebe (Ergebnisse aus PV-Kurven). Beide Sorten erreichen unterhalb eines Ψ_{PD} -Bereichs um $-0,4$ MPa keine maximalen Blattleitfähigkeitswerte mehr. Ab einem Ψ_{PD} -Wertebereich um $-0,7$ MPa

liegen nur noch geringe g_{H_2O} -Werte vor und der Stomataapparat reagiert schwächer auf die Beeinträchtigung des Trieb-Wasserstatus. Die stomatäre Leitfähigkeit wird unter weiter abnehmendem Ψ_{PD} kontinuierlich bis zu einem totalen Stomataschluss für 'Gijnlim' bei $-2,3$ MPa und für 'Grolim' bei $-2,2$ MPa eingeschränkt. Der starke Steigungsabfall der Regressionsfunktion im Bereich zwischen $-0,4$ und $-0,7$ MPa veranschaulicht die Sensibilität der Spargel-Stomata, Änderungen der Wasserversorgung wahrzunehmen.

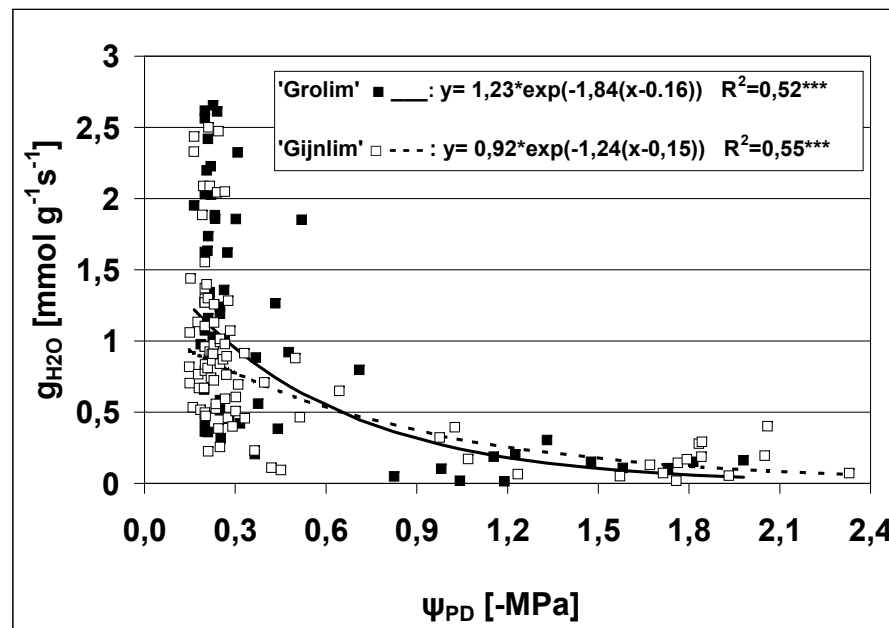


Abbildung 4.18: Zusammenhang zwischen der Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) und dem frühmorgendlichem Xylem-Wasserpotenzial (Ψ_{PD}) von 'Gijnlim' (offene Quadrate; $n=87$; $r=3$), und 'Grolim' (gefüllte Quadrate; $n=67$; $r=3$)

4.5.4.2 Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Blattleitfähigkeit

Die Auswirkung einer sich rasch ändernden Bodenfeuchte auf den Gasaustausch wurde mit dem Ziel untersucht, frühzeitig Änderungen der Photosynthese festzustellen. Um den Einfluss der Bodenfeuchte auf die Blattleitfähigkeit statistisch zu ermitteln, wurden die Bodensaugspannungswerte (Ψ_{Boden}) in vier Klassen eingeteilt. Diese Eingruppierung basiert auf Untersuchungen von Paschold und Mayer (2006) und Mayer und Paschold (2007), worin für Spargel in 15 l Containern nach Triebwachstums- und Ertragskriterien Bewässerungsschwellenwerte ermittelt wurden. Die vier Ψ_{Boden} -Klassen bilden die Abnahme der Bodenfeuchte in Gefäßen während der Trocknungsversuche ab (Tab. 4.2). Die Klasse A repräsentiert die bewässerten Pflanzen von 'Grolim' und 'Gijnlim'. Für austrocknende Böden mit Pflanzen beider Sorten war die Blattleitfähigkeit in der Klasse D signifikant niedriger als in höheren Ψ_{Boden} -Klassen (Abb. 4.19). In bewässertem Zustand lag die g_{H_2O} von 'Grolim' höher als von 'Gijnlim'. Unter starker Trockenheit (Klasse D) verhält es sich umgekehrt.

Tabelle 4.2: Bodensaugspannungsklassen [hPa] mit Bodenfeuchtebereichen [Vol%] für Spargel in 15 l Containern. Bodenfeuchte ist bezogen auf minimale und maximale Werte in jeweiliger hPa-Klasse

Ψ_{Boden} -Klasse	Bodensaugspannung [-hPa]	Bodenfeuchte [Vol %]
A	20 bis 80	12,1 bis 30,2
B	80 bis 300	10,6 bis 12,0
C	300 bis 500	9,3 bis 10,5
D	500 bis 800	3,8 bis 9,2

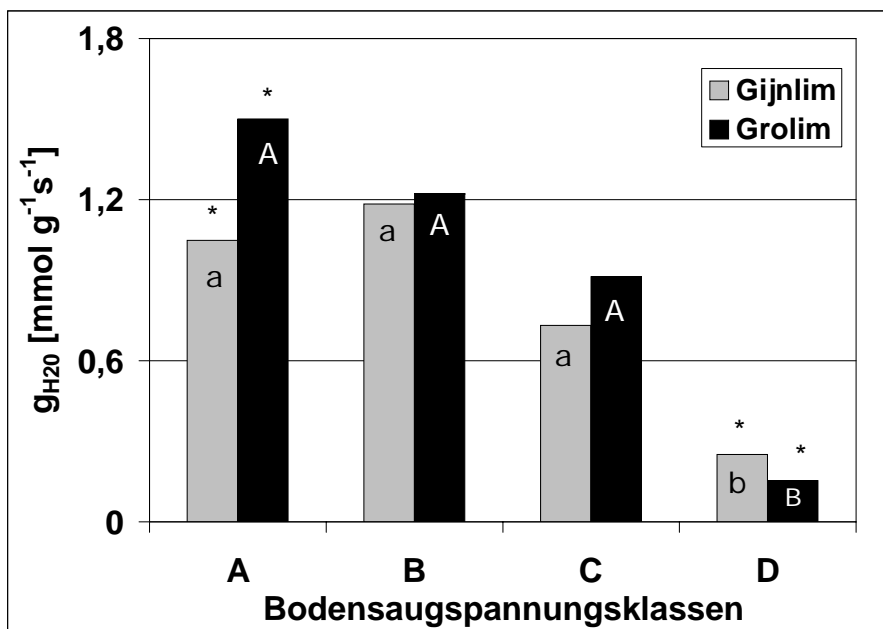


Abbildung 4.19: Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (g_{H_2O}) mit zunehmender Bodentrockenheit, dargestellt in Bodensaugspannungsklassen (Tab. 4.2). Signifikante Unterschiede zwischen den Bodensaugspannungsklassen: a, b für 'Gijnlim' und A, B für 'Grolim'; (*) kennzeichnet Sortenunterschiede

4.5.4.3 Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Transpirationsrate

Die Transpirationsrate (J_{H_2O}) berechnet sich aus der stomatären Blattleitfähigkeit und der Wasserdampfmolesbruchdifferenz zwischen Blattinnerem und Atmosphäre (VPD) (Gl. 3.13, S. 51). So sind die ähnlichen Verläufe der Transpirationsrate (Abb. 4.20) und der Blattleitfähigkeit (Abb. 4.19) mit abnehmender Bodenfeuchte zu erklären. Beide Sorten reduzieren die Wasserdampfabgabe bei abnehmender Bodensaugspannung und extrem in der

Bodensaugspannungsklasse D. Unterhalb einer Bodensaugspannung von -500 hPa transpiriert 'Gijnlim' mehr als 'Grolim'. Bei guter Wasserversorgung (Klasse A) verhält es sich umgekehrt.

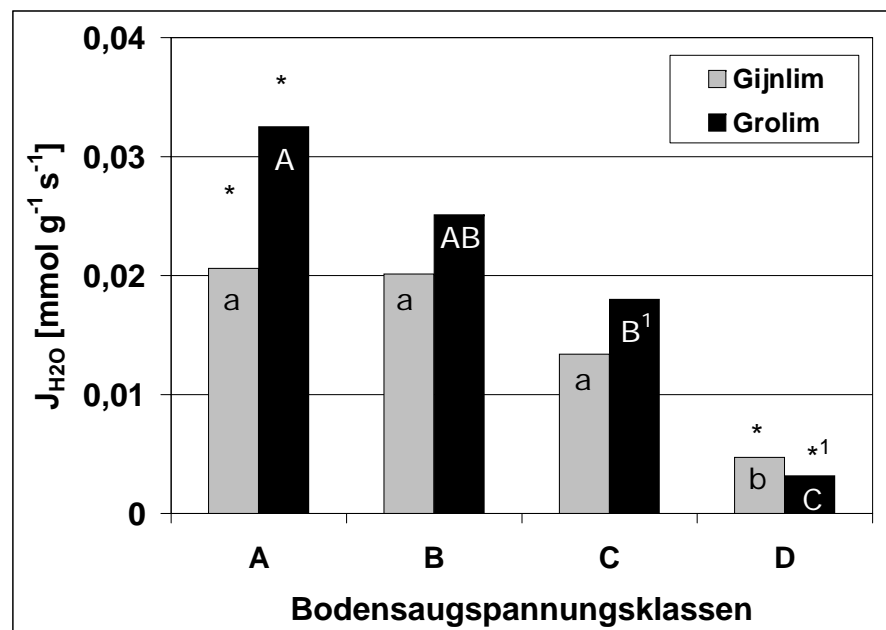


Abbildung 4.20: Transpirationsrate (J_{H_2O}) von 'Gijnlim' und 'Grolim' mit zunehmender Bodentrockenheit, dargestellt in Bodensaugspannungsklassen (Tab. 4.2). Signifikante Unterschiede zwischen den Bodensaugspannungsklassen: a bis b für 'Gijnlim' und mit A bis C für 'Grolim'; *: Sortenunterschiede; ¹: signifikant mit $P \leq 0,1$

4.5.4.4 Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Netto- CO_2 -Austauschrate

Die Netto-Assimilation verringerte sich mit einer Abnahme der Bodenfeuchte (Abb. 4.21). Beide Sorten wiesen in der Ψ_{Boden} -Klasse D eine signifikant niedrigere J_{CO_2} auf als in Klasse A bis C. 'Grolim' assimilierte signifikant mehr im bewässerten Zustand als 'Gijnlim'. Im Gegensatz zur Blattleitfähigkeit unterscheidet sich J_{CO_2} von 'Gijnlim' in der Klasse D nicht von jener 'Grolim's. Der bei hoher Bodentrockenheit signifikant höhere stomatare Öffnungsgrad bei 'Gijnlim' zieht also keine höhere CO_2 -Ausbeute nach sich.

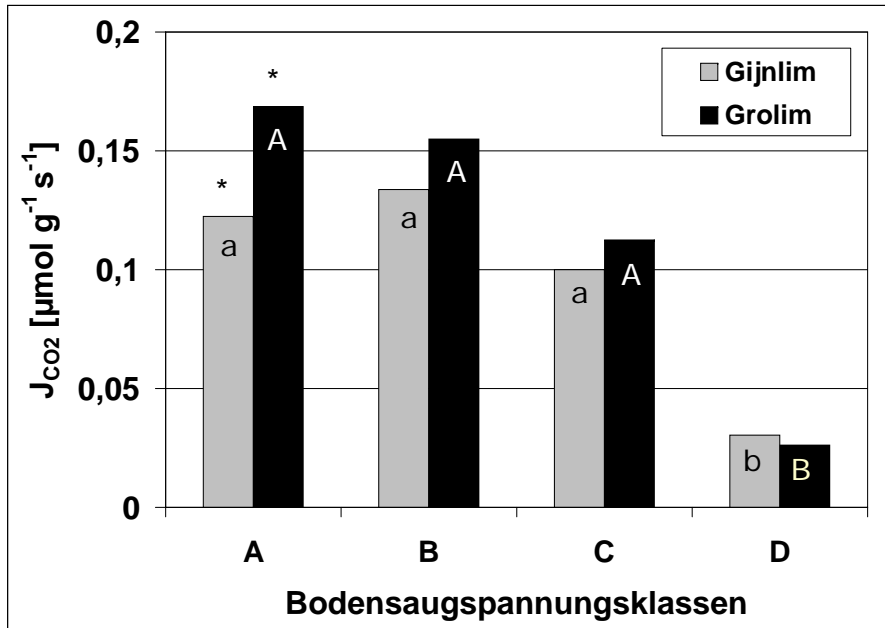


Abbildung 4.21: Netto- CO_2 -Austauschrate (J_{CO_2}) von Spargel mit abnehmender Bodenfeuchte, dargestellt in Bodensaugspannungsklassen (Tab. 4.2). Signifikante Unterschiede zwischen den Bodensaugspannungsklassen: a,b für 'Gijnlim' und mit A,B für 'Grolim'; *: Sortenunterschiede

4.5.4.5 Einfluss zunehmender Bodentrockenheit auf die Wasserausnutzung

Mit der intrinsischen WUE können die Assimilationsraten der Sorten nach der Bodenfeuchtigkeit differenziert werden. Beide Sorten zeigen eine Zunahme der intrinsischen Wasserausnutzung mit ansteigender Bodentrockenheit (Abb. 4.22). 'Gijnlim' verändert die intrinsische WUE der Klasse B nicht mehr mit sinkender Bodenfeuchte. 'Grolim' steigert die Effizienz der intrinsischen Wasserausnutzung bis zu der Ψ_{Boden} -Klasse C und hält dieses Niveau auch in der größten Bodentrockenstufe aufrecht. Während zunehmender Trockenheit treten keine Unterschiede hinsichtlich WUE_{int} auf. Allerdings hatte 'Grolim' bei hoher Trockenheit in der Bodenfeuchte-Stufe einen um 56 % signifikant höheren Kohlenstoffzugewinn pro transpirierter Wassermenge als 'Gijnlim'.

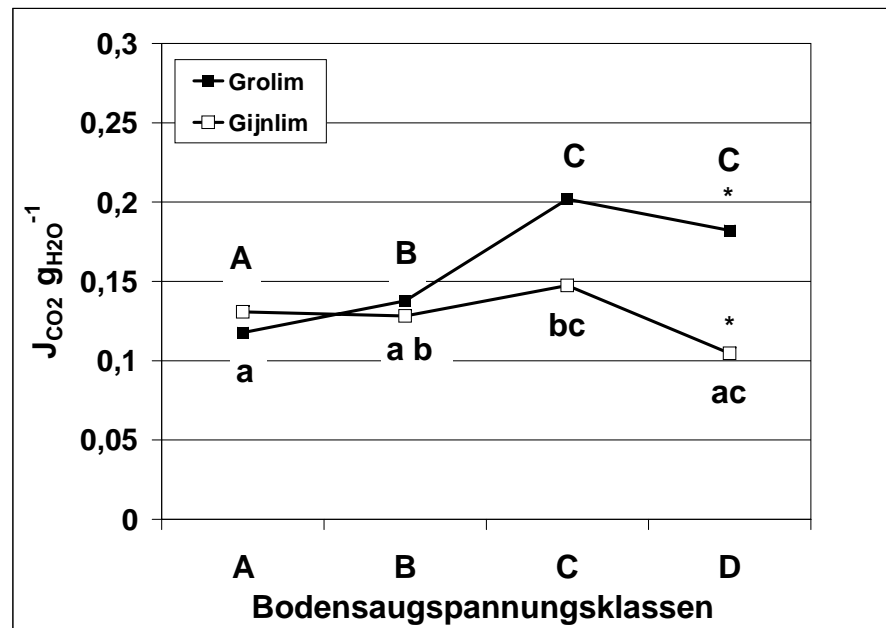


Abbildung 4.22: Veränderung der intrinsischen Wasserausnutzung ($J_{CO_2} g_{H_2O}^{-1}$, [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$]) von 'Grolim' (n=69) und 'Gijnlim' (n=86) bei abnehmender Bodenfeuchte, (A - C): signifikante Unterschiede für 'Grolim', (a - b) für 'Gijnlim'; (*) markieren signifikante Sortenunterschiede mit $P \leq 0,1$

4.6 Charakteristik der Stomata: Sortendifferenzierung der Stomatadichte und stomatären Spaltlänge

Morphologische Eigenschaften der Gaswechselorgane nehmen eine große Rolle in der Wahrnehmung und in der Reaktion auf sich ändernder Umweltbedingungen ein (Hetherington & Woodward, 2003). Dabei werden die stomatären Ausmaße als Indikator für Stresstoleranz angesehen (Olyslaegers et al., 2002). Die morphologische Charakteristik der Stomata von *Asparagus officinalis* L. cv. Grolim und cv. Gijnlim wird als weiterer Erklärungsansatz der sortenunterschiedlichen Trockenheitsanfälligkeit ermittelt. Anzahl und Bauweise der Spaltöffnungen stellen zudem Kriterien für die Gaswechselleistung und folglich für die Produktivität der Spargelsorten dar. Die für eine Stresstoleranz entscheidenden Merkmale Stomatadichte und stomatäre Spaltlänge wurden untersucht.

Stomata von 'Gijnlim' und 'Grolim' waren auf der Epidermis dem Liliaceae-Typ nach angeordnet (Esau, 1969) (Abb. 4.23). Die Anordnung der Stomata entspricht der für diesen Typus beschriebenen gleichmäßigen Verteilung auf der Epidermis. Diese ermöglichte eine genaue Determinierung der Stomatadichte. Die Spaltöffnungen konnten dem nierenförmigen („kidney-shaped“-Typus nach Hetherington und Woodward (2003) zugeordnet werden (Abb. 4.25 und 4.24). In der morphologischen Bauweise unterscheiden sich die Sorten nicht.

ERGEBNISSE

Die Stomata beider Sorten sind sowohl am Stängel und hauptsächlich an den Phyllokladien lokalisiert (Tab. 4.3). 'Gijnlim' und 'Grolim' weisen auf der Spross- sowie Phyllokladiene-pidermis keine signifikant unterschiedliche Stomatadichte auf. Hingegen besitzen Stomata der Sorte Grolim fast doppelt so lange Spaltlängen wie die Sorte Gijnlim.

Tabelle 4.3: Stomatäre Eigenschaften von *Asparagus officinalis* L. cv. Grolim und cv. Gijnlim (ANOVA, Tukey)

Sorte	Stomata -dichte auf Phyllokladien (Stck. mm ⁻²)	Stomatäre Spaltlänge auf Phyllokladien (μm)	Stomata -dichte auf Sprossen (Stck. mm ⁻²)	Stomatäre Spaltlänge auf Sprossen (μm)
'Gijnlim'	98,1 (±5,6) n=88	27,1 (±2,2) n=92	69,8 (±29,4) n=117	33,1 (±4,3) n=123
'Grolim'	95,0 (±32,2) n=105	52,4 (±34,3) n=108	67,1 (±26,8) n=112	43,0 (±18,4) n=137
P≤0,05	ns	9,8***	ns	25,3***

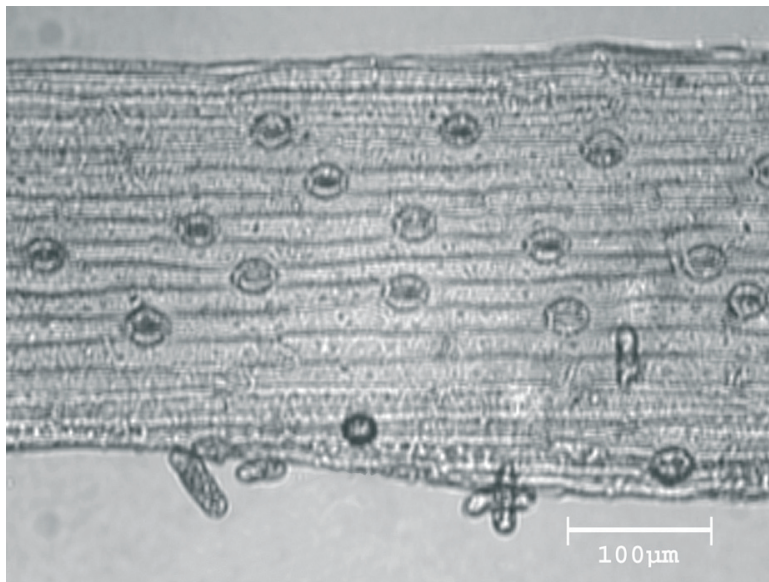


Abbildung 4.23: Phyllokladium-Epidermis der Sorte Grolim mit Stoma

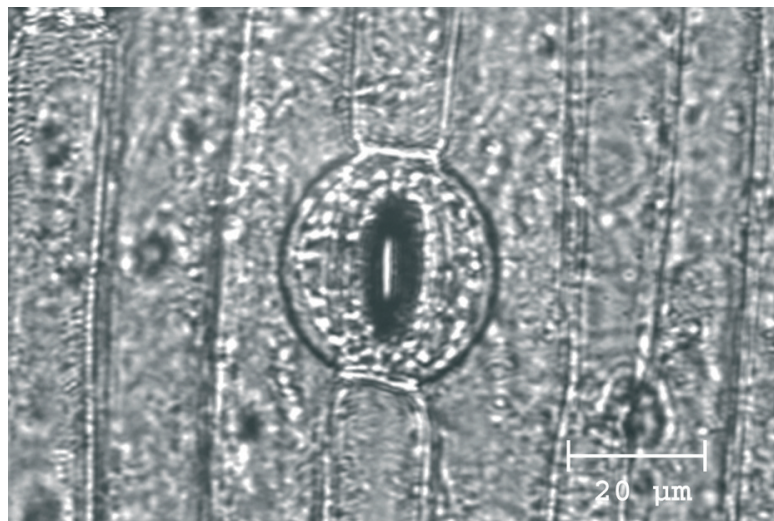


Abbildung 4.24: Stoma von 'Grolim' auf Phyllokladium

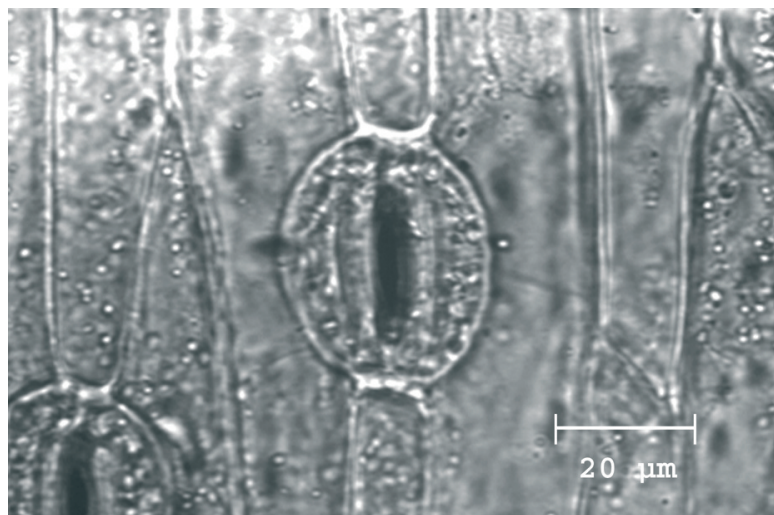


Abbildung 4.25: Stoma von 'Gijnlim' auf Phyllokladium

4.7 Vergleich der Trockenstress-Reaktion von 'Gijnlim' und 'Grolim'

Nachfolgend werden die Ergebnisse zusammengefasst, welche für die Beurteilung einer sortenspezifischen Trockenstressanfälligkeit herangezogen werden können. In einer Übersicht werden die Untersuchungsmethoden, die jeweiligen Parameter und die Resultate aufgeführt (Tab. 4.4). Die nachfolgenden Werte repräsentieren die Ergebnisse der Versuchsjahre 2005 und 2006 für die Messung des Gaswechsels (Abb. 4.12, S. 67, Abb. 4.16, S.71, Abb. 4.14, S. 69, Abb. 4.18, S. 73, Abb. 4.19, S. 74, Abb. 4.21, Abb. 4.22, S. 77) der Druck-Volumen-Beziehung (Abb. 4.5, 4.4, 58, Abb. 4.7, 4.6, S. 59), des frühmorgendlichen Boden- und Pflanzenwasserpotenzials (Abb. 4.2, S. 55) und der hydraulischen Leitfähigkeit (Abb. 4.8, S. 63, Abb. 4.9, 64). Die Angaben über die Stomata-Eigenschaften entstammen den Ergebnissen des Jahres 2004 (Tab. 4.3, S. 78). Alle Werte wurden den Resultaten im Ergebnisteil entnommen.

Tabelle 4.4: Trockenstress-Parameter von einjährigen Spargelpflanzen von 'Gijnlim' und 'Grolim' in den Jahren 2005 und 2006

Methoden	Parameter	'Grolim'	'Gijnlim'
Xylemlänge	max. Gefäßlänge	28,2 cm	25,7 cm
Druck-Volumen-Analyse: Bestimmen des Turgornullpunktes (TNP)	RWD bei TNP: im Frühjahr	14%	15%
	im Sommer	12%	12%
	Ψ_{xylem} bei TNP: im Frühjahr	-1,1 MPa	-1,4 MPa
	im Sommer	-2,1 MPa	-2,1 MPa
Bodenfeuchte bei sich stark änderndem früh- morgendlichem Ψ_{xylem}	Schwellenwert für Ψ_{Boden}	≈ -570 hPa	≈ -600 hPa
Xylem-Anfälligkeits- kurve: Bestimmen des Auftretens von Embolien	Schwellenwert für Ψ_{xylem} nach Methode 1	-1,0 MPa	-1,0 MPa
	nach Methode 2	-0,7 MPa	-0,7 MPa
	100%-iger L_h-Verlust nach Methode 1	-1,7 MPa	-1,8 MPa
b.w.			

Fortsetzung der Tabelle 4.4			
Methoden	Parameter	'Grolim'	'Gijnlim'
	nach Methode 2	-1,1 MPa	-1,7 MPa
Blattleitfähigkeit und VPD	Schwellenwert für VPD	ab 25 Pa kPa ⁻¹	keine Reaktion auf hohes VPD
Netto-Assimilation und VPD	Schwellenwert für VPD	ab 30 Pa kPa ⁻¹	ab 30 Pa kPa ⁻¹
Transpiration und VPD	Schwellenwert für VPD	ab 30 Pa kPa ⁻¹	keine Reaktion auf hohes VPD
Blattleitfähigkeit und frühmorgendliches Ψ_{xylem}	Schwellenbereich für frühmorgendliches Ψ_{xylem}	0,4 - 0,7 [-MPa]	0,4 - 0,7 [-MPa]
Blattleitfähigkeit und Bodenfeuchte [-hPa]	Schwellenbereich für Bodenfeuchte	300 - 500 [-hPa]	300 - 500 [-hPa]
Netto-Assimilation und Bodenfeuchte [-hPa]	Schwellenbereich für Bodenfeuchte	300 - 500 [-hPa]	300 - 500 [-hPa]
Netto-Assimilation (J_{CO_2}), Blattleitfähigkeit ($g_{\text{H}_2\text{O}}$) und Bodenfeuchte	intrinsische Wasserausnutzung ($\frac{J_{\text{CO}_2}}{g_{\text{H}_2\text{O}}}$) bei 500 - 800 [-hPa]	0,18 ± 0,08	0,10 ± 0,08
Stomatavermessung von Phyllokladien	Stomatäre Spaltlänge Stomatadichte (Stek mm ⁻²)	52,4 ± 34,3 μm 95,0 (±32,2)	27,1 ± 2,2 μm 98,1 (±5,6)

Indizien für eine sortenspezifische Trockenstressanfälligkeit

Bei der Betrachtung der sortenunterschiedlichen Ausprägungen dieser Wasserhaushaltsparameter wird differenziert zwischen jenen Größen, die Indizien für eine Trockenstressanfälligkeit bzw. -toleranz darstellen, und jenen, mit denen Trockenstressreaktionen nachgewiesen wurden. Indizien für eine sortenspezifische Trockenstressanfälligkeit in der Parameter-Übersicht (Tab. 4.4) sind:

1. Maximale Gefäßlänge: In Trieben von 'Grolim' wurde das längste Xylemgefäß gemessen.
2. Schwellenwerte von Gaswechselgrößen für VPD: Die Empfindlichkeit der Stomata für Lufttrockenheit wird anhand der Schwellenwerte der Gaswechselgrößen - stomatäre Blattleitfähigkeit, Netto-Assimilation und Transpiration - für das Wasserdampfdruckdefizit (VPD) beurteilt. Die Netto-Assimilationsrate wird für beide Sorten bei

gleich hohem Wasserdampfdruckdefizit eingeschränkt (Abb. 4.16, S. 71). Hohes VPD schränkt die Photosynthese von 'Gijnlim' und 'Grolim' im selben Maße ein. Für 'Gijnlim' hat sich keine aktive Regulierung der Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) als Reaktion auf den Stressfaktor nachweisen lassen. Die Transpirationsrate (J_{H_2O}) von 'Gijnlim' wird unter dem Einfluss von hohem VPD nicht reduziert. Die Gaswechselgrößen g_{H_2O} und J_{H_2O} von 'Grolim' hingegen nehmen bei einer Überschreitung eines VPD-Schwellenwerts ab.

3. Intrinsischen Wasserausnutzung (WUE_{int}): Bei bodentrockenheitbedingtem Trockenstress hat 'Grolim' eine signifikant höhere WUE_{int} als 'Gijnlim' (Abb. 4.22, S. 77). 'Gijnlim' zeigte im Saugspannungsbereich von uneingeschränkter Wasserverfügbarkeit einen geringeren stomatären Öffnungsgrad, aber eine gleich hohe WUE_{int} auf als 'Grolim'. 'Gijnlim' nutzt demnach unter guter Wasserversorgung die transpirative Wasserabgabe effizienter für den CO_2 -Gewinn aus als 'Grolim'.
4. Stomatäre Spaltlänge: 'Grolim' besitzt größere Spaltlängen als 'Gijnlim'.

Nachweis sortenspezifischer Trockenstress-Reaktionen

Die übrigen Wasserhaushaltsgrößen in der Übersicht (Tab. 4.4) stellen jene Parameter dar, mit denen art- und sortentypische Trockenstressreaktionen nachgewiesen wurden. Für diese Größen sind Schwellenwerte oder -bereiche für den pflanzlichen Wasserstatus und die Bodenfeuchte abgeleitet worden. Diese sind repräsentativ für den Beginn schädigender Auswirkungen von Wassermangel auf die physiologischen Prozesse des Wasserhaushalts.

1. In den Druck-Volumen-Analysen (PV-Kurven) von 'Gijnlim' und 'Grolim' wurde ein trockenbedingter Turgorverlust induziert. Der Turgornullpunkt des Triebgewebes ist mit den beiden pflanzlichen Wasserzustandsgrößen „relatives Wasserdefizit (RWD)“ und „Wasserpotenzial (Ψ_{xylem})“ festgestellt worden.

Die Frühjahrestriebe erreichen ein höheres relatives Wasserdefizit beim Turgornullpunkt als die Sommertriebe beider Sorten (Tab. 4.4). 'Gijnlim' wies ein um ein % höheres RWD auf als 'Grolim'. Für Sommertriebe lag das relative Wasserdefizit bei Turgorverlust niedriger gegenüber den Frühjahrestrieben. Sommertriebe zeigten damit ein besseres Wasserrückhaltevermögen bei zunehmender Trockenheit als Frühjahrestriebe. Das insgesamt geringe relative Wasserdefizit bei Turgornullpunkt verweist auf die Trockenstrategie der Spezies. Spargeltriebe vermeiden bzw. verzögern ein kritisches Wasserdefizit des Gewebes durch Aufrechterhalten des Zellurgors und des Zellvolumens.

Für die Beziehungen zwischen dem relativen Wasserdefizit bzw. den Xylem-Wasserpotenzial bei Turgorverlust und anderen Trockenstress-Parametern werden die PV-Kurven im Sommer herangezogen. Die im Sommer ermittelten Schwellenwerte repräsentieren den physiologischen Zustand der Triebe, in dem auch andere Parame-

ter erfasst wurden.

Frühjahrstriebe unterscheiden sich wesentlich im Wasserpotenzial beim Turgornullpunkt. In Trieben von 'Grolim' stellte sich der Turgornullpunkt bei $-1,1$ MPa ein, bei 'Gijnlim' erst bei $-1,4$ MPa. Die Triebwelke setzt im Frühjahr für die Sorte Grolim schneller ein, als für 'Gijnlim'. Das Wasserpotenzial der Sommertriebe bei Turgorverlust sank für beide Sorten auf dasselbe niedrige Niveau von $-2,1$ MPa ab. Das Bewahren des hydrostatischen Druckes auch bei starker Beeinträchtigung des Wasserstatus veranschaulicht die Fähigkeit des Spargelgewebes, unter Trockenheit den Zellstoffwechsel lange aufrecht zu erhalten. Die Sorten Gijnlim und Grolim unterscheiden sich nicht in ihrem Wasserrückhalte-Vermögen unter Trockenstress. Die Anpassung des Triebgewebes an Trockenstress ist artspezifisch.

2. Das Auftreten von Kavitationen und Embolien in Leitbahnen von Spargeltrieben kennzeichnet den Beginn starker Beeinträchtigungen des Wassertransports durch Trockenstress. Aus der Beziehung „Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit (L_h) und Wasserpotenzial (Ψ_{xylem})“ sind Schwellenwerte für den einsetzenden Trockenstress in Trieben bestimmt worden. Der Ψ_{xylem} -Schwellenwert für transpirative Wasserverluste im Tagesgang (vgl. Methode 1) liegt ohne Sortenunterschiede für 'Grolim' und 'Gijnlim' bei $-1,0$ MPa. Der vollständige Verlust an L_h setzt für 'Grolim' um $0,1$ MPa früher ein als für 'Gijnlim'.

Für abgetrennte austrocknende Triebe (vgl. Methode 2) liegen die Trockenstress-Schwellen um $0,3$ MPa niedriger als für bewässerte (Methode 1). Die Embolie-Entstehung trat für beide Sorten gleich bei $-0,7$ MPa ein. Der 100%-ige Leitfähigkeitsverlust ist bei trockenen Trieben durch große Sortendifferenz gekennzeichnet. Wie bei den Untersuchungen im Tagesverlauf trat der Totalausfall der Leitsystems bei der Sorte Gijnlim gegenüber Grolim bei niedrigeren Wasserpotenzialen auf. Für getrocknete Triebe von 'Gijnlim' setzte dieser erst ab einem Ψ_{xylem} von $-1,8$ MPa ein, während Triebe von 'Grolim' bereits bei $-1,1$ MPa ihre vollständige Leitfähigkeit aufgeben. Der beim Einstellen des Wassertransports positivere Ψ_{xylem} -Wert in Trieben von 'Grolim' als in Trieben von 'Gijnlim' verdeutlicht eine sortenunterschiedliche Trockenstressreaktion.

3. Für die Gaswechselgröße „stomatäre Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (g_{H_2O})“ gibt es keinen klaren Schwellenwert, sondern einen breiten Schwellenbereich für den nachweislichen Einfluss der Bodentrockenheit. Für 'Gijnlim'- und 'Grolim'-Pflanzen mit einem frühmorgendlichen Wasserpotenzial unter $-0,4$ bis $-0,7$ MPa wurden keine maximalen g_{H_2O} -Werte mehr erreicht. Dieser Trockenstress-Indikator zeigt keine Sortenunterschiede.
4. Aus dem Zusammenhang zwischen der Blattleitfähigkeit und der Bodenfeuchte ist ein signifikanter Schwellenbereich für den beginnenden Trockenstress abzuleiten. Für

beide Sorten trat bei den Saugspannungswerten -300 bis -500 hPa eine Abnahme von $g_{\text{H}_2\text{O}}$ ein. Die Sorten unterscheiden sich nicht in diesem Trockenstress-Parameter.

5. Für die Netto- CO_2 -Assimilation gilt Gleiches wie für die Blattleitfähigkeit. Die Schwelle, ab der sich das Bodenmatrixpotenzial negativ auf die CO_2 -Aufnahme auswirkt, liegt unterhalb -300 hPa. Auch für diesen Trockenstress-Parameter existieren keine Sortenunterschiede.
6. Mit der Abnahme der Bodenfeuchte sinkt das frühmorgendliche Wasserpotenzial von Spargeltrieben sprunghaft in einem Saugspannungsbereich von ≈ -600 hPa. Dieser Bodensaugspannungswert repräsentiert den arttypischen Schwellenwert für Trockenstress in den Gefäßen. Die Sorten unterscheiden sich nicht wesentlich in der Höhe des Trockenstress-Schwellenwertes, sondern in dem Verlauf des abnehmenden Wasserpotenzials nach dem Überschreiten der Schwelle. 'Grolim' erreicht einen minimalen Wasserpotenzialwert bei -800 hPa, bei 'Gijnlim' sinkt das Wasserpotenzial ab -650 hPa nicht weiter ab. Die Kombination aus dem Beginn und dem Verlauf des Trockenstress stellt einen Sortenunterschied dar. In Trieben von 'Grolim' setzt der Trockenstress frühzeitiger ein, nimmt allerdings nicht dasselbe Ausmaß an wie in Trieben von 'Gijnlim'.

Dieser Trockenstress-Schwellenwert für die frühmorgendliche Bodenfeuchte dient als Bezugsgröße für die Beurteilung der Trennschärfe der untersuchten hydraulischen Wasserhaushaltsparameter und ihrer Schwellenwerte.

5 Diskussion

5.1 Wasserpotenzial von Boden und Pflanze

Für das Substrat in den 15 l-Gefäßen ergab die Beziehung zwischen der Bodensaugspannung und der volumetrischen Bodenfeuchte während der Bodenaustrocknung eine von Scheffer und Schachtschabel (1984) beschriebene für Sandböden typische pF-Kurve. Anhand der Angaben von Scheffer und Schachtschabel (1984) kann für einzelne Abschnitte der erstellten pF-Kurve die Wasserkapazität des Substrats abgeleitet werden. Diese Abschnitte wurden in Bodensaugspannungsklassen mit zugehörigem Bodenwassergehalt [Vol%] kategorisiert (Tab. 4.2, S. 74). In der Bodensaugspannungsklasse A (−20 bis −80 hPa) der Kontrollpflanzen war aufgrund der hohen Wasserkapazität die Wasserverfügbarkeit nicht eingeschränkt. Die Klasse B (−80 bis −300 hPa) liegt mit pF-Werten unter 1,8 im Bereich der Feldkapazität. Die Klasse C (−300 bis −500 hPa) ist geprägt durch eine stärkere Abnahme der Wasserkapazität und somit einer zunehmenden Reduktion der Wasserverfügbarkeit für die Pflanzen. Für Pflanzen in Gefäßen der Klasse D (−500 bis −800 hPa) wurde durch die exponentielle Abnahme der Saugspannung - begleitet von nur noch geringer Abnahme des Wassergehalts - in kürzester Zeit das Minimum von −840 hPa bzw. 3,8 Vol% erreicht. Die hohen pF-Werte in der Klasse D demonstrieren eine bereits eingeschränkte Wasseraufnahmefähigkeit der Pflanzen.

Diese Beobachtungen stehen in Übereinstimmung mit jenen von Scheffer und Schachtschabel (1984). Die Eingruppierung der Saugspannung in die vier Klassen basiert auf Untersuchungen von Mayer und Paschold (2007), worin Spargelpflanzen in 15 l-Töpfen differenziert bewässert wurden. In den Untersuchungen von Mayer und Paschold (2007) wirkte sich das in diesen Bewässerungsstufen unterschiedliche Wasserangebot auf das Trieb- und Wurzelwachstum sowie auf den Reservekohlenhydratgehalt der Speicherwurzeln aus. In dieser Arbeit bestätigt der Vergleich der vier Saugspannungsklassen mit den korrespondierenden Bodenfeuchtwerten in der pF-Kurve eine unterschiedliche Wasserverfügbarkeit des Bodens für die Pflanzen. Die Kategorisierung der Bodensaugspannungswerte besitzt die nötige Trennschärfe für eine unterschiedliche Wasserversorgung der Pflanzen.

Während der Experimente ist parallel das frühmorgendliche Wasserpotenzial von Boden (Ψ_{Boden}) und Pflanze (Ψ_{PD}) bestimmt worden (Abb. 4.2 S. 55). Für alle bewässerten Pflanzen lag das Ψ_{PD} bei −0,3 MPa. Ψ_{PD} beschreibt den Zustand des pflanzlichen Wasserhaushalts nach nächtlicher Wiederaufsättigung (Reich & Hinckley, 1989). Änderungen des ausgeglichenen Pflanzen-Wasserhaushalts von Spargelpflanzen mit abnehmender Bodenfeuchte weisen auf eine mangelnde Wasserversorgung hin.

Für die Spargelpflanzen in 15 l-Gefäßen mit Sandboden änderte sich das frühmorgendliche Wasserpotenzial nicht wesentlich, bevor das Bodenmatrixpotenzial einen Schwellenbereich unterschritten hatte. Für beide Sorten lag dieser Schwellenbereich bei ca. -600 hPa. Übertragen auf die pF-Kurve des Bodens, befinden sich diese Schwellenwerte in dem pF-Bereich, in dem die Wasserkapazität beginnt, exponentiell abzunehmen. Die frühmorgendlichen Saugspannungswerte, ab denen das pflanzliche Wasserpotenzial sich exponentiell verändert, spiegeln den Bereich des Wasserhaltevermögens des Bodens wider, ab dem der Bodenwassergehalt den Pflanzen nicht mehr ausreichend verfügbar ist. Das Ψ_{PD} , bestimmt als Trieb-Wasserpotenzial, stellt eine indirekte Messung des Bodenmatrixpotenzials dar (Richter, 1997). Kurz vor Sonnenaufgang nimmt die Pflanze die Rolle als Sensor für den Wasserstatus des Bodens ein. Mit der Bodensaugspannung wird direkt das Bodenmatrixpotenzial bestimmt. Die Bestimmung des Bodenmatrixpotenzials mit Tensiometern zeichnet sich besonders durch die genaue Wiedergabe des Bodenwasserstatus in Wurzelnähe aus (Richter, 1997). Die Beziehung „frühmorgendliches Wasserpotenzial in Pflanze und Boden“ spiegelt den in den pF-Kurven abgebildeten Verlauf der Wasserverfügbarkeit für die Pflanzen beider Sorten gut wider. So zeichnet sich die Beziehung zwischen der direkten Bodensaugspannungsmessung und der indirekten Messung über das pflanzliche Wasserpotenzial durch einen engen pflanzenphysiologischen und bodenphysikalischen Zusammenhang aus. 'Grolim' und 'Gijnlim' reagierten mit ähnlichem Trieb-Wasserpotenzial auf eine abnehmende Bodenfeuchte. Zurückzuführen ist das sortenindifferente Verhalten auf eine arttypische Regulierung des Wasserstatus unter zunehmender Bodentrockenheit. Hinweise darauf liefern die für beide Sorten ähnlichen osmotischen Verhältnisse des Phyllokladengewebes in Sommertrieben. Das osmotisch gesteuerte Trieb-Wasserpotenzial sank mit zunehmender Trockenheit in den Druck-Volumen-Analysen (Abb. 4.7, 4.6, S. 59) für 'Gijnlim' und für 'Grolim' in gleicher Weise.

Für beide Sorten traten nach Überschreiten des Schwellenwerts Schwankungen des frühmorgendlichen Wasserpotenzials auf. Eine Überprüfung der Daten ergab keinen Einfluss der Methode, der Sorte, des Messtermins oder des Vegetationszeitpunktes auf das Streuungsmaß. Keiner der abweichenden frühmorgendlichen Wasserpotenzialwerte lag in dem Bereich eines ausgeglichenen Wasserhaushalts. Die Abweichungen sind als zufällige Effekte der trockengestressten Pflanzenindividuen aufzufassen.

Für mehrere Arten und unterschiedliche Böden konnte nachgewiesen werden, dass das Ψ_{PD} mit dem Wasserstatus in der Wurzelzone korrespondiert (Reich & Hinckley, 1989; Itier et al., 1992; Richter, 1997). Entsprechende Untersuchungen wurden auch mit Sojabohnen vorgenommen. Während einer sukzessiven Bodenaustrocknung konnte für Sojabohnen auf verschiedenen Standorten auch eine exponentielle Abnahme des frühmorgendlichen Pflanzen-Wasserpotenzials ab einem Schwellenwert der Bodenfeuchte beobachtet werden (Itier et al., 1992).

5.2 Relatives Wasserdefizit und Wasserpotenzial bei Turgorverlust

Als Untersuchungsobjekte für die PV-Kurven wurden Spargeltriebe im Sommer ausgewählt, die unter Gewächshaus-Bedingungen während der Vegetationsphase hohen Umweltstressfaktoren ausgesetzt waren. In dem gewählten Messzeitraum im Juli 2006 herrschten eine hohe Lufttemperatur (Abb. 3.1, S. 36) und eine hohe Globalstrahlung (Abb. 3.2, S. 37) bei langer Sonnenscheindauer vor. Die Wachstumsbedingungen der Frühjahrstriebe waren durch geringere Umweltstressfaktoren gekennzeichnet. Die großen Unterschiede der Umweltbedingungen während der Triebentwicklung im Frühjahr und im Sommer sollten Unterschiede in den exogen beeinflussbaren Gewebeeigenschaften induzieren.

Die PV-Kurven von Spargel im Frühjahr und im Sommer 2006 zeichnen sich durch einen steilen Abfall des Wasserpotenzials und eine geringe Abnahme des relativen Wassergehalts im turgesztenen Zustand aus. Die vollturgesztenen Sommertriebe reduzierten bei gleichem Gewebewassergehalt das Wasserpotenzial stärker als Frühjahrstriebe. Eine starke Absenkung des Wasserpotenzials zu Beginn des transpirativen Wasserverlusts in den sommerlichen Assimilationsorganen sicherte das Aufrechterhalten ihrer Wasserversorgung auch unter Wasserdefizit. Zu ähnlichem Ergebnis führen die Untersuchungen von Gieger (2002) an Stiel- und Traubeneichen.

Alle Spargeltriebe im Frühjahr und im Sommer zeigten, dass mit einer Absenkung des Wasserpotenzials keine starke Absenkung des relativen Wassergehalts einher ging. Mit der Aufrechterhaltung eines hohen Wassergehalts wird die Aktivität empfindlicher Stoffwechselprozesse auch unter Trockenheit gewährleistet (Hsiao, 1973) und eine Einschränkung der Photosynthesekapazität verhindert (Kubiske et al., 1996). Das Aufrechterhalten hoher RWG bei starker Absenkung des Wasserpotenzials ermöglicht eine rasche Erholung des geweblichen Wasserzustands nach einer Wasserzufuhr. Dieser physiologische Prozess konnte auch bei Weinreben beobachtet werden (Schultz, 1996). Das kritische relative Wasserdefizit lag in Sommertrieben um 2%- für 'Gijnlim' bzw. 3%-Punkte für 'Grolim' geringfügig niedriger als im Frühjahr. Sommertriebe hatten folglich eine etwas bessere Wasserrückhalte-Charakteristik. Der hohe Wassergehalt im Phyllokladiengewebe besonders beim Welkepunkt verweist auf eine generell gute Wasserspeicherfähigkeit des untersuchten Spargelgewebes beider Sorten und Vegetationszeitpunkte. Dabei hat die Sorte einen geringeren Einfluss auf das Wasserspeichervermögen als der durch die Jahreszeit beeinflusste Gewebezustand. Am Turgornullpunkt hatten alle Spargeltriebe im Frühjahr und Sommer noch einen hohen relativen Wassergehalt über 85%. Für *Asparagus officinalis* L. liegt der Literatur keine vergleichenden Werte vor. Im Vergleich zu Spargel hat Apfelgewebe ein geringeres Wasserspeichervermögen und zählt nach McKersie und Leshem (1994) zu den Arten mit geringer Austrocknungsresistenz. Für Apfeltriebe tritt der Turgorverlust bei einem kritischen RWG von 78% auf (Diaz-Pérez et al., 1995). Für *Phaseolus vulgaris* L. konnte für bestimm-

te Sorten ein kritischer RWG zwischen 80 – 90% unter Trockenstress festgestellt werden. Diese Sorten mit hoher Gewebewasser-Rückhaltekapazität sind charakterisiert durch bessere Trockentoleranzmechanismen bezüglich des Gaswechsels und des Wachstums (Franca et al., 2000). Eine Kulturpflanze mit hoher Austrocknungsresistenz ist Wein (McKersie & Leshem, 1994). Unter Trockenstress lag der RWG am Turgornullpunkt für die trocken-tolerante Sorte Syrah bei 82% und für die trockenheitmeidende Sorte Grenache bei 89% (Schultz, 1996). Ohne Wassermangel unterschieden sich die beiden Sorten nicht hinsichtlich des RWG von 83% beim Turgorverlust. Im Vergleich zu den trockenresistenten und anfälligen Kulturen sind die untersuchten Spargelpflanzen anhand ihres relativen Wasserdefizits als trockenresistent einzustufen. Aus dem Vergleich des RWG am Turgornullpunkt von Spargel mit anderen Gattungen ist den beiden Sorten Gijnlim und Grolim eine mittlere bis hohe Austrocknungsresistenz zuzuschreiben. Im Gegensatz zu Sorten anderer Kulturpflanzen unterscheiden sich die beiden Bleichspargelsorten nicht.

In der Höhe des Wasserpotenzials am Turgornullpunkt unterschieden sich die Frühjahrstriebe wesentlich von den Sommertrieben. Während sich bei erstgenannten der Turgorverlust bei $-1,4$ MPa in Pflanzen von 'Gijnlim' und $-1,1$ MPa von 'Grolim' einstellte, waren beide Sorten im Sommer gleich befähigt, das Wasserpotenzial am TNP bis auf $-2,1$ MPa zu senken. Ein Hinauszögern des Turgorverlusts in Verbindung mit hohem relativen Wassergehalt birgt den Vorteil, die Stomata auch bei niedrigem Wasserpotenzial länger offen zu halten. Damit kann unter limitierter Wasserversorgung der Gaswechsel und insbesondere die Netto-Assimilation fortgeführt und eine bessere Ausbeute des Bodenwasser-Reservoirs gewährleistet werden. Diese Beobachtung wurde für Rebsorten gemacht (Schultz, 1996). Für landwirtschaftliche Nutzpflanzen und Mesophyten an nicht besonders trockenheitsbelasteten Standorten ist ein Wasserpotenzial am Turgornullpunkt von $-1,5$ MPa als Permanenter Welkepunkt definiert. Trockenheit adaptierte Pflanzen können nach Lösch (2003) auch noch unter -2 MPa turgeszent sein. Spargelpflanzen im Sommer weisen demnach eine Disposition für Trockenheitsanpassung auf.

Bei der Auftragung der Wasserpotenziale am Turgornullpunkt aus den PV-Analysen zusammen mit den niedrigsten frühmorgendlichen Wasserpotenzialwerten (Abb. 5.2, S. 118) wurde deutlich, dass Pflanzen beider Sorten eine Absenkung des Wasserpotenzials untertags fast bis zum Turgorverlust gewähren. Unter den trockenen Boden- und Luftbedingungen für das vegetative Wachstum im Juli 2006 waren die untersuchten Spargeltriebe somit in der Lage, mit einer starken Absenkung des Wasserstatus in den Phyllokladien den Gasaustausch fortzuführen, ohne ihren Wasserhaushalt extrem zu gefährden. Die damit einhergehende Vermeidung überhöhter Wasserverluste unter Wassermangel liefert Hinweise auf eine Anpassung an Trockenstress (Gieger, 2002). 'Gijnlim' verhinderte eine Unterschreitung des Turgornullpunkts, während für 'Grolim' einmalig ein frühmorgendliches Wasserpotenzial unterhalb des Welkepunkts nachgewiesen werden konnte.

Das niedrigste frühmorgendliche Wasserpotenzial für 'Gijnlim' wurde bei $-1,8$ MPa noch

bei turgeszentem Gewebe gemessen, das von 'Grolim' überschritt einmalig den Welkepunkt. Beide Bleichspargelsorten nehmen einen gefährdenden Wasserverlust durch die hohe stomatäre Wasserabgabe in Kauf. Bei guter Wasserversorgung nutzt 'Grolim' eine höhere stomatäre Blattleitfähigkeit für eine höhere Netto-Assimilation aus als 'Gijnlim' (Abb. 4.20, S. 75, Abb. 4.21, S. 76). Die Betrachtung der intrinsischen Wasserausnutzung bei guter Wasserversorgung zeigt, dass die Absenkung der Wasserpotenziale im Tagesverlauf bei 'Grolim' keine höhere CO₂-Aufnahme als bei 'Gijnlim' mit sich bringt (Abb. 4.22, S. 77). Bei einem Wasserdefizit wirkt sich die extreme Wasserpotenzialabsenkung im Tagesgang für 'Gijnlim' allerdings nachteiliger aus als für 'Grolim'. Die größere Stomataöffnung von 'Gijnlim' (Abb. 4.19, S. 74) führt zu einer höheren Wasserabgabe (Abb. 4.21, S. 76), ohne zu einer besseren Kohlenstoffausbeute beizutragen (Abb. 4.21, S. 76). Der durch das Absenken des Wasserpotenzials ermöglichte größere Gaswechsel auch unter Bodentrockenheit verhalf 'Gijnlim' zu keiner höheren Wasserausnutzung gegenüber 'Grolim'. Vergleichende Ergebnisse auch bei anderen Pflanzenarten konnten hierzu nicht gefunden werden.

Aus der Gegenüberstellung der Wasserpotenzialwerte am Turgornullpunkt und den frühmorgendlichen Werten trockengestresster Pflanzen lässt sich ein hydrolabiles (anisohydrisches) Verhalten der Sorten erkennen. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Beobachtungen von Drost und Wilcox-Lee (1990) über die Änderungen des Trieb-Wasserpotenzials im Tagesgang der Grünspargelsorte Jersey Giant. Für gering bis stark trockengestresste Triebe konnten diurnale Schwankungen des Wasserstatus mit Absenkungen bis ca. $-1,8$ MPa bei Pflanzen in sehr trockenem Boden festgestellt werden.

Aus der Gegenüberstellung der minimalen Wasserpotenzialwerte beim Turgornullpunkt und jener im Tagesgang der krautigen Pflanze *Centaurea cyanus* wurde von Vogt (1998) auf einen hydrolabilen Wasserhaushalt geschlossen. Spargel zeigte eine ähnliche Beziehung, wodurch diesem ein hydrolabiler Charakter zugeschrieben wird. Die Zuordnung der untersuchten Spargelsorten zu den anisohydrischen Pflanzen unterstreicht die Fähigkeit des Spargels, den Turgorverlust durch eine sommerliche Absenkung des kritischen Wasserpotenzials hinauszuzögern.

Von dem Wasserpotenzial am Turgornullpunkt lässt sich das osmotische Potenzial bei Turgorverlust ableiten. Frühjahrstriebe wiesen ein weniger negatives osmotisches Potenzial mit $-1,4$ MPa für 'Gijnlim' und $-1,1$ MPa für 'Grolim' am Turgornullpunkt auf als für beide Sorten mit $-2,1$ MPa im Sommer. Für sommerliche Spargeltriebe ist die Absenkung des osmotischen Potenzials auf eine Osmoregulation der Pflanzen zurückzuführen. Eine Verringerung des osmotischen Potenzials kann von einer Pflanze u.a. durch eine Erhöhung der osmotisch wirksamen Stoffmenge (= aktive osmotische Anpassung) erreicht werden (Tyree & Jarvis, 1982). Die osmotische Anpassung dient dem Turgorerhalt, welcher das Streckungswachstum, die Aufrechterhaltung der Stomataöffnungsweite und die Photosynthese gewährleisten (Tyree & Jarvis, 1982). Eine Zunahme des osmotischen Volumens führt zu einer Zunahme des Sättigungswassergehalts und der Trockenmasse (Vogt,

1998). Sommertriebe besaßen für beide Sorten einen signifikant höheren absoluten Wassergehalt bei Wassersättigung (Anhang, Tab.A.1, S. 144). Daraus lässt sich folgern, dass die Sommertriebe von 'Gijnlim' und 'Grolim' einen aktiven osmotischen Anpassungsmechanismus besitzen. Die Spanne der osmotischen Potenzial-Absenkung zwischen Frühjahrs- und Sommertrieben liegt bei 'Gijnlim' mit 1,0 MPa höher als bei 'Grolim'. Ähnliche Amplituden während einer Vegetationsperiode mit Trockenphasen konnten für Gehölze wie *Sorbus aucuparia* L. und *Sambucus nigra* L. festgestellt werden (Vogt, 1998). Die Amplitude von 'Grolim' liegt mit 0,7 MPa im Wertebereich von krautigen Pflanzen wie den *Centaureen* (Vogt, 1998). Für Spargel lässt sich ein Osmoregulierungsvorgang mit diesen Amplituden nicht nachweisen. Für die Mehrzahl der Pflanzenarten sind keine stärkeren osmotischen Potenzialabsenkungen als maximal 1 MPa bekannt (Lösch, 2003).

Die Osmoregulierung des zellulären Wasserpotenzials ist bei Monokotyledonen ein häufig beobachteter Prozess der Anpassung an Kälteperioden (Pollock, 1986). Die dabei osmotisch wirksamen Substanzen stellen niedermolekulare Kohlenhydrate dar. Diese wasserlöslichen Kohlenhydrate sind aufgrund ihrer Depolymerisierung unter Wassermangel im Gewebe in der Lage, als Osmotikum zu fungieren, und folglich den Wasserstatus in der Zelle zu stabilisieren. Martin und Hartmann (1990) berichten über depolymerisierte Zucker in Trockenperioden in der Vegetationsphase von Spargel. Die dabei freigesetzten niedermolekularen Kohlenhydrate dienen den Spargelzellen als osmotischer Puffer vor allem im Sommer und Herbst als Reaktion auf hohe Temperaturen und Wassermangel. Eine Anreicherung der Osmotika Glukose, Saccharose und Fruktane in Spargeltrieben und -wurzeln wurden als Wirkung von Trockenheit interpretiert (Pressman et al., 1989). Ernst und Krug (1998) machten in ihren Trockenheitstudien mit Spargel die wasserlöslichen Kohlenhydrate für die Osmoregulierung von Wasserpotenzial in Spargelzellen in Trockenperioden auch ohne Temperatureffekt verantwortlich. Martin und Hartmann (1990) verweisen auf die typische Anpassung für fruktanhaltige Pflanzen an Umweltstress.

Hills (1986) untersuchte die Auswirkung von Osmotika-Konzentrationen auf die Photosynthese-Kapazität von isolierten Spargel-Mesophyllzellen. Im Vergleich zu anderen Pflanzenarten war die Photosynthese-Aktivität nur geringfügig durch hohe Osmotika-Konzentrationen beeinträchtigt. Einen totalen Verlust der Photosynthese-Aktivität von Spargel führt er auf eine starke Abnahme der Saccharose-Synthese unter Wassermangel zurück. Während sehr hohe Konzentrationen von Osmotika zu einem Verlust der Photosynthese-Aktivität führten, verhinderte eine Anreicherung von Osmotika und die damit bewirkte Aufrechterhaltung des Turgors eine Abnahme der Photosyntheseleistung. Spargelgewebe zeigt durch die Fähigkeit, das Wasserpotenzial unter Wassermangel osmotisch zu regulieren, und somit die Photosynthese aufrecht zuhalten, einen Anpassungsmechanismus der Photosynthese an Umweltstress. Diese in der Literatur beschriebenen Trockenstressmechanismen des Spargels scheinen nicht sorten-, sondern artspezifisch zu sein. Diese Tatsache deckt sich mit den eigenen Beobachtungen an 'Gijnlim' und 'Grolim'.

Die Druck-Volumen-Analyse von Spargeltrieben der Sorten 'Gijnlim' und 'Grolim' deckte Eigenschaften einer guten Wasserhaushaltsführung unter Trockenheit auf. Aus der hohen Wasserspeicherfähigkeit des Gewebes konnte auf eine mittlere bis hohe Trockentoleranz geschlossen werden. Das geringe relative Wasserdefizit am Turgornullpunkt verweist auf eine trockenresistente Eigenschaft der Spezies. Der Nachweis einer aktiven osmotischen Anpassung des Spargelgewebes an trockene Vegetationsperioden zeigt, dass Spargel zudem über eine Trockenheitsanpassung verfügt. Die Hypothese einer sortendifferenten „Wasserpotenzial-Wasservolumen-Beziehung“ musste abgelehnt werden.

5.3 Hydraulische Leitfähigkeit

Methode und Messung der hydraulischen Leitfähigkeit bei Spargel

Für die Entwicklung einer geeigneten Apparatur zur Messung der hydraulischen Leitfähigkeit von Spargeltrieben wurde auf die erfolgreiche Messmethode nach Sperry et al. (1988) zurückgegriffen. Die hohen Anforderungen an die Messtechnik beruhten auf der Beschaffenheit des Untersuchungsobjekts. Spargeltriebe sind krautige und dünne Triebe. In der Literatur werden überwiegend Untersuchungen für Gehölze beschrieben. Die Wahl der Überdruck-Filtrationsmethode geht auf Berichte von Tyree et al. (1995), Nijse et al. (2001), Kocacinar und Sage (2003) zurück, die mit veränderten Methoden von Sperry et al. (1988) die hydraulische Leitfähigkeit von krautigen Spezies bestimmten.

Die für Spargel entwickelte Messmethode hebt sich durch die gasfreie Messprozedur von den bisher beschriebenen Überdruck-Filtrationsmethoden ab. Durch die Verwendung entgasten Wassers und einem Druckaufbau unter Luftausschluss wurden Gas-Immissionen in der Infusionslösung verhindert. Nach Dolan (1999) reduzieren diese Prozeduren die Gefahr, dass während der Wasserfiltration der Triebe künstliche Embolien erzeugt werden.

Für die Spezies *Asparagus officinalis* L. ist in Vorversuchen die Druckhöhe von 10 kPa zur Messung der hydraulischen Leitfähigkeit als geeignet ermittelt worden (Anhang, Abb. A.9, S. 146). Bei 10 kPa war die Wasserflussrate auch über den eigentlichen Messzeitraum hinweg nahezu gleichförmig. Ein niedriger Druck während des Messvorgangs verhindert zum einen das unerwünschte Lösen von Embolien in den Leitgefäßen. Zum anderen ist damit ein geringes Wasservolumen zur Bestimmung der Durchflussrate verbunden. Die Wahl des geeigneten Drucks für Spargel orientierte sich zusätzlich zur Flusskonstanz an dem gerade noch wägbaren Exudatvolumen. In der Literatur differieren die Angaben über die Höhe des zweckdienlichen Überdrucks mit der Methode und der jeweilig untersuchten Pflanzenart. Während in der ursprünglichen Methode mit einer Druckdifferenz von 1 bis 6 kPa für Ahorntriebe gearbeitet wurde (Sperry et al., 1988), setzten Nijse et al. (2001) eine Druckhöhe von 25 kPa für Chrysanthementriebe ein. Kocacinar und Sage (2003) übten zur Messung der hydraulischen Leitfähigkeit von krautigen *Chenopodiaceen* einen Druck zwischen 5 und 20 kPa auf die Infusionslösung aus. Tsuda und Tyree (2000) wandten

für *Phaseolus vulgaris* L., *Lycopersicon esculentum* L. oder *Capsicum annuum* L. Drücke zwischen 3 und 7 kPa an. Es hat sich gezeigt, dass der bewährte Druck zur Messung der hydraulischen Leitfähigkeit in Spargel mit keiner anderen Pflanzenart gleich ist. Eine Anpassung und eine Weiterentwicklung der Methode zur Messung der hydraulischen Leitfähigkeit von Sperry et al. (1988) hat sich als nötig und erfolgreich herausgestellt.

Ähnliche Unterschiede sind der oben genannten Literatur über die Höhe des Drucks zum Herausspülen der Embolien zu finden. In Anlehnung an die methodischen Vorversuche von Sperry et al. (1988) wurde die Wirkung von mehrmals ausgeübtem hohen Druck auf die hydraulische Leitfähigkeit der Spargeltriebe untersucht. Nach einer Ausübung eines Drucks von 70 kPa konnte aus der konstanten hydraulischen Leitfähigkeit auf eine vollständige Eliminierung von Gasblockaden in den Leitgefäßen geschlossen werden. Für Ahorn (Sperry et al., 1988) wurden 175 kPa als nötigen Druck ermittelt. Nijssen et al. (2001) und Kocacinar und Sage (2003) geben keine Angaben über eine Überprüfung des angewandten Drucks an und beziehen sich auf Sperry et al. (1998). Für die oben genannten Gemüsearten setzten Tsuda und Tyree (2000) 500 kPa ein, um Embolien zu eliminieren. Die extremen Druckunterschiede der Literaturangaben verweisen auf die Erforderlichkeit der durchgeführten Anpassung des Vorgangs zur Embolie-Beseitigung in Spargeltrieben.

Mit der Entwicklung der Apparatur und der darin eingesetzte Methodik erwies sich die Messung der hydraulischen Leitfähigkeit als geeignet, Kavitationen und Embolien in Spargeltrieben nachzuweisen. Mit ähnlicher Methodik konnten Tyree und Sperry (1989) den Nachweis von Luftblockaden im Wasserleitsystem erbringen und Xylem-Anfälligkeitskurven von verschiedenen Gehölzen und von krautigen Pflanzenarten erstellen.

Einfluss der Triebmorphologie auf die Wasserleitfähigkeit

Vermessungen von Seitentrieben einzelner Haupttriebe ergaben für beide Sorten ein enges positives Verhältnis zwischen der Seitentrieblänge und der -querschnittsfläche (Anhang, Abb. A.3, S. 142). Die Gültigkeit dieser allometrischen Beziehung - der Dynamik des Triebwachstums - ausschließlich für das laterale Triebwachstum an jeweils einer Haupttriebachse (Anhang, Abb. A.5, S. 143) deutet auf ein in sich geschlossenes ontogenetisches System des Seitentriebwachstums hin. Ein ähnliches allometrisches Wachstum existiert zwischen Blättern und Strunk für Blumenkohl (Stützel et al., 1988; Stützel & Aufhammer, 1991). Dieser Beziehung wird ein konservativer Charakter unabhängig von der Wasserversorgung zugesprochen (Kochler, 2001).

Ein Spargel-Haupttrieb besitzt unterschiedlich dicke und lange Seitentriebe (Schaller 2005, unveröffentlichte Daten). Mit zunehmender Trieblänge geht auch eine höhere Phyllokladiendichte einher (Bauer, 2000). Je größer die Querschnittsfläche der Seitentriebe eines Haupttriebes angelegt wurde, desto mehr transpirierende Phyllokladien werden an diesem Trieb ausgebildet. Diese erfordern eine höhere Wasserversorgung als dünne kurze Triebe mit weniger Assimilationsorganen. Bauer (2000) vermaß die Phyllokladiendichte pro cm

Trieblänge von 'Grolim' und 'Gijnlim'. 'Grolim' wies mit 14,4 Stück je cm Trieb signifikant mehr Phyllokladien auf als 'Gijnlim' mit 7,5.

Aufgrund dieser Seitentrieb-Allometrie von 'Gijnlim' und 'Grolim' kann die Hypothese, dass eine Kausalität zwischen der Seitentrieb-Morphologie und der Wasserversorgung der Assimilationsorgane besteht, angenommen werden. Der Zusammenhang wird von Wilson (1988) unterstützt, welcher von einem funktionalen Gleichgewicht zwischen einzelnen Pflanzenorganen ausgeht.

In den Jahren 2005 und 2006 war die Wasserversorgungsleistung in eigenen Untersuchungen, gemessen als maximale hydraulische Leitfähigkeit, von dicken Trieben signifikant höher als von dünnen Trieben (Tab. A.2, S. 147, Tab. 4.1, S. 61). Der Zusammenhang zwischen maximaler Leitfähigkeit und Triebdurchmesser bestätigt die sinnvolle Wahl der Triebquerschnittsfläche als Bezugsgröße für die spezifische Leitfähigkeit. Anhand dieser sind die Sorten Gijnlim und Grolim in ihrer Wasserleitfähigkeit miteinander zu vergleichen.

Durch die Triebmorphologie ist 'Grolim' aufgrund größerer Triebdurchmesser, höherer maximaler Leitfähigkeit, aber kürzeren Trieben gegenüber 'Gijnlim' im Vorteil. Mit diesen Triebigenschaften stehen den Assimilationsorganen an Trieben von 'Grolim' pro Einheit Trieblänge eine bessere Versorgung mit Wasser und Nährstoffen zu Verfügung als für 'Gijnlim'. Der damit in Verbindung zu bringende höhere Wasserbedarf von 'Grolim' deckt sich mit Untersuchungen von Bauer (2000) (siehe oben). In einer Bestimmung der Assimilationsoberfläche von Spargelpflanzen war diese von 'Grolim' tendenziell höher als von 'Gijnlim' (Bauer, 2000). Unter denselben Umweltbedingungen und bei guter Bewässerung hatten Triebe von 'Grolim' eine Transpirationsrate als von 'Gijnlim' (Abb. 4.20, S. 75).

5.3.1 Maximale und spezifische hydraulische Leitfähigkeit

In dem Sortenvergleich des Wasserhaushaltsparameters „hydraulische Leitfähigkeit“ erwiesen sich Triebe von 'Grolim' leistungsfähiger in der Wasserversorgung ihres oberirdischen Aufwuchs als jene von 'Gijnlim'. Zurückzuführen ist dieser Unterschied zwischen 'Gijnlim' und 'Grolim' auf die in beiden Versuchsjahren höhere maximale Leitfähigkeit (Tab. 4.1, S. 61) und höhere Durchmesser der Seitentriebe. Bestärkt wird die vorteilhaftere Disposition von 'Grolim' für den Wassertransport durch die in beiden Versuchsjahren im Trend höher liegende querschnittsflächenspezifische Leitfähigkeit als von 'Gijnlim'. Die bessere hydraulische Leitfähigkeit von 'Grolim' wird begünstigt durch längere Leitgefäße. Die längste Trachee ist für 'Grolim' nachgewiesen worden. Es lässt vermuten, dass 'Grolim' mit größerem Triebdurchmesser auch einen höheren Anteil von weitlumigen langen Tracheen besitzt als 'Gijnlim'. Über diesen Zusammenhang berichtet Sperry (2003) bei Gehölzen mit Tracheiden und Tracheen wie sie auch in Spargel vorkommen. In den anatomischen Untersuchungen des Wasserleitsystems von verschiedenen Gattungen der Angiospermen, Gymnospermen und Sporophyten wiesen Sperry, Hacke und Wheeler (2005) eine enge Korrelation zwischen der Länge und dem Durchmesser von Tracheen nach. Diese Leitelemente setzten

dem Wasserstrom geringere Widerstände entgegen (Zimmermann, 1983) und haben pro Leitbahnenfläche eine viel höhere hydraulische Leitfähigkeit als Tracheiden (Sperry, 2003). Es ist keine Literatur über diese Zusammenhänge für *Asparagus officinalis* L. bekannt. Auch wird nicht über Sortenvergleiche berichtet. Überträgt man dennoch diese Beziehungen der Triebdiameter und der hydraulischen Ausstattung auf die der Spargeltriebe, lässt sich mit einer möglichen unterschiedlichen Xylemanatomie die sortenunterschiedliche Wassertransportleistung erklären. Im Jahr 2005 lag für beide Sorten die gemessene maximale Leitfähigkeit der Triebe niedriger als jene des Jahres 2006. Lösch (2003) trug die maximale Leitfähigkeit verschiedener Pflanzenarten zusammen. Die Gegenüberstellung der maximalen hydraulischen Leitfähigkeitswerte der beiden Spargelsorten mit jenen von tropischen Bäumen und heimischen und nordamerikanischen Sträuchern lässt erkennen, dass die L_{\max} -Werte im Jahr 2005 auch im Vergleich zu anderen Arten sehr niedrig liegen. Hingegen weisen die Werte im Jahr 2006 eine ähnliche Größenordnung auf wie der mittlere Bereich für bisher bekannte Leitfähigkeitswerte (Machado & Tyree, 1994; Kolb & Davis, 1994; Vogt, 1998).

Für eine Evaluierung der absoluten L_{\max} -Werte einer Pflanzenart bzw. der Sorten ist eine zusätzliche Erfassung des Parameters für mehrere Vegetationsperioden sinnvoll. Mögliche Gründe der Schwankungen zwischen den beiden Versuchsjahren sind das unterschiedliche Ausgangsmaterial für die Jahre 2005 und 2006. Die Spargelkronen für die Vegetationsperiode 2005 wurden im Frühjahr 2004 gepflanzt, für das Versuchsjahr 2006 im Frühjahr 2005. Somit können die unterschiedlichen Witterungsbedingungen 2004 und 2005 einen Einfluss auf die Morphologie der Knospen und folglich der Triebe ausgeübt haben (Hartmann, 1981; Krug, 1996, 1998).

Eine weitere mögliche Ursache für die unterschiedliche hydraulische Leitfähigkeit kann eine unterschiedliche Triebentwicklung während der Versuchsjahre sein. Die Anzuchtbedingungen der Pflanzen waren hinsichtlich Wasser- und Nährstoffversorgung identisch. Hingegen ist ein Einfluss der Umweltbedingungen, insbesondere der Temperatur, auf die Triebentwicklung nicht auszuschließen (Pressman et al., 1989; Ernst & Krug, 1998). In der ersten Wachstumsphase der Triebe, Mitte April bis Mitte Mai, waren Unterschiede in der Lufttemperatur zu verzeichnen (Abb. 3.1, S. 36). Die um ca. 5°C geringere Tagesmittel-Temperatur im Jahr 2005 können das anfängliche Triebwachstum zunächst gehemmt haben. Ab Mitte Mai lag die Lufttemperatur für das Versuchsjahr 2006 höher als 2005, womit das Triebwachstum im Jahr 2006 bis zur vollständigen Ausdifferenzierung stärker gefördert wurde als 2005. Eine mit der Temperatur einhergehende unterschiedliche Dynamik des Zellstreckung der monokotylen Triebe kann sich folglich auf die hydraulische Architektur ausgewirkt haben.

Die Differenz zwischen der maximalen Leitfähigkeit in den Jahren 2005 und 2006 beläuft sich auf ca. $10^{-2} \text{ m}^4 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$. Eine Relativierung der Größenunterschiede bringt der Bezug auf die Querschnittsfläche mit sich. Die querschnittsflächenspezifische Leitfä-

higkeit variiert im Rahmen der Standardabweichung zwischen den Versuchsjahren. Mit der höheren Wasserversorgungsleistung der Triebe von 'Grolim' konnte auch eine höhere Transpirationsrate ($J_{\text{H}_2\text{O}}$) beobachtet werden (Abb. 4.14, S. 69). Diese Beziehung zwischen L_{max} und $J_{\text{H}_2\text{O}}$ für die untersuchten Spargelsorten ist auch in zahlreichen anderen Pflanzen zu beobachten (Jones et al., 1982; Koide, 1985; Tsuda & Tyree, 2000). Für die pflanzliche Evaporationsrate wurde eine generelle Analogie zur hydraulischen Leitfähigkeit in Abhängigkeit des Wasserpotenzials des Bodens und des Blattes erstellt (Tsuda & Tyree, 2000). Tsuda und Tyree (2000) schließen aus ihren Untersuchungen an verschiedenen Gemüsearten, Sojabohne und Sonnenblume, dass die pflanzliche hydraulische Leitfähigkeit direkt auf die Transpirationsrate reagiert. Eine hohe hydraulische Leitfähigkeit verschafft Pflanzen aufgrund dieser Analogie einen großen Vorteil in der Reduzierung von Trockenstress. Auf hohe Transpirationsraten können Pflanzen mit hoher maximaler Leitfähigkeit mit einer guten Wasserversorgung der Blätter reagieren. Das damit verhinderte Absinken des Blatt-Wasserpotenzials ermöglicht ein Aufrechterhalten der Transpiration. Diese Eigenschaft von 'Grolim' kann, besonders unter hohen Lufttemperaturen und Wasserdampfdruckdefiziten der Luft, die Pflanze vor Hitzeschäden bewahren (Abb. 4.14, S. 69). Bei Pflanzen von 'Grolim' deuten die höhere maximale Leitfähigkeit und ihre dickeren Seitentriebe auf einen anatomisch-morphologischen Vorteil für die photosynthetische Produktivität sowohl unter guter als auch unter mangelnder Wasserversorgung an. Für unterschiedliche Gemüsekulturen schlossen Tsuda und Tyree (2000) aus höheren hydraulischen Leitfähigkeiten auf eine höhere Trockentoleranz. Pflanzen mit hoher hydraulischer Leitfähigkeiten sind in der Lage, höhere Blattwasserpotenziale bei gegebener Transpiration und Wasserversorgung zuzulassen.

Bezogen auf die Seitentriebquerschnittsfläche zeichnete sich der Sortenunterschied in der maximalen Leitfähigkeit nicht mehr so klar ab (Tab. 4.1, S. 61). Die Höhe der hydraulischen Leitfähigkeit ist nicht direkt proportional zum Seitentriebsdurchmesser. Obwohl 'Grolim' in der Tendenz auch eine höhere querschnittsspezifische Leitfähigkeit (L_{Qs}) hat, ist die geringere L_{Qs} von 'Gijnlim' nicht um demselben Faktor niedriger als die maximale.

Eine Erklärung dafür kann in oben erwähnten sortenunterschiedlichen Ausgestaltung der hydraulischen Architektur liegen. Im Gegensatz zur vorangegangenen Argumentation der Xylemanatomie könnte hier die Sorte Gijnlim von der Xylemausgestaltung profitieren. In diesem Fall könnten Triebe von 'Gijnlim' einen höheren Anteil an Metaxylem gegenüber dem Protoxylem aufweisen (Kapitel 2.3.1). Das Metaxylem zeichnet sich durch einen höheren Anteil an weitleumigen Zellen (Heyes & Christopher, 2003) und folglich pro Seitentrieb-Querschnittsfläche eine höhere theoretische Wassertransportleistung (Sperry, 2003). Eine andere mögliche Erklärung liefern Machado und Tyree (1994) mit ihrer Beobachtung an monokotylen tropischen Bäumen. Für diese existiert keine Korrelation zwischen der Größe der Querschnittsfläche und der Anzahl der Leitbündel. 'Gijnlim' könnte demnach mehr Leitbündel pro Querschnitt besitzen als 'Grolim'. Aussagen über eine sortenunter-

schiedliche hydraulische Architektur können nur Mikrotom-Querschnitte von Seitentrieben liefern.

Die Gegenüberstellung der L_{\max} und der L_{QS} zeigt, dass sich die Sorten stärker in L_{\max} unterscheiden als in der L_{QS} . Nur in der Vegetationsperiode 2006 liegt auch für die Querschnittsflächen-spezifische Leitfähigkeit in Trieben von 'Grolim' höhere Werte vor. Mit der Annahme eines sortendifferenten Anteils an Xylemfläche pro Triebquerschnittsfläche wird deutlich, warum sich der Bezug der L_{\max} auf die Querschnittsfläche nicht besonders geeignet hat, um die Leitungs-Leistungsfähigkeit von 'Grolim' und 'Gijnlim' zu unterscheiden. Die Xylemquerschnittsfläche wäre möglicherweise eine bessere Bezugsgröße für die spezifische Leitfähigkeit gewesen. Aufgrund der hohen Zeitintensität für die Anfertigung und Auswertung von Xylemquerschnitten wurde aber auf eine Sortendifferenzierung in der absoluten Transportleistung des Wasserleitsystems verzichtet.

5.3.2 Embolieanfälligkeit des Spargels

Das Erstellen von Xylem-Anfälligkeitskurven zielte auf die Identifizierung des kritischen Wasserstatus' von Spargel ab, bei dem unter Trockenheit der Wasserhaushalt stark beeinträchtigt ist. Die Beziehung zwischen der hydraulischen Leitfähigkeit und dem Xylem-Wasserpotenzial von Trieben wurde mit drei verschiedenen Methoden in Anlehnung an die Überdruck-Filtrationsmethode nach Sperry et al. (1988) erstellt (Tab. 3.2, S. 46). Der damit errechnete Verlust an hydraulischer Leitfähigkeit ist ein direktes Maß für der Bildung von Kavitationen und Embolien in den Xylemgefäßen (Tyree & Sperry, 1989).

Die Anfälligkeitskurve nach Methode 1 zeichnet sich durch die natürliche Entstehung von Gasblockaden als Folge der diurnalen transpirativen Wasserabgabe aus. Damit spiegelt der in dieser Anfälligkeitskurve abgeleitete Embolisierungsgrad das spargelspezifische Verhalten der Wasserhaushaltsparameter „hydraulische Leitfähigkeit“ und „Xylem-Wasserpotenzial“ unter zunehmender Lufttemperatur, Sonneneinstrahlung und Lufttrockenheit im Tagesgang wider. Der ähnliche Kurvenverlauf beider Sorten deutet eine ähnliche Generierung von Luftblockaden während der Trockenheit im Tagesgang an. In der Literatur sind keine sortenunterschiedlichen Anfälligkeitskurven beschrieben. Demnach sind die Ergebnisse von 'Gijnlim' und 'Grolim' nicht mit Sorten anderer Pflanzengattungen und -arten zu vergleichen.

Bei detaillierter Betrachtung waren Sortenunterschiede festzustellen. Triebe von 'Gijnlim' besaßen im Gegensatz zu 'Grolim' im frümorgendlich ausgeglichenen Wasserversorgungszustand einen höheren prozentualen Leitfähigkeitsverlust. Das Vorhandensein von Kavitationen ohne unmittelbaren Trockenstress könnte in einer mangelnden Wiederauffüllung der Xylemgefäße von 'Gijnlim' während der nächtlichen Ausgleichsphase beruhen (Hacke et al., 2001). Die blockierten Wasserleitgefäße bei guter Wasserversorgung ($\Psi_{PD} > -0,3$ MPa) deuten auf eine höhere Anfälligkeit der Leitbahnen von 'Gijnlim' im Tagesverlauf auch ohne Bodentrockenheit hin. Denn beträchtliche Kavitationen treten offenbar täglich in

krautigen Pflanzen auf (Tyree & Sperry, 1989). Der vollständige Leitfähigkeitsverlust in Trieben von 'Grolim' bei positiverem Xylem-Wasserpotenzial als in Trieben von 'Gijnlim' verdeutlicht eine stärkere Embolisierung der Gefäße bei 'Grolim'. Diese Tatsache kann auf den längeren Gefäßen im Leitsystem von 'Grolim' beruhen. Diese Annahme deckt sich mit der häufig beschriebenen höheren Embolie-Anfälligkeit von Tracheen als von Tracheiden (Ewers, 1985; Utsumi et al., 1999; Hargrave et al., 1994; Sperry, 2003). Während sich die Literaturangaben meist nur auf Gehölze beziehen, beobachteten Ewers (1985) stärker embolisierte Tracheen als Tracheiden durch Trockenstress in monokotylen Lianen.

Nach Sperry (2000) geht mit der Intensität der Leitfähigkeitsabnahme eine größere Empfindlichkeit der Stomata einher. Die Stomata von 'Grolim' reagieren demzufolge sensibler auf eine tagesbedingte Zunahme des Trockentresses als von 'Gijnlim'. Ungeachtet der Trockenstress-Folgen befähigt die unempfindliche Steuerung der Stomata von 'Gijnlim' bei vergleichbarem Wasserdefizit wie von Pflanze der Sorte Grolim zur Transpiration und somit zur Assimilation.

Die Methode 2 entspricht einer für Spargel adaptierten und optimierten Abwandlung der ursprünglichen Methodik von Sperry et al. (1988). Die darin erstellten Anfälligkeitskurven simulieren die Bildung von Kavitationen und Embolien unter Bodentrockenheit (Tyree & Sperry, 1989). Im Gegensatz zu der vorigen Anfälligkeitskurve tritt hier kein Einfluss des Wasserhaushalts der gesamten Pflanze auf den Embolisierungsgrad des Triebsegments auf. Der hydraulische Leitfähigkeitsverlust tritt als direkte Folge von Lufteinschlüssen in dem untersuchten Trieb ein. Ebenso ist die Höhe des Xylem-Wasserpotenzials ausschließlich auf die Wasserverhältnisse des Einzeltriebs zurückzuführen. Die Kurven von 'Gijnlim' und 'Grolim' unterscheiden sich auch in der Xylem-Anfälligkeit für Bodentrockenheit nicht wesentlich. In Trieben von 'Gijnlim' lag auch in dieser Kurve ein höherer Leitfähigkeitsverlust im guten Bewässerungszustand vor. Diese Beobachtung verstärkt die Hypothese der insuffizienten Fähigkeit der Wiederauffüllung von blockierten Xylemelementen unter ausreichend hohem Wasserangebot bis zur Morgendämmerung. Die höhere Anfälligkeit des Leitsystems von 'Gijnlim' für Kavitationen im ausgeglichenen Wasserstatus ($\Psi_{PD} > -0,3$ MPa) suggeriert eine höhere Intoleranz auf kurz andauernde Trockenheit. Eine verminderte Fähigkeit Gasblockaden aufzulösen erhöht das Risiko für Embolien und somit einer Xylemdisfunktion. Wie im Tagesgang reagiert 'Gijnlim' unempfindlicher auf die Verschlechterung des Wasserstatus der Triebe während der simulierten Bodentrockenheit.

Für die Gehölze *Juniperus virginiana* (Sperry & Tyree, 1990), *Acer saccharum* (Sperry et al., 1988), *Thuja occidentalis* (Tyree & Sperry, 1989), *Quercus spp.* (Maherali et al., 2005), *Sorbus aucuparia* und *Sambucus nigra* (Vogt, 2001) wurden mit ähnlicher Methode in Anlehnung an Sperry et al. (1988) Anfälligkeitskurven erstellt. Im Vergleich zu den Anfälligkeitskurven von *Asparagus officinalis* sind bis auf die Kurven von *Sorbus aucuparia* und *Juniperus virginiana* die Verläufe des hydraulischen Leitfähigkeitsverlusts ähnlich. Im Gegensatz zu den beiden Spargelsorten zeichnen sich die Gehölze durch einen verzögerten

Einsatz des hydraulischen Leitfähigkeitsverlusts bei viel niedrigeren Wasserpotenzialwerten aus. Der vollständige Leitfähigkeitsverlust tritt bei diesen meist unterhalb -3 bis -4 MPa auf. Eine annähernd ähnliche Anfälligkeitskurve wie *Asparagus officinalis* hat *Sambucus nigra*. Der Holunder wird anhand seines Kurvenverlaufs als extrem anfällig für Kavitationen gedeutet (Vogt, 2001). Ein direkte Übertragung der hohen Anfälligkeit dieses Gehölzes auf die krautige Spargelpflanze erscheint nicht plausibel.

Die Empfindlichkeitskurve, frühmorgendlich erstellt von Pflanzen unter Bodentrockenheit nach Methode 3, hat sich als nicht geeignet herausgestellt, um die Xylem-Anfälligkeit von Spargel zu ermitteln. Grund dafür ist die starke Wertestreuung des hydraulischen Leitfähigkeitsverlusts im ausgeglichenen Wasserstatus. Eine Erklärung kann im Einfluss eines beeinträchtigten Wasserleitsystem anderer Triebteile der Pflanze liegen. Aus diesen können sich Kavitationen oder Embolien durch die Perforationsplatten der Tracheen in die Leitelemente der untersuchten Triebsegmente fortgepflanzt haben. Diese Beeinträchtigung der hydraulischen Leitfähigkeit von Trieben mit frühmorgendlich ausgeglichenem Wasserhaushalt hat sich möglicherweise nicht auf den Wasserstatus des Triebteiles ausgewirkt, welches für die frühmorgendliche Wasserpotenzialmessung entnommen wurde. Somit kann keine hydro-physiologisch plausible Beziehung zwischen den beiden Wasserhaushaltsparametern erstellt werden.

Die Gegenüberstellung der Empfindlichkeitskurven bei Luft- und Bodentrockenheit (Methode 1 und Methode 2) veranschaulicht die verschiedenen Mechanismen der Wasserhaushaltsregulierung von Spargel unter Trockenstress. Während beide Sorten im Tagesgang unter Lufttrockenheit eine Wasserpotenzialabsenkung bis $-1,0$ bzw. $-1,1$ MPa tolerieren, setzt bei Bodentrockenheit die Emboliebildung bereits bei $-0,7$ MPa ein. Das Wasserpotenzial beim Einsatz der Emboliebildung signalisiert den kritischen Wasserstatus, ab dem es zu einer Schädigung der Pflanze kommt (Sperry et al., 1988; Tyree & Sperry, 1989). Dieser kritische Wasserstatus stellt den Schwellenwert dar, ab dem die Stomata den Wassertransport regulativ einschränken. In vielen krautigen Arten ist die stomatäre Regulierung des Wassertransports wichtig, um das Wasserpotenzial oberhalb des Turgorverlustpunkts zu halten (Sperry, 2000). Der höhere Schwellenwert für diese regulative Maßnahme der Stomata unter Bodentrockenheit ist als Schutzreaktion für den unter Wassermangel stärker gefährdeten Wasserhaushalt der Pflanze zu interpretieren.

Tagsüber ermöglicht die Toleranz für eine höhere Absenkung des Trieb-Wasserpotenzials bei Aufrechterhaltung des Wassertransports eine bessere photosynthetische Ausbeute der transpirierten Wasserabgabe (Sperry, 2000). Bei geringem Wasserangebot werden Kavitationen bereits oberhalb des kritischen Wasserpotenzials als regulative Maßnahme der Stomata für hydraulischen Leitfähigkeit gebildet (Sperry, 2000). Die Stomata von Pflanzen bei Bodentrockenheit regulieren die hydraulische Leitfähigkeit früher als unter erhöhten transpirativen Tagesbedingungen. Eine mögliche Erklärung für die höhere stomatäre Empfindlichkeit trockener Pflanzen ist die Signalübertragung von Trockenstress, z.B. durch

Abscisinsäure, in die Schließzellen (Turner et al., 1985; Davies & Zhang, 1991).

Diese These wird gestärkt durch die unterschiedliche Steuerung des stomatären Öffnungsgrads bei Bodentrockenheit und bei hoher Lufttrockenheit im mittäglichen Maximum. Für bewässerte Spargeltriebe (Abb. 4.15, S. 70) lag die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf und damit die Transpiration trotz hoher Verdunstungskraft der Luft um ein Vielfaches höher als jene von trockengestressten Pflanzen (Abb. 4.18, S. 73). Bewässerte anisohydrische Pflanzen riskieren im Tagesgang höhere Wasserverluste und dadurch auch eine verzögerte Einschränkung der hydraulischen Leitfähigkeit als austrocknende Pflanzen.

Die für beide Sorten nahezu identischen Schwellenwerte des Wasserpotenzials für Embolien liegen im Vergleich mit anderen Spezies hoch. Jones und Sutherland (1991) sowie Vogt (1998) vergleichen verschiedene Pflanzenarten hinsichtlich ihrer Xylem-Anfälligkeit für Embolien. Für trockengestresste Spargelpflanzen im Tagesgang liegt die gemeinsame Embolieschwelle für 'Gijnlim' und 'Grolim' im Wasserpotenzialbereich vergleichbar mit *Populus balsamifera*. Die Arten - *Clusia uvitana*, *Rosa hybrida* „Samantha“, *Cassipourea elliptica*, *Acer grandidentatum* - bei welchen die Trockenstressschwelle bei höheren Wasserpotenzialwerten liegt als bei Spargel, sind in der Minderzahl. Spargel ist demzufolge unempfindlicher für das Auftreten von Trockenstress untermals als die meisten der untersuchten Arten. In gestressten Spargeltrieben setzt bei Wassermangel der Trockenstress bei gleich hohem Wasserpotenzial ein wie bei *Thuja occidentalis*, *Dracena marginata*, *Schefflera morototoni*, *Sambucus nigra*, *Quercus ilex*, *Masolma laurina*, *Quercus pubescens*. Diese, hauptsächlich aus ariden Klimagebieten stammenden Arten, besitzen unanfällige Wasserleitsysteme für Embolien (Vogt, 1998). Für die bisher untersuchten Arten besitzt die Mehrzahl weniger negativ liegende Schwellenwerte und folglich höhere Embolie-Anfälligkeiten. Im Vergleich mit anderen Genotypen löst Bodentrockenheit in Spargeltrieben weniger Embolien aus und verursacht geringere Schäden der Pflanzen.

Das weniger negative Wasserpotenzial für die Bildung von Gasblockaden in den untersuchten Spargelpflanzen kann auch durch das geringe Bodenvolumen der Gefäße beeinflusst sein. Das damit einhergehende geringe Wasserreservoir kann die physiologische Stressreaktion der Pflanzen, vor allem in Hinblick auf die Übersendung von Trockenstresssignalen, wie die Abscisinsäure, aus Wurzeln an die Schließzellen (Turner et al., 1985; Davies & Zhang, 1991), beeinträchtigt haben. Demzufolge werden die Absolutwerte für Spargel aus den Modell-Versuchen nicht auf die Freilandkultur übertragen. Zur Beantwortung der Frage einer sortenunterschiedlichen Anfälligkeit für Trockenstress sind diese Trockenstress-Schwellenwerte sehr repräsentativ.

Neben den Schwellenwerten für den einsetzenden Trockenstress wird die Höhe des Wasserpotenzials, bei dem die hydraulische Leitfähigkeit der Triebe verloren ging, als Unterscheidungskriterium der Sorten herangezogen. Den Beginn des vollständigen Leitfähigkeitsverlusts regulieren die Stomata von 'Grolim' unterschiedlich im Tagesgang und unter Bodentrockenheit im Gegensatz zu 'Gijnlim'. Diese Beobachtung bestätigen Aussagen von Schulze

und Küppers (1979), Turner et al. (1985) und Küppers (1988) über den Einfluss kurzfristiger und langfristiger Trockenheit auf das stomatäre Verhalten. Im Tagesverlauf wird der Wassertransport bei 'Grolim' erst bei einem Trieb-Wasserpotenzial von $-1,7$ MPa komplett eingestellt. Unter dem Einfluss von Bodentrockenheit wird eine fast 100%ige Embolierate von 'Grolim' bereits bei $-1,1$ MPa erreicht. Ein vollständiger Leitfähigkeitsverlust bei hohem Blatt-Wasserpotenzial wird einem anfälligen Wasserleitsystem zugeschrieben (Sperry et al., 1988; Jones & Sutherland, 1991; Vogt, 2001). Wie bereits erwähnt besitzen Triebe von 'Grolim' aufgrund ihrer Trieb-Morphologie und Gefäßlänge die Disposition für eine Embolie-Anfälligkeit. Die höhere Anfälligkeit kann allerdings auch als Schutzmechanismus vor zu großen Transpirationsverlusten der ganzen Pflanze gedeutet werden. Nach der *Segmentierungshypothese* von (Zimmermann, 1983) tritt in Zeiten des Trockenstresses Embolien vorzüglich in Nebenzweigen von Bäumen auf, in denen die spezifische hydraulische Leitfähigkeit am kleinsten und folglich die Xylemspannung am höchsten ist. Die starke Limitierung der Transportleistung bewirkte in den Untersuchungen an monokotylen Palmen eine Xylemdisfunktion. Diese führte zu einer Verbesserung der Wasserbilanz der übrigen Triebe. Besitzt 'Grolim' die Fähigkeit Triebe zu entbehren, um die Wasserbilanz der Haupttriebe zu verbessern, so ist der frühzeitige vollständige Wassertransportverlust nicht nachteilig.

Das vollständige Einstellen der hydraulischen Leitfähigkeit von Trieben der Sorte Gijnlim unter Bodentrockenheit bei nahezu demselben niedrigem Wasserpotenzial wie im Tagesgang lässt auf eine geringere Empfindlichkeit der Sorte auf hohe Bodentrockenheit schließen.

Pflanzenarten, bei denen die hydraulische Leitfähigkeit bei niedrigen Blatt-Wasserpotenzial vollständig verloren geht, gelten als unanfällig gegenüber Trockenheit (Jones & Sutherland, 1991; Vogt, 2001). Der Artenvergleich bezüglich des Schwellenwerts für den 100%igen hydraulischen Leitfähigkeitsverlust (Jones & Sutherland, 1991; Vogt, 2001) zeigt, dass Spargel in den Gefäßversuchen als äußerst unanfällig gegen Trockenheit einzustufen ist. Bis auf *Juniperus virginiana* (Sperry & Tyree, 1990) mit einem Totalausfall des Leitsystems bei -10 MPa liegen die Wasserpotenzial-Schwellenwerte aller anderen bisher ca. 70 untersuchten Strauch- und Baumarten über dem von Spargel. Demzufolge reagiert Spargel extrem unempfindlich gegenüber bodentrockenheit-induzierten Embolien. Die Arbeitshypothese einer sortenunterschiedlichen Xylem-Anfälligkeit des Wasserleitsystems konnte im Wesentlichen nicht angenommen werden.

5.4 Gaswechsel

Einfluss des Messzeitpunkts in der Vegetationsperiode auf den Gaswechsel

Für den Vergleich der Gaswechselleistung der Spargeltriebe, erfasst in drei Phasen des Laubwachstums zwischen Ende Juni bis Anfang Oktober 2006, wurde ein Jahreszeit be-

dingt unterschiedlicher Gasaustausch untersucht. Die standardisierten Gaswechsellmessungen sind an voll entwickelten Trieben ähnlichen Triebalters durchgeführt worden. Es wurde angenommen, dass neben der Wasserversorgung einzig das Pflanzenalter oder eine sich saisonal ändernde Photosynthese-Regulierung Einfluss auf die Höhe des Gasaustauschs von 'Gijnlim' und 'Grolim' haben könnten. Für die Spargel-Kurztriebe ist für die Vegetationsperiode 2006 kein Zusammenhang der gemessenen Gaswechsellparameter stomatäre Blattleitfähigkeit und Netto-CO₂-Assimilationsrate mit dem Messtermin ermittelt worden (Anhang, Tab. A.3, A.4, S. 148). Eine saisonal detektierbare unterschiedliche metabolische und stomatäre Regulierung des Gasaustauschs wurde ausgeschlossen. Diese Annahme deckt sich mit den Beobachtungen von Guo et al. (2002). In ihren Untersuchungen zeigten Spargelpflanzen ein saisonales Muster der photosynthetischen Parameter ausschließlich an Phyllokladien unterschiedlichen Entwicklungszustandes. Ein Einfluss der Vegetationsperiode auf die metabolische und stomatäre Regulierung der Gaswechsellparameter wurde nur zwischen unausgereiften, voll ausgereiften und seneszenten Phyllokladien festgestellt. Für die neuseeländischen Grünspargelsorten ASP-03 und ASP-69, die eine ähnlich lange photosynthetische Aktivität von vier Monaten aufrecht halten kann wie 'Gijnlim' und 'Grolim', wurde die maximale Photosyntheseleistung direkt nach der vollständigen Ausdifferenzierung der Phyllokladien erreicht (Guo et al., 2002). Downton und Törökfalvy (1975) wiesen auf metabolischem Wege die mit dem Abschluss der Phyllokladien-Entwicklung einsetzende maximale Netto-Photosynthese nach.

Da ein Einfluss des Messzeitpunkts auf die Photosynthese-Regulierung ausgeschlossen werden konnte, war die Auswertung der Ergebnisse ohne Differenzierung nach den Untersuchungsphasen Früh-, Hoch- und Spätsommer 2006 möglich.

Nachweis der photosynthetischen Limitierung durch Stomata

Ein Ziel der Gaswechsellmessung war die Evaluierung der exogenen Einflüsse Luft- und Bodenfeuchte auf die Produktivität von Spargel. Für die Beurteilung der beeinträchtigten Gaswechsellleistung unter Trockenbedingungen auf stomatärer Ebene muss ein metabolischer Einfluss auf die Gasaustausch weitestgehend ausgeschlossen werden. Die CO₂-Aufnahme war bestimmt durch die Empfindlichkeit der Stomata. Diese Beziehung stimmt mit den Beobachtungen von Jones (1985, 1992), Willert et al. (1995) überein. Die sehr enge Korrelation der maximalen Netto-CO₂-Austauschrate bei Lichtsättigung mit der stomatären Blattleitfähigkeit (Abb. 4.11, S. 66) schließt eine nicht-stomatäre (metabolische) Limitierung der Photosynthese von bewässerten Spargelpflanzen unter den Untersuchungsbedingungen aus (Faville et al., 1999). Unter Bodentrockenheit wird generell angenommen, dass die stomatäre Einschränkung des CO₂-Einstroms in das Mesophyll der primäre Grund für eine abnehmende Photosynthese darstellt (Quick et al., 1992; Kicheva et al., 1994; Ishida et al., 1999).

5.4.1 Gaswechsel unter zunehmendem Sättigungsdefizit der Luft

Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits auf die stomatäre Blattleitfähigkeit

Die Betrachtung der stomatären Blattleitfähigkeit von unbewässerten Spargelpflanzen beider Sorten unter zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit (Abb. 4.13, S. 68) hat gezeigt, dass die Wirkung der Bodentrockenheit jene der relativen Luftfeuchte überwiegt. Bereits ab einem geringen Wasserdampfdruckdefizit von 15 Pa kPa^{-1} verblieb die stomatäre Blattleitfähigkeit auf einem für beide Sorten gleich niedrigem Niveau. Diese Beobachtung deckt sich mit jenen von Drost und Wilcox-Lee (1990) an der Grünspargelsorte Jersey Giant. Unbewässerte Spargelpflanzen verändern ihre stomatäre Leitfähigkeit nicht mehr trotz fluktuierendem Wasserdampfdruckdefizit im Tagesverlauf.

Zu erklären ist der mangelnde Effekt des Dampfdruckdefizits durch die stomatäre Steuerung trockengestresster Pflanzen mit den Ergebnissen von Bunce (1996). Seine Untersuchungen ergaben, dass die stomatäre Leitfähigkeit stärker auf Änderungen des Blatt-Wasserpotenzials reagiert, als auf das Wasserdampfdruckdefizit. Das stark abgesenkte Wasserpotenzial in unbewässerten Spargelpflanzen (Abb. 4.2, S. 55) hatte demnach die Reduktion der stomatären Blattleitfähigkeit eher zur Folge als das zunehmende Wasserdampfdruckdefizit. Für bewässerte Pflanzen (Abb. 4.15, S. 70) konnte nur für 'Grolim' ein Effekt von sehr hohem Wasserdampfdruckdefizit um 35 Pa kPa^{-1} auf den stomatären Öffnungsgrad festgestellt werden.

Die geringfügige Einflussnahme des Sättigungsdefizits der Luft auf die Blattleitfähigkeit ist möglicherweise auf ein anisohydrisches Verhalten der Spargel-Stomata zurückzuführen. Für anisohydrische (=hydrolabile) Arten reagiert die stomatäre Leitfähigkeit nur unwesentlich auf das Sättigungsdefizit der Luft (Tardieu & Simonneau, 1998). Die von Tardieu und Simonneau (1998) untersuchten hydrolabilen Arten regelten die Blattleitfähigkeit ausschließlich auf stark zunehmendes Wasserdampfdruckdefizit von 5 auf 32 Pa kPa^{-1} . Dieser Wasserdampfdruckdefizit-Bereich entspricht der Wasserdampfdruckdefizit-Spanne während der Gaswechsellmessungen in der vorliegenden Arbeit. Spargel besitzt neben dem für anisohydrische Arten typischen ausgeprägten Tagesgang des Wasserpotenzials auch große Amplituden in der stomatären Leitfähigkeit (Drost & Wilcox-Lee, 1990; Guo et al., 2002). Eine Regelung des stomatären Öffnungsgrads nach dem Sättigungsdefizit konnte für Spargel nicht beobachtet werden.

Auch ohne Differenzierung von Arten nach hydrolabilem und hydrostabilem Wasserhaushalt existiert kein einheitlicher Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits auf die Blattleitfähigkeit unterschiedlicher Arten (Oren et al., 1999). Hall et al. (1976) führen für ein- und mehrjährige Arten den Zusammenhang zwischen der stomatären Blattleitfähigkeit und dem Wasserdampfdruckdefizit in dem Bereich 5 bis 30 Pa kPa^{-1} auf. Für alle Arten nimmt $g_{\text{H}_2\text{O}}$ mit zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit ab, allerdings variiert darin die Stärke der Abnahme. Oren et al. (1999) macht für den unterschiedlichen Zusammenhang

eine artspezifische stomatäre Empfindlichkeit verantwortlich. Bei Pflanzenindividuen und Arten mit hoher stomatärer Leitfähigkeit bei niedrigem Wasserdampfdruckdefizit liegt den Autoren zufolge eine hohe stomatäre Empfindlichkeit vor. 'Grolim' besaß eine signifikant höhere $g_{\text{H}_2\text{O}}$ in einem mittleren Wasserdampfdruckdefizit-Bereich von 20 bis 30 Pa kPa^{-1} , tendenziell auch von 10 bis 20 Pa kPa^{-1} . Eine höhere Empfindlichkeit der Stomata von 'Grolim' kann die signifikant niedrigere Blattleitfähigkeit bei extrem hohem Wasserdampfdruckdefizit (35 Pa kPa^{-1}) gegenüber 'Gijnlim' erklären.

Eine sensible Wahrnehmung limitierender und nicht-limitierender Umweltbedingungen durch die Stomata ermöglicht eine Optimierung der Gaswechselleistung. Die höhere Blattleitfähigkeit der Sorte Grolim bis zu dem Bereich hoher Lufttrockenheit weist auf eine vorteilhaftere Regulierung der Stomataöffnung hin als bei der Sorte Gijnlim.

Einfluss der Sorte auf die Transpiration bei unterschiedlichem Sättigungsdefizit der Luft

Für beide Spargelsorten ist die zunehmende Transpirationsrate mit erhöhter Verdunstungskraft der Luft gekennzeichnet durch einen sprunghaften Anstieg der Wasserdampf-abgabe bis zu einem Maximum im Wasserdampfdruckdefizit-Bereich von 30 Pa kPa^{-1} . Für 'Grolim' stellt sich das hohe Wasserdampfdruckdefizit von 30 Pa kPa^{-1} als Wendepunkt aus, ab dem die Wasserdampf-abgabe bei zunehmender Lufttrockenheit stark verringert wird (Abb 4.14, S. 69). Für 'Gijnlim' verbleibt nach Überschreiten dieses Wasserdampfdruckdefizit-Schwellenwerts die Transpirationsrate auf einem konstanten Niveau. Schulze et al. (1972) stellte erstmals den Wendepunkt der Transpirationsrate für einer Wasserdampfdruckdefizit-Schwelle bei der Wüstenpflanze *Prunus armeniaca* fest. Dort setzte die Reduktion des Wasserverlusts bei 15 Pa kPa^{-1} ein, nachdem die Blattleitfähigkeit eingeschränkt wurde. Für Spargel zeigt die Gegenüberstellung der Verläufe der Transpirationsrate und der Blattleitfähigkeit (Abb. 4.15, S. 70), dass für 'Grolim' bereits vor dem Erreichen des Wasserdampfdruckdefizit-Schwellenwerts die Stomataöffnung reduziert war. Die zuvor einsetzende Abnahme der Blattleitfähigkeit lässt auf eine aktive Regulierung des Transpirationsstroms durch die Stomata schließen (Farquhar, 1978; Jones, 1992). In Kurztrieben von 'Grolim' wirkt die Abnahme der Blattleitfähigkeit und die daraus resultierende Anhebung des Diffusionswiderstands für Wasserdampf einem zu großen Mesophyll-Wasserverlust entgegen. Für 'Gijnlim' ist diese Stomata-Reaktion schwächer ausgeprägt.

Die starke Einschränkung der Wasserabgabe von Pflanzen der Sorte Grolim durch eine für Arten mit empfindlicher Stomataregelung charakteristische Verengung der Stomataweite erklärt werden. Nach Farquhar (1978) sinkt bei Arten mit einer *feedforward*-Charakteristik der Stomata die Transpirationsrate mit hohem Wasserdampfdruckdefizit aufgrund der effizienten Steuerung stark ab. Im Gegensatz dazu halten unempfindlichere Arten mit einer *feedback*-Regulierung der Stomata auch bei hohem Wasserdampfdruckdefizit die Transpi-

ration aufrecht. Bei Letzteren wird die Stomataöffnung und somit die Wasserdampfabgabe nur geringfügig durch einen Regelprozess gesteuert (Farquhar, 1978). Eine Beurteilung der Empfindlichkeit der Stomataregulierung von 'Grolim' und 'Gijnlim' wird nach Busch und Lösch (1998) ermöglicht anhand der stomatären Wasserdampfabgabe nach der Überschreitung eines Wasserdampfdruckdefizit-Schwellenwerts. Während in Kurztrieben von 'Grolim' die Transpirationsrate auf eine Abnahme der Blattleitfähigkeit mit zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit stark absinkt, sind für 'Gijnlim' keine signifikanten Änderungen beider Parameter ab der Wasserdampfdruckdefizit-Schwelle festzustellen.

Demzufolge besitzen die Spaltöffnungen von 'Grolim' eine stärker ausgeprägte *feedforward*-Charakteristik als 'Gijnlim'. Der Stomataapparat von 'Gijnlim' folgt stärker einem *feedback*-Mechanismus. 'Grolim' besitzt somit die Fähigkeit, durch hohe Wasserverluste und folglich Trockenstress besser zu vermeiden.

Sortenunterschiede in der Netto-CO₂-Austauschrate bei unterschiedlichem Wasserdampfdruckdefizit

Die Pflanzen beider Spargelsorten wiesen ähnliche Verläufe der Netto-Assimilationsrate (J_{CO_2}) in dem Bereich zwischen niedrigem und hohem Sättigungsdefizit der Luft auf. Die CO₂-Aufnahme von 'Grolim' und 'Gijnlim' zeigte keinen verändernden Trend mit zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit. Diese Ergebnisse bestätigen die geringe Beeinflussung des stomatären Öffnungsmechanismus durch das Wasserdampfdruckdefizit. Ähnlich wie die stomatäre Leitfähigkeit verläuft die Netto-CO₂-Austauschrate der Spezies Spargel in einem Tagesgang (Sawada et al., 1962; Bai, 1999; Guo et al., 2002). Für 'Grolim' und 'Gijnlim' existiert eine enge Korrelation zwischen der maximalen Assimilationsrate und der stomatären Leitfähigkeit (Abb. 4.11, S. 66). Diese enge Beziehung der Gaswechsellparameter konnten Faville et al. (1999) und Guo et al. (2002) für weitere Spargelsorten feststellen. Die starke Abhängigkeit der maximalen Netto-CO₂-Aufnahme von dem stomatären Öffnungsgrad erklärt die sortenunterschiedliche Netto-Assimilationsleistung. Grolim besaß für den ganzen Wasserdampfdruckdefizit-Bereich tendenziell höhere maximale Netto-CO₂-Assimilationsraten als 'Gijnlim'. Signifikant höhere Netto-Assimilationsraten hatten Pflanzen von 'Grolim' im mittleren Wasserdampfdruckdefizit-Bereich, welche auf die signifikant höhere Blattleitfähigkeit zurückzuführen sind. Die höhere stomatäre Empfindlichkeit von 'Grolim' bewirkt unter geringer bis mäßiger Lufttrockenheit eine effiziente Kohlendioxid-Assimilation und unter hohem Sättigungsdefizit eine Einschränkung des Gaswechsels. Unter sehr hohem Wasserdampfdruckdefizit von 35 Pa kPa⁻¹ reduziert 'Gijnlim' im selben Maße wie 'Grolim' die Assimilationsrate. Die stomatäre Leitfähigkeit von 'Gijnlim' bleibt dabei im Gegensatz zu 'Grolim' allerdings unverändert. Folglich kann die Transpiration uneingeschränkt vonstatten gehen, ohne begleitende CO₂-Aufnahme.

'Gijnlim' scheint hinsichtlich der Wasserhaushaltsregulierung und dem CO₂-Gewinn gegenüber 'Grolim' unter Lufttrockenheit im Nachteil zu sein. Untersuchungen von Bai (1999)

am Gaswechsel verschiedener Grünspargelsorten mit unterschiedlich hohen maximalen Assimilationsraten bestärkt die Beobachtung einer sortendifferenten Empfindlichkeit des stomatären Öffnungsgrads und folglich der Photosyntheserate auf das Wasserdampfdruckdefizit. Für die assimilationsstärkste Sorte Franklim werden im Tagesgang bis zu einem WasserdampfdruckdefizitSchwellenwert hohe Blattleitfähigkeitswerte beschrieben. Damit einhergehen hohe Assimilationsraten. Nach Überschreitung zu hoher Wasserdampfdruckdefizit-Werte sank für 'Franklim' die stomatären Blattleitfähigkeit rapide ab. Diese stomatäre Empfindlichkeit ist mit der von 'Grolim' vergleichbar. Die assimilationsschwächere Grünspargelsorte Jersey Giant wies unter Änderungen des Wasserdampfdruckdefizits der Luft nur geringe Änderungen des Gaswechsel auf. Diese Beobachtung deckt sich mit denen für die Bleichspargelsorte Gijnlim.

Die höhere maximale Photosyntheserate der Sorte Grolim verdeutlicht die für Spargelsorten bekannte genetische Variation der photosynthetischen Kapazität (Faville et al., 1999; Bai, 1999; Guo et al., 2002). Mit höheren Netto-Photosyntheseraten unter nicht limitierenden Assimilationsbedingungen geht auch eine höhere Produktivität der Spargelpflanzen einher (Faville et al., 1999; Bai, 1999; Guo et al., 2002). Untersuchungen an insgesamt 11 Spargelsorten belegen für verschiedene Genotypen signifikante Zusammenhänge zwischen der maximalen Netto-Assimilationsrate und dem Sprossertrag (kg ha^{-1}). Bai (1999) bezogen dafür den durchschnittlichen Sprossertrag von sechs Jahren auf die Netto-Assimilationsrate einer Vegetationsperiode gemessen von Juli bis September. Faville et al. (1999) wählten drei Sorten mit genotypisch unterschiedlichen Ertragspotenzialen ('UC-157', 'Jersey Giant' und 'Karapiro'). Die Korrelationen wurden erstellt zwischen den Erträgen aus zwei Erntejahren und den Assimilationsrate-Messungen an vier Terminen im monatlichen Abstand in der vegetativen Phase des Spargelkrauts. Die ertragreiche Sorte Karapiro wies immer die höchsten Assimilationsraten auf, die ertragschwächste Sorte UC-157 besaß immer die niedrigste. Die Netto- CO_2 -Assimilation von 'Gijnlim' und 'Grolim' ist unter vergleichbaren Bedingungen wie bei Bai (1999) und Faville et al. (1999) ermittelt worden. In mehrjährigen Ertragserfassungen stellten sich zwischen den beiden Sorten Gijnlim und Grolim unterschiedliche Sprosserträge (kg ha^{-1}) unter Feldbedingungen heraus. 'Gijnlim' besitzt höhere Erträge pro Fläche als 'Grolim' (Paschold et al., 2004a, 2004b). Somit existiert für die Sorten Gijnlim und Grolim keine positive Korrelation zwischen der Assimilationsrate und dem Flächenertrag.

Der Bezug der Netto-Assimilationsrate eines Kurztriebes mit 60 bis 100 Phyllokladien auf das Ertragspotenzial einer vollständigen Pflanze erscheint insbesondere für Sorten mit extrem unterschiedlicher Laubstärke und folglich unterschiedlicher Menge an Assimilationsgewebe problematisch. Der höhere Ertrag der triebstarken Pflanzen der Sorte Gijnlim ist auf eine höhere Stangenanzahl pro Pflanze zurückzuführen (Artelt 2007, unveröffentlichte Daten). Pflanzen von 'Grolim' bilden weniger, dafür dickere Sprosse aus (Paschold et al., 2004a, 2004b). Ein Vergleich der Stangenanzahl und -durchmesser von einzelnen

Pflanzen am Ende der Wachstumsperiode zeigt, dass 'Grolim' weniger Triebe, diese dafür mit größeren Durchmesser gebildet hat (Artelt 2007, unveröffentlichte Daten). Demnach wäre eine Korrelation zwischen der maximalen Photosyntheserate und dem Sprossgewicht bzw. -durchmesser einzelner Pflanzen für die gewählten Sorten physiologisch aussagekräftiger.

Für eine Beurteilung der Sorten aus züchterischer Sichtweise ist die einfache Schlussfolgerung aus hohen maximalen Netto-Assimilationsraten auf die Ertragsprognose für die beiden Sorten mit morphologisch stark unterschiedlicher Triebbildung nicht sinnvoll. Aus praktischer Sicht liegt der Vorteil einer Spargelsorte nicht in der Höhe des Gesamtertrags, sondern in der Ertragshöhe qualitativ hochwertiger Stangen. Eines der wichtigsten Kriterien dabei ist der Stangendurchmesser in Deutschland von 16 – 26 mm. Dünnere, aber auch dickere Stangen weisen einen geringen Verkaufswert auf. Es ist kein Zusammenhang zwischen der Netto-Photosynthese und dem Triebdurchmesser bekannt. Der Gaswechselfparameter Netto-CO₂-Assimilation zeichnet sich nicht als das wirtschaftlich entscheidendes Kriterium aus, um die beiden Sorten hinsichtlich der Qualität des Ertrags zu beurteilen.

Sortenunterschiede in der Wasserausnutzung bei unterschiedlichem Wasserdampfdruckdefizit

Das Sättigungsdefizit der Luft hat einen Einfluss auf die Wasserausnutzung (WUE) der bewässerten Spargeltriebe. Die beiden Sorten unterscheiden sich darin nicht. Die Beobachtung der WUE entspricht der erwarteten inversen hyperbolischen Beziehung mit dem Wasserdampfdruckdefizit (Jones, 1998; Moriana et al., 2002). Aus der Gegenüberstellung der parallelen Verläufe der Wasserausnutzung (Abb. 4.17, S. 72) und der stomatären Leitfähigkeit (Abb. 4.15, S. 70) unter zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit stellte sich heraus, dass für die Verschlechterung der Wasserausnutzung die uneingeschränkte Transpirationsrate verantwortlich ist. Besonders bei 'Gijnlim' geht mit der Wasserdampfabgabe kein Kohlenstoffgewinn bei hohem Wasserdampfdruckdefizit einher. Die vorteilhaftere Stomataregulierung des Gasaustauschs von 'Grolim' unter zunehmender Lufttrockenheit wird auch anhand der intrinsischen Wasserausnutzung ersichtlich.

Für die Praxis bedeutet der Einfluss des Sättigungsdefizits der Luft auf die Wasserausnutzung von Spargeltrieben, dass bei zunehmender Lufttrockenheit die Assimilation stärker abnimmt als die Transpiration. Dieser Trockenstressfaktor kann im Spargelanbau unter Freilandbedingungen durch Kulturmaßnahmen kaum beeinflusst werden. So ist der unproduktive Wasserverlust durch die Pflanze nicht zu verhindern.

5.4.2 Gaswechsel bei Bodentrockenheit

Zusammenhang zwischen Blattleitfähigkeit und frühmorgendlichem Trieb-Wasserpotenzial (Ψ_{PD})

Mit einem sinkenden frühmorgendlichen Trieb-Wasserpotenzial (Ψ_{PD}) geht eine starke Abnahme der mittäglichen stomatären Blattleitfähigkeit einher. Diese Beziehung belegt den Einfluss der Bodenfeuchte auf die Stomataöffnung über die Änderung des Blatt-Wasserstatus (Schulze, 1986). Die hohe Sensibilität der Spargelstomata für Änderungen hydraulischer Parameter wie des Turgors und des relativen Wasserdefizits ist eine mögliche Erklärung für die starke Limitierung der stomatären Blattleitfähigkeit ab dem Ψ_{PD} -Bereich von $< -0,4$ MPa, in dem nicht mehr eine volle Wassersättigung des Triebgewebes vorliegt. Mit einer gesteuerten Reduktion des stomatären Öffnungsgrads schützt sich die Pflanze vor zu großen Wasserverlusten. C_3 -Pflanzen, darunter auch Spargel (Downton & Törökfalvy, 1975), reagieren sehr sensibel auf Änderungen des Blatt-Wasserpotenzials mit einer Abnahme der Blattleitfähigkeit (Willmer & Fricker, 1983). Im Vergleich zu den C_3 -Pflanzen Tomate und Buschbohne mit einem Schwellenbereich zwischen $-0,7$ und $-0,9$ MPa (Hsiao, 1973) reagieren die Spargel-Stomata empfindlicher auf Änderungen des Blattwasserpotenzials. Die Stomata der Rebe als C_3 -Pflanze zeigen eine vergleichbar hohe Empfindlichkeit anhand der reduzierten maximalen Blattleitfähigkeit unterhalb eines Ψ_{PD} von $-0,2$ MPa (Schultz, 2003). Die Obergrenze des Schwellenbereichs ($-0,4$ MPa) beider Sorten bildet im Vergleich zu anderen Arten eine hohe Empfindlichkeit für Trockenstress ab.

Trotz empfindlicher Stomatareaktion wird die Blattleitfähigkeit von Spargel bei niedrigem Ψ_{PD} und zunehmendem Wassermangel auf einem niedrigen Niveau über die Triebwelke hinaus (Turgornullpunkt, PV-Kurven) aufrecht erhalten. Ein totaler Stomataschluss hätte ein weiteres Absinken des Trieb-Wasserpotenzials stark einschränken können. Eine Gaswechselaktivität bei niedrigem Blatt-Wasserpotenzial wie bei 'Gijnlim' und 'Grolim' wurde bei Rebsorten einem anisohydrischen Wasserhaushalt zugeschrieben (Schultz, 2003).

Gemäß der Zuordnung eines anisohydrischen Wasserhaushalts für die Spargelsorten handelt es sich um einen typischen Verlauf der stomatären Blattleitfähigkeit mit abnehmendem Trieb-Wasserpotenzial bei Bodentrockenheit (Jones, 1998; Tardieu & Simonneau, 1998; Schultz, 2003). Anisohydrische Pflanzen steuern die Stomata und das Blatt-Wasserpotenzial unter einsetzender Bodentrockenheit zunächst nur geringfügig (Jones, 1998). Erst bei tiefen Bodenmatrixpotenzialen wird ein weiteres Absinken des Wasserpotenzials durch eine Stomataverengung verhindert.

Mit der anisohydrischen Stomata-Regulierung ist für Spargel im Ψ_{PD} -Bereich von $0,4 - 0,7$ MPa erklärbar, warum die stomatäre Leitfähigkeit nicht stetig reduziert wurde.

Die Beziehung zwischen der maximalen Blattleitfähigkeit und dem frühmorgendlichen Wasserpotenzial bewässerter Pflanzen zeichnet sich durch hohe Schwankungen der Blattleitfähigkeit aus. Die für einzelne Kurztriebe teilweise sehr niedrigen stomatäre Blattleitfähig-

keits-Werte können neben natürlich auftretenden Abweichungen auch messbedingte Ursachen haben. Das vor Sonnenaufgang gemessene Wasserpotenzial der Triebe mit geringer $g_{\text{H}_2\text{O}}$ lag vermutlich gerade noch im Bereich des ausgeglichenen Wasserstatus. Durch die Transpiration und Evaporation im Laufe des Vormittags mit einer hohen Verdunstungskraft der Luft wurde das Bodenwasserreservoir der 15 l-Gefäße stark reduziert. Lag in der Morgendämmerung für diese Triebe noch kein messbares Wasserdefizit vor, kann sich während der zunehmenden Bodenaustrocknung für pflanzliche Wasserzustandsgrößen (Turgor, Ψ_{xylem}) bereits Trockenstress entwickelt haben. Änderungen des Wasserhaushalts auf pflanzenphysiologischer Ebene wurden durch Stomata früher registriert als diese anhand der mittags gemessenen Bodensaugspannung (Abb. 4.3, S. 56) festzustellen war. Dieses Stomata-Verhalten wird von Schulze (1986) für weitere C_3 -Pflanzen beschrieben.

Die Reaktion des Gaswechsels auf kurzfristige Wasserpotenzialabsenkungen unterscheidet sich von jener auf langfristige Ψ -Absenkungen (Schulze & Küppers, 1979). Nur langfristig abgesenkte Blatt-Wasserpotenziale, die sich zur Zeit der Morgendämmerung feststellen lassen, führen nach Schulze und Küppers (1979) zu erhöhten Blattwiderständen. Diese werden ausschließlich durch hohe Bodenwasserdefizite bewirkt. Demzufolge ist die für die Spargeltriebe geringe Blattleitfähigkeit unterhalb des frühmorgendlichen Trieb-Wasserpotenzials von $-0,7$ MPa ausschließlich durch Bodewassermangel zu begründen.

Bates und Hall (1981) berichten auch für größere Bodenvolumina als in diesen Versuchen eine nicht einheitliche Reduktion der Blattleitfähigkeit mit sinkendem frühmorgendlichen Wasserpotenzial. Für Hirse in Freilandversuchen mit unterschiedlichem Bodenfeuchtegehalt wird eine große Streuung der stomatären Blattleitfähigkeit im hohen Ψ_{xylem} -Bereich beschrieben (Henzell et al., 1976). Diese Beobachtungen decken sich mit der Vermutung, dass auch die Streuung bei Spargel einem natürlichen Prozess unterlag. Turner et al. (1985) weisen für die Sonnenblume eine engere Beziehung zwischen der Blattleitfähigkeit und der abnehmenden Bodenfeuchte als dem Blatt-Wasserpotenzial nach. Veränderte Stomataweiten werden nach Turner et al. (1985), Schulze (1986) eher einer abnehmenden Bodenwasserversorgung als einer Änderung des Blattwasserpotenzials zugeschrieben. So ist der Effekt der Bodentrockenheit auf die stomatäre Blattleitfähigkeit von Spargel möglicherweise besser direkt von der Bodenmatrixpotenzial abzuleiten, als über das pflanzliche Wasserpotenzial.

Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Blattleitfähigkeit

Eine signifikante sprunghafte Einschränkung der stomatären Blattleitfähigkeit erfolgte in der Bodensaugspannungsklasse D (-500 bis -800 hPa). Während der vorangegangenen Abnahme der Bodenfeuchte wurde die Blattleitfähigkeit der beiden Spargelsorten nur tendenziell leicht reduziert. Dieses Verhalten des stomatären Öffnungsgrads unter eingeschränkter Wasserverfügbarkeit entspricht der Theorie der Steuerung der Stomata über den Bodenwasserhaushalt (Turner et al., 1985; Davies & Zhang, 1991). Aus der pF-Kurve des Substrats ist abzuleiten, dass erst bei der Klasse D vorherrschenden Saugspannung

von -500 bis -800 hPa eine Reduktion der Wasserkapazität einsetzt. Demzufolge stellte eine Saugspannung des Substrates bis -500 hPa keine limitierte Wasserversorgung für den stomatären Gasaustausch dar. Die unverminderte maximale Blattleitfähigkeit der Spargel-Kurztriebe bis zu einem Schwellenwert in der Bodensaugspannung ist eine für weitere Arten beobachtete Abfolge stomatärer Reaktion auf Bodentrockenheit. Von Weizen (Davies & Zhang, 1991) und von Sonnenblume (Turner et al., 1985) wird $g_{\text{H}_2\text{O}}$ mit abnehmender Bodenfeuchte ebenfalls ab einem art- oder substrat-typischen kritischen Bodenwassergehalt drastisch reduziert. Als Ursache des Stomataschluss bei Bodentrockenheit gilt eine chemischen Signalübertragung von Wurzeln im trockenen Boden in die Stomata-Schließzellen (Davies & Zhang, 1991). Als Reaktion auf das Stresssignal Abscisinsäure wird die Transpirationsrate limitiert.

Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Transpirationsrate

Eine gesteuerte Einschränkung der Transpirationsrate unter Bodentrockenheit war auch für die Spargeltriebe zu beobachten. Mit der stark limitierten Blattleitfähigkeit für Wasserdampf nahm bei gleicher Bodensaugspannung die Transpirationsrate von 'Gijnlim' und 'Grolim' ab. Spargel demonstriert durch das Aufrechterhalten der Transpirationsrate während nicht-limitierter Wasserversorgung und einer Vermeidung schädigender transpirativer Wasserverluste ab einem kritischen Bodenwasserdefizit eine trockenheit-meidende Wasserhaushaltsführung.

Einfluss des Bodenwasserdefizits auf die Netto-CO₂-Austauschrate

Die Netto-CO₂-Austauschrate wird durch abnehmenden Bodenwassergehalt erst ab demselben kritischen Schwellenwert wie für die Blattleitfähigkeit und Transpirationsrate limitiert. Die unbeeinträchtigte Netto-Photosyntheserate unter nicht-limitierter Wasserversorgung beweist den geringen Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits der Luft auf die Produktivität der Spargeltriebe. Zu diesen Ergebnissen führen auch die Untersuchungen der stomatären Gaswechselreaktion an Sonnenblumen von Turner et al. (1985). Das Aufrechterhalten der maximalen Netto-Photosynthese bis zum Einsatz von Bodentrockenheit zeigt die Toleranz dieser Spezies für Lufttrockenheit und deutet auf eine gute Ausnutzung der Bodenwasserreservoirs für die Kohlenstoffaufnahme hin.

Wasserausnutzung bei zunehmender Bodentrockenheit

Spargeltriebe der Sorten Gijnlim und Grolim verbesserten unter dem Einfluss zunehmender Bodentrockenheit die intrinsische Wasserausnutzung (Abb. 4.22, S. 77) und steigerten somit die Effizienz der Photosynthese. Das Maximum an Kohlenstoffausbeute pro stomatäre Leitfähigkeit erreichten beide Sorten in der Bodensaugspannungsklasse C. In diesem Saugspannungsbereich von -300 bis -500 hPa hat sich an den Gaswechselparametern

Blattleitfähigkeit, Transpirations- und Assimilationsrate ein Schwellenwert abgezeichnet, ab dem eine stomatäre Stressreaktion auf Bodentrockenheit erfolgte.

Die intrinsische Wasserausnutzung ist abhängig von den vorherrschenden Umweltbedingungen und dient zur Beurteilung der Aktivität des Photosynthese-Apparats (Jones, 1992). Dieser Zusammenhang zeigt, dass Spargel seine photosynthetische Wasserausnutzung unter verringerter Wasserverfügbarkeit steigern kann. Diese Eigenschaft machen sich trockenintolerante bzw. Trockenheit vermeidende Pflanzen zunutze (Jones, 1992). Die Stagnation bzw. der Rückgang der Wasserausnutzung unter extremer Bodentrockenheit unterhalb einer Saugspannung von -500 hPa ist als Wahrnehmung der Pflanzen von Trockenstress zu beurteilen.

Moriana et al. (2002) beobachteten für Olivenbäume eine unveränderte intrinsische Wasserausnutzung unter Wasserdefizit bis zu dem Eintritt starken Trockenstresses. Auch hier war der Gaswechsel (g_{H_2O}) stark reduziert. Der Effekt der reduzierten Wasserausnutzung wurde einem Einfluss der Dehydrierung auf die Chloroplastenfunktion zugeschrieben.

Die Spargelsorten Gijnlim und Grolim haben im Vergleich mit anderen C_3 -Pflanzen keine hohe photosynthetische Wasserausnutzung bei maximal geöffneten Spalten (Larcher, 1994). Das heißt, unter guter Wasserversorgung ist der Photosyntheseleistung des Spargel eher als niedrig einzustufen. Auch unter Trockenstress liegt die intrinsische Wasserausnutzung im mittleren Bereich von C_3 -Pflanzen.

Eine Erhöhung der Wasserausnutzung unter Trockenheit geht nicht mit einer generellen Erhöhung der Produktivität von Pflanzen einher (Jones, 2004). Eine Maximierung der intrinsischen Wasserausnutzung von Spargelsorten führt nicht zwangsläufig zu einer Maximierung der Produktion.

5.5 Morphologische Charakteristik von Spargel-Stomata

Die Stomata an Phyllokladien und an Stängel der beiden Spargelsorten wiesen im Typus und in der Stomatadichte Gemeinsamkeiten auf. Das Anordnungsmuster der Stomata auf der Epidermisoberfläche entspricht für beide Spargelsorten dem *Liliaceen*-Typ (Esau, 1969) (Abb. 4.23, S. 78). Generell kann die Dichte bzw. die Verteilung der Stomata innerhalb eines Blattes, Pflanze oder Individuen einer Art variieren. Umweltbedingungen, die Blattmorphologie und die genetischen Anlagen können die Anzahl der Stomata pro Einheit Blattfläche modifizieren (Willmer & Fricker, 1983). Die einheitliche Dichte der Spaltöffnungen auf der Phyllokladienepidermis von 'Gijnlim' und 'Grolim' deutet auf ähnliche exogene und endogene Dispositionen für die stomatäre Entwicklung hin. Die Häufigkeit der Spargel-Stomata im Vergleich mit anderen krautigen Monokotyledonae liegt mit 95 bzw. 98 Stck. mm^{-2} im oberen Bereich (Meidner & Mansfield, 1968; Willmer & Fricker, 1983). Die Zwiebel, als Vertreter dieser Gruppe mit einer Stomata-Anordnung nach dem *Liliaceen*-Typ, besitzt 175 Stck. mm^{-2} und gilt allgemein als trockenintolerant. Die Stoma-

tadichte von Spargel ist mit der von der C₄-Pflanze Mais (108 Stck. mm⁻²) vergleichbar (Meidner & Mansfield, 1968). Diese krautige Monokotyledonae weist eine gute Trockentoleranz auf (Larque-Saavedra & Wain, 1974).

Extreme Unterschiede zwischen den Sorten Gijnlim und Grolim treten in der Größe der Spaltöffnungen auf. Die Länge des stomatären Spalts ist bei 'Grolim' fast doppelt so groß wie bei 'Gijnlim'. Mit 52 µm liegt die Poruslänge über der von Zwiebel und Mais. In einer Gegenüberstellung mit weiteren krautigen Monokotyledonae liegt 'Grolim' mit der Spaltlänge im mittleren Bereich. 'Gijnlim' hingegen besitzt auffallend kleine Stomata. Die beobachteten Größenunterschiede der Schließzellen zwischen den Spargelsorten werden in der Literatur nur zwischen Arten beschrieben. Für Sorten verschiedener Pflanzenarten - ungeachtet ihres genetischen Ursprungs und ihrer Wachstumsbedingungen - werden meist viel geringere Größenunterschiede festgestellt als für 'Gijnlim' und 'Grolim' (Borel et al., 1997; Liao, Chang & Wand, 2005).

Dieser morphologische Unterschied zwischen den beiden Sorten kann die unterschiedliche Produktivität von 'Gijnlim' und 'Grolim' mitbegründen. Der höhere Gasaustausch von 'Grolim' wird durch die Poruslänge ermöglicht. Mit der größeren Poruslänge von 'Grolim' nehmen die Stomata mehr Fläche pro Phyllokladium ein und ermöglichen einen höheren Gasaustausch pro Assimilationsfläche. Für die Passage von CO₂- und H₂O-Molekülen durch den Porus hängt der Diffusionswiderstand neben der Porusbreite auch von der Poruslänge ab (Meidner & Mansfield, 1968). Stomata mit kürzeren Poren können durch eine Vergrößerung der Spaltöffnung dieselbe Spaltöffnungsfläche erreichen wie Stomata mit langen Poren. Für den Gasaustausch ist die Wirkungsweise der Spaltvergrößerung allerdings nicht die gleiche. Entscheidend ist der unterschiedliche Einfluss der Poruslänge und Porusbreite auf den Blattwiderstand für die Passage von CO₂- und H₂O-Molekülen (Meidner & Mansfield, 1968). Für weite Spaltöffnungen herrschen über dem Spalt höhere Diffusionswiderstände als für schmale und lange Spaltöffnungen. Lange Poren weisen zusätzlich einen diffusions-förderlichen Randeffect der Porenwandung auf (Meidner & Mansfield, 1968). Hohe Blattwiderstände für Wasserdampf sind gekoppelt an große Grenzschichten über den Stomata. Diese bewirken einen Verdunstungsschutzmantel über dem Phyllokladium. Eine große Poruslänge von 'Grolim' ist somit förderlich für die optimierte CO₂-Aufnahme, kann allerdings bei gleichgroßer Spaltöffnungsfläche zu höheren Wasserverlusten führen als bei Stomata mit kurzen Poren.

In den Untersuchungen zeigten Pflanzen von 'Grolim' mit langen Stomataporen unter nicht-limitierten Gaswechselbedingungen höhere Assimilations- und Transpirationsraten als 'Gijnlim'. Diese Beobachtung bestätigt die allgemein gültige Theorie von Meidner und Mansfield (1968). Für Gerste-Sorten unterschiedlichen genetischen Ursprungs ging eine höhere stomatäre Blattleitfähigkeit einher mit längeren Stomata (Borel et al., 1997). Bei Olivenbäumen mit Sorten gleicher Stomatadichte wies die Sorte mit größerer Porusfläche im bewässerten Zustand höhere Blattleitfähigkeiten auf als die Sorte mit kleinem Stoma-

taapparat (Gucci et al., 2002).

5.6 Unterschiede in der Trockenreaktion des Aufwuchses von 'Gijnlim' und 'Grolim'

Bei der Betrachtung von sortenunterschiedlichen Ausprägungen der Wasserhaushaltsparameter (Tab. 4.4, S. 80) wird differenziert zwischen jenen Größen, die Indizien für eine Trockenstressanfälligkeit bzw. -toleranz darstellen, und solchen, die eine Trockenstressreaktion der Pflanze aufzeigen.

5.6.1 Indizien für eine sortenspezifische Trockenstressanfälligkeit

1. Das längste Xylemelement in Seitentrieben von 'Grolim' deutet auf eine mögliche höhere Anfälligkeit des Wasserleitsystems gegenüber 'Gijnlim' hin. Leitsysteme mit längeren Gefäßen setzen dem Fortlaufen von Embolien weniger Barrieren entgegen (Crombie et al., 1985; Tyree & Sperry, 1988). Der Zusammenhang zwischen der Länge bzw. Weite von Gefäßen und der Anfälligkeit ist für verschiedene Pflanzengattungen nachgewiesen. Ewers (1985), Sperry et al. (1993), Utsumi et al. (1999) schreiben langen Gefäßen in Bäumen eine höhere Empfindlichkeit für die Kavitations- und Embolie-Entstehung zu. Für die krautige Pflanze *Salvia mellifera* L. kavitierten die großlumigen und langen Tracheen unter Trockenheit früher als englumige kurze Gefäße (Hargrave et al., 1994).
2. Die stomatäre Reaktion auf den Wasserdampfdruckdefizit-Schwellenwert deutet auf eine höhere Sensibilität von 'Grolim' gegenüber 'Gijnlim' für Trockenstress hin. Für 'Gijnlim' zeigte sich keine aktive Regulierung der Spaltweitenverengung unter dem Einfluss erhöhter Dampfdruckgradienten. Bei Pflanzenarten mit empfindlicher Luftfeuchtereaktion der Stomata wird die Blattleitfähigkeit mit zunehmender Lufttrockenheit stark eingeschränkt (Farquhar, 1978). In solchen Fällen zeigt der pflanzliche Gaswechsel einer Optimierung der H₂O- und CO₂-Umsätze. Die höhere Empfindlichkeit von 'Grolim'-Stomata bewirkt demnach eine trockenheit-adaptierte Photosynthese. Eine den beiden Spargelsorten ähnliche artspezifische Stomata-Regelung wurde für *Carex*-Spezies gefunden (Busch & Lösch, 1998). Eine sortenunterschiedliche Stomata-Regelung ist in der Literatur nicht beschrieben. Busch und Lösch (1998) schlossen aus dem stomatären Verhalten unter steigendem Sättigungsdefizit für die *Carex*-Art mit schwacher Einschränkung der Stomataweite -vergleichbar mit 'Gijnlim'- eine mangelnde Steuerung der Stomata. Hingegen ist die *Carex*-Art - vergleichbar mit 'Grolim' - in der Lage, frühzeitig den Stressfaktor wahrzunehmen und eine Beeinträchtigung des Wasserhaushalts durch hohe Lufttrockenheit abzuwenden.

3. Die intrinsische Wasserausnutzung (WUE_{int}) bei Bodentrockenheit hat sich für die Spargelsorten als Indikator unterschiedlicher Trockenstressreaktion erwiesen. Mit einer höheren intrinsischen Wasserausnutzung von 'Grolim' bei Wassermangel geht eine optimierte Kohlenstoffausbeute bei minimierter Transpiration einher. Der Photosyntheseapparat von 'Grolim' erscheint damit an Trockenbedingungen besser angepasst zu sein als der von 'Gijnlim'. Dieser Beobachtung schreibt Jones (1992) einen generellen pflanzlichen Charakter zu. Eine sortenunterschiedliche Betrachtung dieses Trockenstress-Parameters für Spargel ist der Literatur nicht zu entnehmen. Für die Augenbohne liegen die Sortenunterschiede in der Wasserausnutzung bei Trockenheit bei 20 % (Anyia & Herzog, 2004). Im Vergleich zu diesen *Vigna unguiculata*-Sorten sind die Unterschiede zwischen den beiden Spargelsorten mit 56 % um ein Dreifaches höher. Jones (1992) beschreibt das allgemein gültige optimale stomatare Verhalten von trockenstressierten Pflanzen. Dieses zeichnet sich, wie für auch 'Grolim' beobachtet, durch einen Stomataschluss zur Verbesserung der Wasserausnutzung aus. Mit dem Modell der optimalen Stomatafunktion von Cowan (1977) lässt sich die bessere Steuerung unter Trockenheit der Sorte Grolim erklären. Pflanzen mit niedriger stomatärer Blattleitfähigkeit weisen in ihrer natürlichen Umgebung die höchste intrinsische Wasserausnutzung auf. Pflanzen mit dieser Eigenschaft kommen oft in trockener Umgebung vor und verfügen meist über eine Trockentoleranz (Hetherington & Woodward, 2003). Unter Bodentrockenheit erweist sich 'Grolim' anhand einer höheren intrinsischen Wasserausnutzung als trockenstressmeidend (Jones, 1992). Eine sortenunterschiedliche WUE_{int} konnte für zwei Rebsorten als unterschiedliche Anpassung an Wasserdefizit ermittelt werden (Schultz, 1996). Die als trockenstressmeidend geltende Sorte wies unter Trockenstress eine höhere WUE_{int} auf als die trockenstolerante Sorten.

Der Vergleich der photosynthetischen Wasserausnutzung zwischen Gijnlim und Grolim lässt eine sortendifferente Trockenstress-Strategie erkennen. 'Gijnlim' ist anhand dieses Trockenstress-Parameters als trockenstolerant, 'Grolim' als Trockenheit meidend zu bewerten.

4. Stomatäre Abmessungen können Unterschiede in der Stresstoleranz anzeigen (Olyslaegers et al., 2002). Die beiden Spargelsorten Gijnlim und Grolim weisen durch ihre unterschiedliche Stomatamorphologie eine verschiedene Disposition für Trockenheitsanfälligkeit auf. Unter Trockenbedingungen können die hohen Diffusionswiderstände kleiner Stomata die Transpiration verringern. Mit einem verhinderten Wasserdampfflux geht allerdings auch ein reduzierter CO_2 -Influx einher. Die große Poruslänge von 'Grolim' ist hinsichtlich des H_2O -Austauschs förderlich für die optimierte CO_2 -Aufnahme auch unter Trockenstress.

Die Stomata von 'Gijnlim' (Abb. 4.25, S. 79) und 'Grolim' (Abb. 4.24) können dem

sog. *nierenförmigen* Typus zugeordnet werden (Hetherington & Woodward, 2003). Für diesen existiert eine negative Beziehung zwischen der Länge des Spalts und der Empfindlichkeit gegenüber steigender Trockenheit. Größere Stomata schließen langsamer und weisen öfters hydraulische Disfunktionen unter Trockenheit auf (Hetherington & Woodward, 2003). 'Grolim' besäße demzufolge einen geringere Empfindlichkeit für Trockenheit. Nach Spence et al. (1986) sind Stomata mit kleiner Spaltlänge als eine Anpassung an Trockenheit zu interpretieren. Folglich besäßen Stomata von 'Gijnlim' eine höhere Empfindlichkeit gegenüber Trockenstress. Nach Meidner und Mansfield (1968) (Kapitel 5.5) haben kurze Spaltlängen Vorteile hinsichtlich der Wasserdampfdiffusion unter Trockenstress.

Diese Annahmen treffen auf die Stomata von 'Grolim' und 'Gijnlim' nicht zu (Abb. 4.15, S. 70, Abb.4.19, S. 74). Der theoretische Vorteil kurzer Stomata von 'Gijnlim' unter Trockenstress hat sich im Gasaustausch nicht widerspiegelt. Unter starker Bodentrockenheit transpirierten Pflanzen der Sorte Gijnlim stärker als von Grolim. Dieses Ergebnis findet sich bei Olivenbäumen wieder. Die Sorte mit kleinem Stomataapparat reduziert bei zunehmendem Trockenstress die Blattleitfähigkeit schwächer als die Sorte mit großen Stomata (Gucci et al., 2002). Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass Sorten mit kleineren Stomata eine unsensiblere Trockenreaktion aufweisen als solche mit großen Stomata.

Für die beiden Spargelsorten wurde eher die Beziehung „große Stomata und hohe Empfindlichkeit für Trockenheit“ bzw. „kleine Stomata und geringe Empfindlichkeit“ beobachtet. Eine größere Spaltlänge wird mit einer höheren Wasserleitfähigkeit und höheren maximalen Gaswechselraten in Blättern von Gehölzen in Verbindung gebracht (Sack et al., 2003). Hohe Gaswechselraten sind eine Eigenschaften von trockenheit-empfindlichen Sorten (Olyslaegers et al., 2002). Die beiden Eigenschaften von 'Grolim', größere Spaltenlängen und höhere Gaswechselraten zu besitzen, erklären womöglich die nachweislich höhere Trockenheitsensibilität.

5.6.2 Nachweis sortenspezifischer Trockenstress-Reaktionen

Die Untersuchung des Wasserhaushalts von Spargelpflanzen hat es ermöglicht, anhand der gewählten Wasserhaushaltparameter den Beginn von Trockenstress nachzuweisen. Dieser konnte in Form von Schwellenwerten bzw. -bereichen der jeweiligen Messgröße ermittelt werden. Diese kritischen Werte wurden für 'Gijnlim' und 'Grolim' gegenübergestellt (Tab. 4.4, S.80), um deren Wasserhaushalt hinsichtlich der Trockenstress-Anfälligkeit zu beurteilen.

- Die erste und sensibelste Reaktion von Pflanzen auf Wassermangel ist der Rückgang des Turgors in pflanzlichem Gewebe (Larcher, 1994). Aus dieser Stressreaktion von 'Gijnlim' und 'Grolim' sind in Druck-Volumen-Analysen Schwellenwerte für den Ver-

lust an Turgeszenz - repräsentativ für den Eintritt der Triebwelke - abgeleitet worden. Am Turgornullpunkt waren die Schwellenwerte für das relative Wasserdefizit und das Trieb-Wasserpotenzial von 'Gijnlim' und 'Grolim' identisch. Beide Sorten sind durch die niedrigen Schwellenwerte gleichermaßen als trockenresistent einzustufen (Kapitel 5.2).

- Die Höhe der embolie-auslösenden Xylemspannung limitiert die Trockenstresstoleranz einer Pflanzenart (Tyree & Sperry, 1988; Jones & Sutherland, 1991). Die kritischen Trieb-Wasserpotenziale für die Embolieschwelle im Xylem bewässerter und unbewässerter Pflanzen im Tagesgang unterschieden sich nicht zwischen den beiden Sorten. Diese arttypischen Werte stellen die Grenzbereiche dar, die gerade noch - ohne längerfristige Schädigungen - kurzfristig toleriert werden, wenn die Pflanzen im Gefäß starkem Trockenstress ausgesetzt werden. Eine Begründung für die sortenindifferente Stressreaktion liefert die für beide Sorten typische anisohydrische Wasserhaushaltsregulierung. 'Gijnlim' und 'Grolim' sind auf ähnliche Weise in der Lage, bei einem für den Tagesgang spezifischen Ψ_{xylem} -Schwellenwert sich vor zu hohen Wasserverlusten mittels einer Einschränkung des Wassertransports zu schützen. Der vollständige L_h -Verlust bei etwas höherem Ψ_{xylem} von 'Grolim' signalisiert eine bessere Eingrenzung der Transpirationsverluste im Tagesverlauf. Diese Eigenschaft findet sich wieder in der effizienteren Einschränkung der Transpirationsrate bewässerter Pflanzen der Sorte Grolim bei hohem Wasserdampfdruckdefizit aufgrund einer feineren Stomataregulierung.

In austrocknenden Trieben - repräsentativ für die Wirkung zunehmender Bodentrockenheit - besitzen beide Sorten einen gleich hohen Schwellenwert für die Entstehung von Embolien. Die für 'Gijnlim' und 'Grolim' gleiche Anfälligkeit der Wasserleitsystems für die Bildung von Embolien deutet auf denselben stomatären Regelmechanismus der Wasserversorgung hin (Kapitel 5.3.2.).

Das für 'Gijnlim' im Vergleich zu 'Grolim' stärker negative Wasserpotenzial bei Erreichen einer nahezu 100%igen Embolierate verweist auf ein embolie-unanfälligeres Wasserleitsystem. Dieser Trockenstressparameter ist ein Hinweis auf eine sortenunterschiedliche Xylemausgestaltung. Eine unterschiedliche Xylemanatomie kann eine unterschiedliche Anfälligkeit des Wasserleitsystems mit sich bringen. Diese ist maßgebend für die Höhe der Wasserpotenzialdifferenz, ab welcher im Leitsystem Lufteinschlüsse auftreten können (Zimmermann & Jeje, 1981). In Seitentrieben von 'Grolim' befand sich das längste Xylemgefäß. Unter Trockenstress embolisierte lange Gefäße stellen eine größere Gefahr für einen Totalausfall des Wassertransports dar, als viele kurze (Crombie et al., 1985; Tyree & Sperry, 1988). Mit den dickeren Trieben von 'Grolim' könnten größere Tracheenvolumina einhergehen. Diese sind stärker gefährdet zu kavieren und zu embolisieren als enge Gefäße (Ewers, 1985; Sperry et al.,

1993; Utsumi et al., 1999) (Kapitel 2.3.2.2.). Diesem unterschiedlichen Schwellenwert nach besitzt 'Grolim' ein Trockenstress anfälligeres Wasserleitsystem in Seitentrieben als 'Gijnlim'.

- Für den Trockenstress-Parameter „stomatäre Blattleitfähigkeit“ existiert im Bezug auf das frühmorgendliche Trieb-Wasserpotenzial austrocknender Pflanzen kein Unterschied zwischen den Sorten Gijnlim und Grolim. Das durch Wassermangel beeinträchtigte Blatt-Wasserpotenzial in dem Bereich $-0,4$ bis $-0,7$ MPa lässt auf einen artspezifischen Schwellenwert der Stomata schließen. Willmer und Fricker (1983) beobachteten für Buschbohnen, Mais, Tabak, Hirse einen artspezifischen Schwellenwert des Blattwasserpotenzials für das Schließen der Stomata. Die einzigen der Literatur zu entnehmenden Sortenunterschiede in dieser Beziehung konnten für Reben mit gegensätzlichem Typus der Wasserbilanz (anisohydrisch versus isohydrisch) ermittelt werden (Schultz, 2003). Für 'Gijnlim' und 'Grolim' mit einheitlichem anisohydrischem Typus der Wasserbilanz bedeuten diese Angaben, dass auch für weitere Spargelsorten vermutlich keine unterschiedlichen Schwellenwerte des frühmorgendliche Wasserpotenzials für die trockenstress-induzierte Spaltenverengung zu ermitteln sind.
- Der Trockenstress-Schwellenwert für die Bodensaugspannung, ab der der stomatäre Öffnungsgrad (g_{H_2O}) reduziert wird, ist für beide Sorten identisch. Nach Davies und Zhang (1991) wird der stomatäre Öffnungsapparat unter Bodentrockenheit über hydraulische und chemische Signale des Bodens und der Wurzeln gesteuert. Demnach besitzen die Sorten ähnliche regulative Schutzmechanismen vor nicht mehr auszugleichenden Wasserverlusten durch die stomatäre Wasserdampfabgabe. Dieser Trockenstress-Parameter indiziert eine starke Einschränkung des Photosynthese-Apparats von 'Gijnlim' und 'Grolim' durch mangelnde Wasserversorgung.
- Eine starke Reduktion der Netto- CO_2 -Austauschrate trat unter abnehmender Bodenfeuchte für beide Sorten im selben Saugspannungsbereich ein. Die kritische Bodenfeuchte, ab der die Produktivität der Spargelpflanzen aufgrund von Wassermangel eingeschränkt wird, ist als artspezifischer Indikator für Trockenstress zu bewerten. Die Erklärung für den mangelnden Sortenunterschied ist in der für die Sorten identischen Einschränkung der stomatären Blattleitfähigkeit bei gleicher Bodensaugspannung zu finden.

5.6.3 Bewertung der Wasserhaushaltsparameter und ihrer Schwellenwerte

Der Nachweis von art- und sortenspezifischem Trockenstress-Verhalten von Spargelpflanzen hat gezeigt, dass die Stressreaktion, je nach Wasserhaushaltsparameter, unterschiedlich ausgeprägt sein kann. Gemäß der Zielstellung dieser Arbeit, Trockenstress frühzeitig auf-

zuzeigen, werden die Trockenstress-Parameter anhand ihrer Schwellenwerte bzw. -bereich diskutiert. Dazu werden im Folgenden die Ergebnisse zur Bewertung der Trockenstress-Schwellen zusammengefasst.

Das Entscheidungskriterium für die Güte der Trockenstress-Indikatoren ist der Grad an Bodentrockenheit, der für die Schädigung des pflanzlichen Wasserhaushalts verantwortlich ist. Gemessen als frühmorgendliches Trieb-Wasserpotenzial, lag die kritische Bodensaugspannung für beide Sorten bei ≈ -600 hPa. Um die physikalisch und physiologisch verschiedenen Parameter gegenüber zustellen, wurden die Wasserpotenzialwerte herangezogen, bei welchen die Parameter einsetzenden Trockenstress anzeigten. Diese werden graphisch auf die kritische Bodensaugspannung projiziert.

Der Schwellenwert für die Xylem-Anfälligkeit von trockengestressten Trieben wird mit jenem für das frühmorgendliche Wasserpotenzial verglichen (Abb. 5.1). Die Embolien entste-

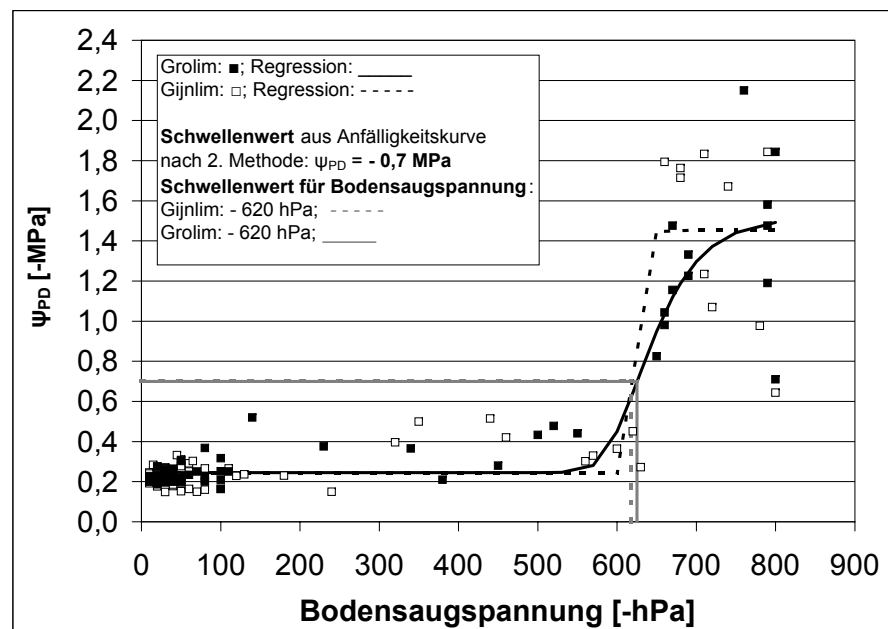


Abbildung 5.1: Trockenstress-Schwellenwerte für die frühmorgendliche Bodensaugspannung und das frühmorgendliche Blatt-Wasserpotenzial (Ψ_{xylem}) aus Xylem-Anfälligkeitkurven, nach Methode 2.

hen in dem Saugspannungsbereich, in dem das frühmorgendliche Wasserpotenzial beider Sorten als Folge abnehmender Bodenfeuchte bereits zu sinken begann. Der pflanzliche Wasserversorgungszustand (Ψ_{PD}) von 'Grolim' und 'Gijnlim' unterlag bei dem Auftreten des Schwellenwerts für die Xylem-Anfälligkeit bereits einer messbaren Trockenheitsbelastung. Demzufolge ist das frühmorgendliche Wasserpotenzial der frühzeitigere Trockenstress-Indikator als der kritische Verlust an hydraulischer Leitfähigkeit.

Der Wasserpotenzial-Schwellenwert für den vollständigen hydraulischen Leitfähigkeitsverlust austrocknender Triebe wird bezogen auf die korrespondierende Bodenfeuchte (Abb. 5.2). Für beide Sorten trat der Totalausfall des Wasserleitsystems nahe der Nachweisgren-

ze der Bodensaugspannung zwischen -700 und -800 hPa ein. Der Schwellenwert für die 100%ige Embolierate liegt in dem Bodensaugspannungsbereich, unterhalb dessen eine Bewässerung die irreversible Schädigung und somit das Absterben der Triebe nicht mehr verhindern kann. Dieser Trockenstress-Parameter stellt die Toleranzgrenze für Trockenstress von Spargel in den Gefäßen dar.

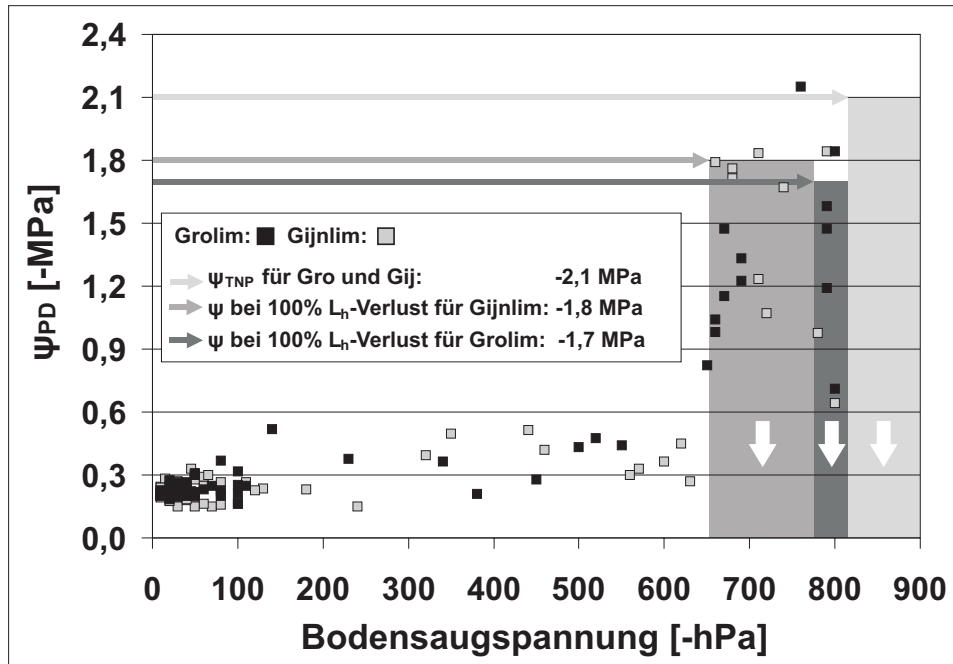


Abbildung 5.2: Frühmorgendliche Bodensaugspannung [-hPa] und frühmorgendliches Wasserpotenzial (Ψ_{PD}) bei Turgornullpunkt von $-2,1$ MPa und bei 100% hydraulischem Leitfähigkeitsverlust (L_h) für 'Grolim' und 'Gijnlim'. Kritisches Wasserpotenzial ($\Psi_{TNP} = -2,1$ MPa) wurde in Druck-Volumen-Analysen im Sommer 2006 ermittelt. Ψ bei L_h -Verlust wurde ermittelt von austrocknenden Trieben 2006 (Methode 2).

Das Wasserpotenzial beim Turgornullpunkt (Ψ_{TNP}) repräsentiert die höchste Schwelle zum Nachweis von Trockenstress in Spargeltrieben. Der äußerst negative Ψ_{xylem} -Wert beider Sorten von $-2,1$ MPa wurde unter den Trockenbedingungen der Töpfe im frühmorgendlichen Wasserpotenzial nur selten erreicht (Abb. 5.2). Für beide Sorten ist bei einem frühmorgendlichen Wasserpotenzial unterhalb $-2,0$ MPa der Messbereich der Tensiometer erreicht. Der Bezug des Wasserpotenzials am Turgornullpunkt auf den frühmorgendlichen Wasserstatus von Pflanze und Boden zeigt, dass sich in den Pflanzen unter den Trockenversuchsbedingungen der letale Wasserstatus noch nicht eingestellt hatte. Der Schwellenwert für das Wasserpotenzial am Turgornullpunkt liegt auch für bewässerte Pflanzen im Bereich des 100%igen hydraulischen Leitfähigkeitsverlusts (Abb. 4.8, S. 63).

Das Wasserpotenzial am Turgorverlust ist folglich ungeeignet, Trockenstress bei den geprüf-

ten Sorten frühzeitig nachzuweisen. Anhand dieses Trockenschwellenwerts ist zu erkennen, dass Triebe unter Wasserdefizit erst bei äußerst niedriger Bodensaugspannung und vollständigem Verlust des Wasserleitungsvermögens welken. In Verbindung mit der Bodenfeuchte und dem frühmorgendlichen Wasserpotenzial hebt dieser Parameter die artspezifische Strategie zur Vermeidung einer Gewebeaustrocknung hervor. Der Turgorverlust ist aufgrund des osmotisch regulierten Gewebewassergehalts kein frühzeitiges Signal für Trockenstress. Die Trockenstress-Schwellenwerte für den Turgornullpunkt und für die Embolie-Anfälligkeit des Wasserleitsystems wurden mit dem stomatären Verhalten bei Bodentrockenheit verglichen (Abb. 5.3). Am Turgornullpunkt ist wider Erwarten noch eine geringe Blattleitfähigkeit festzustellen. Die stark trockengestressten Pflanzen hatten trotz stark beeinträchtigtem Wasserstatus die Stomata nicht vollständig geschlossen.

Für austrocknende Triebe befindet sich der Schwellenwert für den kritischen Leitfähigkeitsverlust im Bereich einer bereits extrem limitierten stomatären Blattleitfähigkeit. Die Schwelle für die Embolie-Entstehung in den Leitbahnen liegt somit höher als die für die Einschränkung der stomatären Blattleitfähigkeit. Wie das Trieb-Wasserpotenzial reagiert der stomatäre Parameter sensibler auf Trockenstress als das Wasserleitsystem. Der

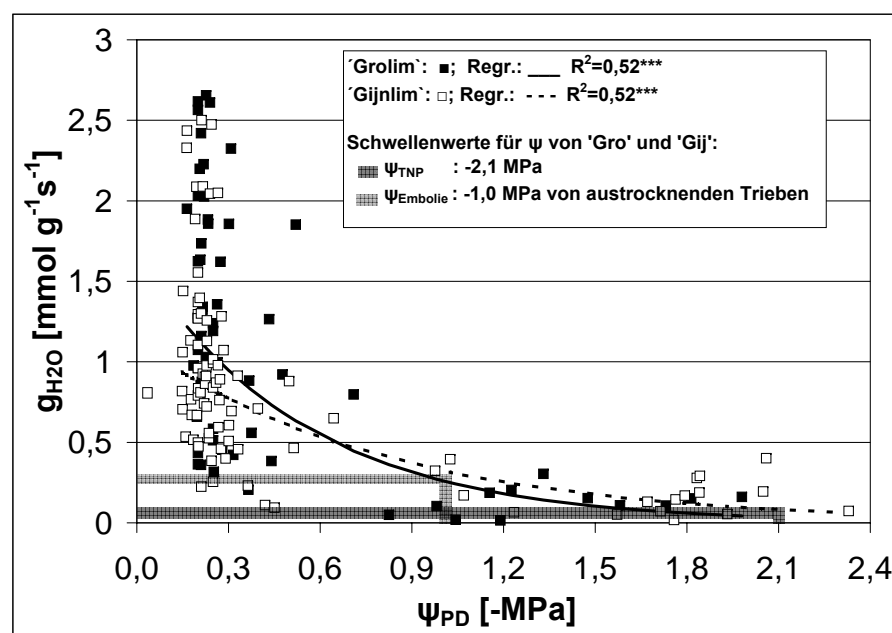


Abbildung 5.3: Beziehung zwischen Trockenstress-Schwellenwerten mit der Blattleitfähigkeit (g_{H_2O}) und dem frühmorgendliches Wasserpotenzial (Ψ_{PD}) für Triebe von 'Grolim' und 'Gijnlim'. Kritisches Wasserpotenzial beim Turgornullpunkt (Ψ_{TNP}), ermittelt in Druck-Volumen-Analysen. Wasserpotenzial bei Beginn der Embolie-Entstehung ($\Psi_{Embolie}$), ermittelt in Anfälligkeitskurven von trockengestressten Trieben (Methode 2)

Wasserpotenzial-Bereich, ab dem die Stomata beginnen, auf eine Verschlechterung des Wasserstatus zu reagieren, repräsentiert den Zustand des Triebgewebes, in dem gerade keine

Vollsättigung ($-0,3$ MPa) mehr vorliegt. Demzufolge war die über die Stomata gesteuerte Blattleitfähigkeit ein äußerst sensibler Sensor für Änderungen des Turgors in Kurztrieben. Für das Erstellen eines exakten arttypischen Trockenstress-Schwellenwerts für das frühmorgendliche Wasserpotenzial ist der Parameter aufgrund seiner hohen Variabilität in bewässerten Pflanzen und der starken Reduktion der Blattleitfähigkeit nach Unterschreiten des gesättigten Gewebestatus' nicht geeignet. Zudem erweist sich die Stomatareaktion als nachteilig für die Einschränkung eines Wasserverlusts unter Trockenheit, da die stomatäre Blattleitfähigkeit noch bis zum Erreichen des Welkepunkts im geringen Maße aufrecht erhalten wird. Demzufolge ist der stomatäre Parameter ein Hinweis für die beginnende Trockenbelastung, stellt aber nicht die geregelte Größe bei Trockenstress dar.

Unter Trockenstress regulieren Stomata den Gaswechsel eher als Folge von Turgoränderungen als von Wasserpotenzial-Änderungen (Willmer & Fricker, 1983). So ist möglicherweise keine direkte Reaktion der stomatären Blattleitfähigkeit auf das Trieb-Wasserpotenzial zu erwarten. Das unspezifische Stomataverhalten in der Phase der beginnenden Bodentrockenheit kann in dem anisohydrischen Charakter begründet sein (Tardieu & Simonneau, 1998; Jones, 1998; Schultz, 2003). Anisohydrische Arten riskieren größere Wasserverluste und steuern ihre Stomata nicht sehr empfindlich auf Wassermangel (Larcher, 1994). Auch für anisohydrische Rebsorten konnte trotz niedriger frühmorgendlichen Wasserpotenzialwerte keine Limitierung der Blattleitfähigkeit festgestellt werden (Schultz, 2003). Nach Jones (1998) ist für anisohydrische Pflanzen die stomatäre Leitfähigkeit nicht geeignet, den Grad der Bodentrockenheit zu beurteilen. Die mangelnde Kontrolle der Blattleitfähigkeit vor Unterschreiten eines pflanzeninternen Schwellenwerts lässt nicht erkennen, ab welchem Bodenmatrixpotenzial Wassermangel in der Pflanze einsetzt.

Bei 'Gijnlim' und 'Grolim' hat sich im selben Maße ein Schwellenbereich für eine Limitierung aller Gaswechselfparameter herausgebildet (Tab. 4.4, S. 80). Die Blattleitfähigkeit, die Transpiration und die Netto-Assimilation waren bei einer höheren Bodenfeuchte limitiert (-300 bis -500 hPa), als die hydraulische Leitfähigkeit und das frühmorgendliche Trieb-Wasserpotenzial. Nach Gollan et al. (1985), Turner et al. (1985) wird die Blattleitfähigkeit auch unabhängig vom Blattwasserstatus durch die Bodenwasserversorgung gesteuert. Diese Untersuchungen unterstützen die Theorie von Schulze (1986), wonach veränderte Stomataweiten eher direkt einer abnehmenden Bodenwasserversorgung zugeschrieben werden können, als einer vorangegangenen Änderung des Blattwasserpotenzials. Der über eine *feedforward*-Reaktion resultierende Stomataschluss ist vermutlich über Wurzel-Spross-Signale durch Abscisinsäure vermittelt worden. Zur Bewertung des Trockenstresses durch die porometrische Gaswechselaktivität kann ausschließlich der direkte Bezug der stomatären Parameter auf die Bodenfeuchte dienen. In dieser Beziehung stellt sich der Gaswechsel als frühzeitiger Indikator limitierender Bodenwassergehalte dar als die hydraulische Leitfähigkeit und das Trieb-Wasserpotenzial.

Die untersuchten Trockenstress-Parameter bilden viele Prozesse des Wasserhaushalts von

Spargel unter Trockenheit ab. Die zusammengeführten Schwellenwerte stimmen in der darin abgebildeten hydro-physiologischen Stressreaktion der Pflanzen überein. Die Methoden sind als effizient zur Quantifizierung und Qualifizierung der Trockenstressreaktion von Spargel zu beurteilen. Es zeichnen sich zwei Arten von Stresssignalen heraus. Die erste Art von Schwellenwerten zeichnet den einsetzenden Trockenstress des Spargels durch Wassermangel ab. Dazu zählen als frühzeitigste Größe die stomatäre Blattleitfähigkeit, der Verlust an hydraulischer Leitfähigkeit bei Einsatz der Embolie-Generierung und das frühmorgendliche Trieb-Wasserpotenzial. Die zweite Art der Trockenstress-Signale repräsentiert den Beginn von irreversiblen Schädigungen der Triebe. Zu dieser sind die aus der Druck-Volumen-Relation gewonnenen kritischen Werte des relativen Wasserdefizits und des letalen Trieb-Wasserpotenzials, sowie der vollständige Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit zu nennen. Mit denselben Methoden wurden für 'Gijnlim' und 'Grolim' unterschiedliche Existenzstrategien aufgeklärt. Diese führen ohne Sortenunterschied zu gleichen Schwellenwerten der frühzeitigen Trockenstress-Wahrnehmung. Für das frühmorgendliche Bodenwasserpotenzial, bei dem Wassermangel zum Absterben der Triebe führt, kommen Sortenunterschiede zum Vorschein. Die Strategie von 'Grolim' zur Vermeidung von Trockenheit wird in der niedrigeren Schwelle für den Totalausfall des Leitsystems deutlich. In der Gesamtbetrachtung ist die Trockenstressreaktion beider Sorten nicht wesentlich unterschiedlich.

6 Fazit

Mit den vorliegenden Untersuchungen konnte der Wasserhaushalt von *Asparagus officinalis* L. unter besonderer Berücksichtigung von Trockenstress evaluiert werden. Die zu Grunde gelegte Arbeitshypothese, dass Sortenunterschiede in der Trockenstressanfälligkeit zwischen 'Gijnlim' und 'Grolim' auf hydro-physiologischen Pflanzenparametern beruhen, ist abzulehnen.

Die beiden Sorten zeigen eine deutliche Beeinträchtigung im Wassertransport, im porometrischen Gasaustausch von H_2O und CO_2 und im Wasserversorgungszustand der Seitentriebe durch induzierten Wassermangel. Die im Habitus und im Ertrag verschiedenen Genotypen unterscheiden sich unter gleichen Umweltbedingungen auch in ihrer photosynthetischen Produktivität und Transpiration. Unter guter Wasserversorgung ist 'Grolim' hinsichtlich des Wasserleitungsvermögens und der Netto-Assimilation gegenüber 'Gijnlim' überlegen. Morphologisch begünstigt ist die höhere Photosyntheseleistung von 'Grolim' durch größere Stomata und dickere Seitentriebe. Mit der höheren Kohlendioxidaufnahme geht für 'Grolim' auch ein höherer Wasserumsatz einher. Für eine Einschätzung der Auswirkung sortenunterschiedlicher maximaler Netto-Assimilations- und Transpirationsraten von Kurztrieben in Gefäßversuchen müssen diese Parameter für ganze Pflanzen und unter Freilandbedingungen erfasst werden.

Ohne Trockenstress nutzen 'Gijnlim' und 'Grolim' die transpirative Wasserabgabe zur CO_2 -Ausbeute gleich gut aus. Im Vergleich zu anderen Arten ist die Effizienz des Wasserverbrauchs bei der Netto- CO_2 -Aufnahme bei den beiden Spargelsorten nicht hoch. Unter zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit der Luft nimmt die Effizienz des Kohlenstoffgewinns von Spargel stetig ab. Für die photosynthetische Leistungsfähigkeit der Pflanzen an strahlungsstarken Tagen mit hoher Lufttemperatur und niedriger relativer Luftfeuchte bedeutet dies eine unproduktive hohe Wasserabgabe. Für die praktische Kulturführung stellt die hohe Transpiration einen unkontrollierbaren Wasserverlust der Kultur dar. Ein hohes Wasserdampfdrucksättigungsdefizit zwischen Phyllokladien und Luft kann trotz ausreichender Bodenfeuchte zu irreversiblen Schäden der Pflanzen führen.

Bei Bodentrockenheit ist 'Grolim' durch eine höhere photosynthetische Wasserausnutzung gegenüber 'Gijnlim' im Vorteil. Triebe von 'Gijnlim' reduzieren unter Wassermangel die Transpiration geringfügiger als Triebe von 'Grolim' und riskieren somit schädigende Wasserverluste. Zusätzlich zur besseren Schonung des Wasserhaushaltes erweist sich die Sorte Grolim auch in Bezug auf die Produktionsleistung unter Bodentrockenheit als effizienter gegenüber 'Gijnlim'. Die höhere photosynthetische Leistungsfähigkeit von 'Grolim' widerspricht den in der Literatur für Spargel beschriebenen Kausalität zwischen maximaler

Netto-Assimilationsrate und Sprossertrag. In den Untersuchungen wie auch in vorliegender Arbeit wurde diese Beziehung in Einzelmessungen von Kurztrieben ermittelt, und korreliert dabei allerdings positiv. Der Widerspruch zwischen der maximalen Photosyntheseleistung und dem Ertrag weist eher auf einen Einfluss des stark sortenunterschiedlichen Aufwuchs als auf Unterschiede der Gaswechselaktivität zwischen 'Gijnlim' und 'Grolim' hin. Für eine vergleichende Bewertung der Produktivität von 'Gijnlim' und 'Grolim' wird die Erfassung der maximalen Netto-Assimilationsrate kompletter Pflanzen empfohlen. In diese gehen mögliche große Unterschiede in der Assimilationsoberfläche der gesamten Pflanze zwischen 'Gijnlim' und 'Grolim' mit ein. 'Gijnlim' liefert im Anbau, bei gleicher Bestandsdichte, einen deutlich höheren Sprossertrag als 'Grolim'. Die höhere Produktivität von 'Gijnlim' ist vermutlich auf eine hohe Sprossanzahl, eine große Triebhöhe und eine starke Belaubung der Triebe (Ziegler, 2002) zurückzuführen. Die photosynthetisch schwächere Leistungsfähigkeit der Assimilationsorgane kompensiert 'Gijnlim' vermutlich durch Vieltriebigkeit. Der Vorteil einer besseren Photosyntheseleistung von 'Grolim'-Phyllokladien überwiegt im Zeitraum einer ganzen Vegetationsperiode nicht den Nachteil geringerer Assimilationsfläche pro Anbaufläche gegenüber 'Gijnlim'.

Der zweite Aspekt der sortendifferenzierten Untersuchung der Wasserführung war die im praktischen Anbau beobachtete unterschiedliche Trockenstressanfälligkeit von 'Gijnlim' und 'Grolim'. Die verschiedenen Parameter der Hydrophysiologie unter Trockenstress ergeben für beiden Spargelsorten ein einheitliches Muster ihrer Trockenstressstrategien. Die strategische Vermeidung von Trockenstress war im Wesentlichen artspezifisch und spiegelt die genetische Trockentoleranz wider. Diese beruht auf einer Ausstattung von Spargel mit unterirdischen Speicherorganen und einer Anpassung an die klimatischen Bedingungen seiner Herkunft. Spargelpflanzen besitzen aufgrund einer osmotischen Regulierung des relativen Wassergehaltes im Triebgewebe eine gute Trockenresistenz. In Druck-Volumen-Analysen hat sich die Eigenschaft zur Anpassung an Trockenperioden angedeutet, welche noch detaillierter zu untersuchen ist. Druck-Volumen-Kurven von Trieben aus dem Freiland über die ganze Wachstumsperiode des Spargellaubs hinweg können Aufschluss geben, ob sich Spargel in sommerlichen Trockenperioden an eine eingeschränkte Wasserversorgung anpasst.

Die Messung der hydraulischen Leitfähigkeit hat gezeigt, dass Spargeltriebe beider Sorten unter Trockenheit unanfällig sind für Schäden im Wasserleitsystem. Die unterschiedliche Empfindlichkeit des Xylems im Tagesgang und unter Bodentrockenheit weist auf eine gute Regulierung des Wasserhaushalts unter sich ändernden Umweltbedingungen hin. Die arttypische Steuerung von Trockenstressreaktionen könnten Untersuchungen der chemischen Stresssignal-Übertragung von der Wurzel in die Schließzellen der Stomata aufklären. Eine Begründung für die sortenunterschiedliche Anfälligkeit für den Totalausfall der hydraulischen Leitfähigkeit könnten Erkenntnisse über die Xylemanatomie liefern. Die Embolieanfälligkeit des Spargels zeigt, dass eine Einschränkung des Wassertransports im Tagesgang

auch in gut bewässerten Pflanzen auftritt, um zu große Wasserverluste über die Stomata zu verhindern. Für die Bewässerungspraxis folgt daraus, dass Wassergaben tagsüber während hoher Temperatur und geringer relativer Luftfeuchte keine Verbesserung der Wasserversorgung des oberirdischen Aufwuchses zur Folge haben. Denn unter diesen Bedingungen ist die hydraulische Leitfähigkeit in den Trieben bereits limitiert. Gleiches gilt, wenn die kritische Bodentrockenheit überschritten ist. Die unter Trockenstress gebildeten Embolien verhindern den Wassertransport von den Wurzeln in die Triebe. Aus dem stark zunehmenden hydraulischen Leitfähigkeitsverlust nach Überschreiten der Embolieschwelle sind eindeutige Empfehlungen für die Wasserversorgung abzuleiten. Der Bewässerungseinsatz muss erfolgen, bevor sich Kavitationen in den Leitgefäßen zu Embolien entwickeln und diese die Wasserversorgung der Assimilationsorgane irreversibel unterbinden. Für Spargelpflanzen im Gefäß liegt die späteste Bewässerung bei einem frühmorgendlichen Wasserpotenzial von $-0,7$ MPa bzw. einer Bodensaugspannung von -600 hPa. Diese Werte können für Freilandbedingungen durch den Einsatz der eigens für Spargel entwickelten Xylem-Anfälligkeits-Messmethode zukünftig erarbeitet werden.

Die Untersuchung des porometrischen Gasaustauschs von Phyllokladien hat neben dem Nachweis der verminderten Photosyntheseleistung auch Hinweise auf sortenunterschiedliche Trockenstrategien geliefert. Mit der morphologischen und physiologischen Stomata-Charakteristik erweist sich 'Gijnlim' als trockentolerant und 'Grolim' als trockenheitmeidend. Für den Wasserhaushalt unter Trockenbedingungen der Luft und des Bodens haben die unterschiedlichen Strategien einen gravierenden Effekt. 'Gijnlim' nimmt zwar den Trockenstress bei gleicher Bodensaugspannung und gleichem Trieb-Wasserpotenzial wahr wie 'Grolim', nach dem Überschreiten der Trockenstressschwelle schützt 'Gijnlim' den Wasserhaushalt jedoch nicht vor weiterem Wasserverlust. Im Anbau kann ein längerfristiges Ausbleiben von Niederschlägen oder einer Bewässerung bei 'Gijnlim' größere Trockenschäden auslösen als bei 'Grolim'.

Zur Beurteilung der Einflussnahme einer reduzierten Bodenfeuchte auf den pflanzlichen Wasserstatus hat sich das frühmorgendliche Wasserpotenzial als sinnvoller Parameter herausgestellt. Alle Trockenstressreaktionen der Pflanzen konnten in dem Bodensaugspannungsbereich nachgewiesen werden, bei dem es zu Änderungen des frühmorgendlichen Wasserpotenzials in den Trieben kam. Es hat sich für diese hydrolabile Art gezeigt, dass das Trieb-Wasserpotenzial ein guter Indikator ist, um das Austrocknen des Bodens frühzeitig zu signalisieren. Demzufolge könnte diese pflanzenphysiologische Größe in dem praktischen Spargelanbau eingesetzt werden, um die trockenstress-auslösende Bodenfeuchte zu erfassen.

Die in diesen Modell-Versuchen mit geringen Substratvolumina ermittelten Schwellenwerte sind als absolute Werte nicht auf das Freiland zu übertragen. Die Trockenstressschwellen liegen vermutlich aufgrund der schnelleren Ausschöpfung des Bodenwassers und eventuellen morphologischen Unterschieden der Pflanzen in einem anderen Wertebereich der Parame-

ter.

Die Ergebnisse dieser physiologischen Stressuntersuchungen zeigen, dass die gewählten und neu entwickelten Methoden effizient waren, den Trockenstress frühzeitig aufzuzeigen, bevor Symptome sichtbar waren.

Die weitestgehend parallele Erfassung der Stressreaktionen von den Stomata, des Wasserleitsystems und des Wasserstatus' von Trieben und Phyllokladien hat eine gute Wechselwirkung der Größen bewiesen. Das „Trieb-Wasserpotenzial“ signalisierte den Einfluss beginnender Bodentrockenheit auf viele Prozesse des pflanzlichen Wasserhaushalts. Eine Bewässerungssteuerung nach pflanzlichem Wasserbedarf ist für Spargel mit frühmorgendlichen Wasserpotenzial-Messungen möglich. Mit einer Anpassung der Werte an das Freiland sind Bewässerungsempfehlungen abzuleiten, mit welchen sich Trockenstress in der Spargelpflanze vermeiden und eine Limitierung eines hohen Ertragsniveaus abwenden lässt.

7 Zusammenfassung

Es sind Untersuchungen zur Quantifizierung des Wasserhaushalts von *Asparagus officinalis* L. unter besonderer Berücksichtigung von Trockenstress durchgeführt worden. Hintergrund dieser Studie ist eine Optimierung der Wasserversorgung von Spargelkulturen durch eine Anpassung der Bewässerungssteuerung an den pflanzlichen Wasserbedarf. Ziel war es, anhand von pflanzeninternen hydraulischen Parametern eine Einschränkung des Wasserhaushalts durch Trockenheit aufzuzeigen, bevor Trockenschäden an der Pflanze entstehen. In diesem Kontext wurde geprüft, ob mit kritischen Schwellenwerten präventive Maßnahmen gegen Trockenstress im Spargelanbau abzuleiten sind. Dazu sind die zwei wirtschaftlich relevanten Bleichspargelsorten Gijnlim und Grolim mit unterschiedlichem Ertragspotenzial und Trockenanfälligkeit im Anbau physiologisch und morphologisch miteinander verglichen worden. Anhand dieses Sortenvergleichs wurde geklärt, welche Strategien der Trockenstressvermeidung bzw. -toleranz sortenspezifisch sind und inwieweit diese auf hydro-physiologischen Eigenschaften beruhen.

In Gewächshausversuchen wurden optimal bewässerte Spargelpflanzen mit voll entwickelten Trieben in 15 l-Containern durch Bewässerungsstopp und Evapotranspiration ausgetrocknet. Dabei wurden an Seitentrieben das frühmorgendliche Wasserpotenzial, die hydraulische Leitfähigkeit und der porometrische Gaswechsel gemessen. Für die Untersuchung der hydraulischen Leitfähigkeit ist eine spezielle Messapparatur für die krautigen Triebe entwickelt worden. Die dabei angewandte Methode erwies sich für Spargel als erfolgreich, trockenheit-induzierte Embolien im Wasserleitsystem festzustellen. Die Stomatamorphologie und die Wasserrückhalte-Charakteristik von dem Triebgewebe sind an ungestressten Pflanzen ermittelt worden.

'Grolim' weist durch die von 'Gijnlim' stark unterschiedliche Stomata-Charakteristik höhere maximale Assimilationsraten und eine bessere Steuerung der Spaltöffnungs-Apparatur auf. Bei starker Luft- oder Bodentrockenheit deutet die höhere Empfindlichkeit von 'Grolim'-Stomata auf bessere Schutzmechanismen vor schädigenden Wasserverlusten hin. Triebe von 'Grolim' gewährleisten mit ihrer höheren maximalen hydraulischen Leitfähigkeit eine bessere Wasserversorgung der Assimilationsorgane als Triebe von 'Gijnlim'. Aus hydro-physiologischer und morphologischer Sicht sind bei Trockenheit sowie optimaler Bodenfeuchte die Triebe von 'Grolim' gegenüber 'Gijnlim' hinsichtlich ihrer Produktivität im Vorteil.

Die Gesamtbetrachtung aller hydraulischen Parameter zeigte keine wesentlichen Sortenunterschiede in der Reaktion auf moderaten Trockenstress. Die Wasserführung bis zum Beginn der schädigenden Luft- und Bodentrockenheit ist somit artspezifisch. Beide Spargel-

sorten zeigen einen trockenresistenten Wasserhaushalt. Die Beobachtung von trockenheit-sensiblen Prozessen mit regulativen Aufgaben in der Wasserführung zeigte, dass die sortenunterschiedliche Anfälligkeit für Wassermangel auf eine unterschiedliche Steuerung zurückzuführen ist. Unter starkem Trockenstress verfolgt 'Gijnlim' die Überlebensstrategie der Trockentoleranz und 'Grolim' die der Trockenheitmeidung.

Für den einsetzenden Trockenstress lagen die Schwellenwerte der hydraulischen Parameter für beide Sorten indifferent in dem Bodensaugspannungsbereich um -600 hPa. Ab diesen Werten traten massive Änderungen des pflanzlichen Wasserhaushalts auf. Als erster Prozess wurde der stomatäre Gaswechsel von Wasserdampf und Kohlendioxid beeinträchtigt. Die Bildung von Kavitationen in den Leitbahnen steuerte die Absenkung des Trieb-Wasserpotenzials. Der damit verringerte Turgor der Phyllokladien bewirkte eine starke Einschränkung der stomatären Blattleitfähigkeit. Trotz reduzierter stomatärer Blattleitfähigkeit wurde die Abnahme der hydraulischen Leitfähigkeit in den Seitentrieben nicht vermindert. Die Steuerung des Trieb-Wasserstatus' erfolgte aufgrund des anisohydrischen Charakters der Spezies sortenindifferent nicht zur Prävention vor zu starken Wasserverlusten. Die reduzierte Spaltöffnung verhinderte nicht die Bildung von Embolien in den Leitbahnen. Der vollständige und dauerhafte Ausfall des Wassertransports zu den Assimilationsorganen trat sortenunterschiedlich für 'Gijnlim' bei -700 und für 'Grolim' bei -800 hPa ein. Unterhalb dieses Saugspannungsbereichs wurde der letale Turgorverlust der Triebe festgestellt. Der Wasserversorgungszustand und die Photosyntheseleistung beider hydrolabilen Sorten wurden bis zum Erreichen der Schwellenwerte auf hohem Niveau gehalten.

Somit ist es möglich, mit den angewandten und entwickelten Methoden, Trockenstress frühzeitig nachzuweisen. Die für viele Kulturen implementierte pflanzliche Größe, das frühmorgendliche Wasserpotenzial, stellt sich auch für Spargel als geeignet zur Bewässerungssteuerung heraus. Nach einer Anpassung der kritischen Schwellenwerte der Modell-Pflanzen an Freilandbedingungen kann Wassermangel im praktischen Anbau erkannt und rechtzeitig behoben werden.

8 Summary

Water relations of *Asparagus officinalis* L. were investigated in regard to drought stress. The motivation of this study was to determine if drought stress could be prevented in the asparagus crop by optimizing water supply in response to plant water demands, through the manipulation of irrigation practices. The aim of this study was to reveal drought-induced limitations in water relations on the basis of plant hydraulic parameters before damage to the plant occurred. The identification of thresholds pointing out the onset of drought stress was desired in order to transfer this knowledge into irrigation practices that prevent water stress.

Two white asparagus cultivars, with high commercial relevance in Germany and with contrasting differences in yield and drought susceptibility during cultivation, were compared at both the physiological and morphological level. With this comparison, plant strategies concerning the avoidance or tolerance of drought stress were associated with hydraulic attributes of the cultivars and the species, respectively.

One-year old asparagus plants were cultivated in 15 L pots in a greenhouse under optimal water supply until the branches were fully developed. To achieve different stages of water supply in the canopy, entire plants were gradually desiccated by evapotranspiration and irrigation termination. During desiccation, predawn water potential, hydraulic conductivity and porometric gas exchange were determined on lateral ferns. For this, a novel hydraulic conductivity measuring system, adapted for the herbaceous monocot asparagus, was designed. The methodology of this new measuring technique was successful in determining drought-induced embolisms in the water-conducting system. The stomatal properties, „stomata density“ and „pore length“, as well as the water retention characteristics of cladophyll tissue were determined in unstressed plants.

Due to extremely different stomatal characteristics, cv. Grolim showed higher maximum assimilation rates and better stomatal control than cv. Gijnlim. Under high evaporative demand and soil drought, the more sensitive stomatal regulation of cv. Grolim indicates a more efficient protective mechanism against detrimental water loss. The higher maximum hydraulic conductivity in ferns of cv. Grolim ensures a better water supply of the assimilation organs than of cv. Gijnlim. For productivity purposes, cv. Grolim ferns benefit more from hydraulic and morphologic features than cv. Gijnlim.

The interpretation and combination of all hydraulic parameters indicated no substantial cultivar differences. Therefore, the water management of asparagus until the onset of detrimental vapour pressure deficit between leaf to air and soil drought seems to be typical for this species. Both cultivars demonstrate drought resistant hydraulics. Investigations on

drought-sensitive processes regulating the hydraulics showed that the differences in drought susceptibility between the two cultivars stem from differences in plant water management. This research suggests that during periods of drought, cv. Gijnlim employs a strategy of drought tolerance whereas cv. Grolim employs one of drought avoidance.

The thresholds derived from hydraulic parameters at the beginning of drought stress were almost equal for cv. Gijnlim and cv. Grolim, at a matric potential of approximately -60 kPa. Below this value, strong changes appeared in water relations of the plants. The first affected process was stomatal gas exchange of water vapour and carbon dioxide. The formation of cavitations in xylem conduits controlled the debasement of water potential in cladophylls. The following decrease in turgor pressure resulted in an increased limitation of stomatal conductance. Despite a reduced stomatal conductance, the decrease of the hydraulic conductivity was not impeded. Water potential in cladophylls was not controlled in order to prevent extreme water loss due to the anisohydric character of this species. Lowering the stomatal conductance did not avert the formation of embolisms. Complete loss of hydraulic conductivity appeared in ferns of cv. Gijnlim at a matric potential of -70 kPa and for cv. Grolim at -80 kPa. Below this matric potential range the lethal turgor pressure loss was determined. The water status and the photosynthetic activity of both anisohydric cultivars were maintained at a high level until plant and soil water potentials reached the thresholds for drought stress.

These results suggest that the applied and developed methods used in this study were successful in detecting the onset of drought stress in asparagus plants. The frequently used predawn water potential measurement in irrigation management of crops has promise for asparagus crops, too. The application of the critical thresholds of these model experiments into field conditions enables the recognition and subsequent avoidance of water deficiency in practice.

Literaturverzeichnis

- Anyia, A. O. & Herzog, H. (2004). Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. *European Journal Of Agronomy*, 20(4), 327-339.
- Artelt, B. (2007). *Unveröffentlichte Daten*.
- Bai, J., Y. and Kelly. (1999). A study of photosynthetic activities of eight asparagus genotypes under field conditions. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 124, 61-66.
- Bakel, V. J. & Kerstens, J. (1971). Top wilting in asparagus. *Neth. J. Pl. Path.*, 77, 55-59.
- Bates, L. & Hall, A. (1981). Stomatal closure with soil water depletion not associated with changes in bulk leaf water status. *Oecologia*, 50, 62-65.
- Bauer, T. (2000). *Bestimmung der Assimilationsoberfläche verschiedener Spargelsorten*. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Seminararbeit am Institut für Gemüsebau, FH Wiesbaden.
- Behr, H. (2007). *ZMP-Bilanz Gemüse 2006*. Zentrale Markt- und Preisberichtsstelle GmbH.
- Berger-Landefeldt, U. (1936). *Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen*. Bibl. Bot.
- Blasberg, C. (1932). Phases of the anatomy of *Asparagus officinalis*. *Botanical Gazette*, 94, 206-214.
- Borel, C., Simonneau, T., This, D. & Tardieu, F. (1997). Stomatal conductance and abscisic acid concentration in the xylem sap of barley lines of contrasting genetic origins. *Australian Journal of Plant Physiology*, 24, 607 - 615.
- Bunce, J. (1996). Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? *Plant, Cell and Environment*, 19, 131-135.
- Busch, J. & Lössch, R. (1998). Stomatal behaviour and gas exchange of sedges (*Carex* spp.) under different soil moisture regimes. *Phys. Chem. Earth*, 23, 443-448.
- Caemmerer, S. von & Farquhar, G. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153, 376-387.
- Cannell, G. & Takatori, F. (1970). Irrigation-nitrogen studies in asparagus and measurement of soil moisture changes by the neutron method. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 34, 501-506.
- Canny, M. (1990). What becomes of the transpiration stream? *New Phytologist*, 114, 341-368.
- Cowan, I. (1977). Advances in botanical research. In R. Preston & H. Woolhouse (Hrsg.), (S. 117-223). London, New York, San Francisco, Academic Press, Vol. 4.
- Crombie, D., Milburn, J. & Hipkins, M. (1985). Gas penetration of pit membranes in the xylem of rhododendron as the cause of acoustically detectable sap cavitation. *Aust. J. Plant Physiol.*, 12, 445-453.

- Davies, W. & Zhang, J. (1991). Root signals and the regulation of plants in development of plants in drying soil. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, *42*, 55-76.
- Davis, S., Sperry, J. & Hacke, U. (1999). The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany*, *86*, 1367-1372.
- Diaz-Pérez, J., Shackel, K. & Sutter, E. (1995). Relative water content and water potential of tissue 1. *J. Exp. Bot.*, *46*(1), 111-118.
- Dixon, H. (1914). *Transpiration and the ascent of sap*. Macmillan, London.
- Dolan, J. (1999). Mobile-phase degassing: Why, when and how. *LC-GC Europe, November*, 492-696.
- Downton, W. & Törökfalvy. (1975). Photosynthesis in developing asparagus plants. *Aust. J. Plant Physiol.*, *2*, 367-375.
- Drost, D. (1999). Soil water deficits reduce growth and yield of asparagus. *Acta Horticulturae*, *479*, 383-390.
- Drost, D. & Wilcox-Lee, D. (1990). Effect of soil matric potential on growth and physiological response of greenhouse grown asparagus. *Acta Horticulturae*, *271*, 467-476.
- Drost, D. & Wilcox-Lee, D. (1997a). Soil water deficits and asparagus: I. shoot, root, and bud growth during two seasons. *Scientia Horticulturae*, *70*, 131-143.
- Drost, D. & Wilcox-Lee, D. (1997b). Soil water deficits and asparagus: II. bud size and subsequent spear growth. *Scientia Horticulturae*, *70*, 145-153.
- Ernst, M. & Krug, H. (1998). Seasonal Growth and Development of Asparagus (*Asparagus officinalis* L.) III. The Effect of Temperature and Water Stress on Carbohydrate Content in Storage Roots and Rhizome Buds. *Gartenbauwissenschaft*, *63*, 202-208.
- Esau, K. (1969). *Pflanzenanatomie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Ewers, F. (1985). Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bull*, *6*, 309-317.
- Farquhar, G. (1978). Feedforward responses of stomata to humidity. *Aust. J. Plant Physiol.*, *5*, 787-800.
- Faville, M., Green, T. & Jermyn, W. (1999). Genetic variation in the rate of asparagus fern photosynthesis. *Acta Horticulturae*, *479*, 93-95.
- Faville, M., Silvester, W., Green, T. & Jermyn, W. (1999). Photosynthetic characteristics of three cultivars differing in yield. *Crop Science*, *39*, 1070-1077.
- Franca, M. G. C., Thi, A. T. P., Pimentel, C., Rossiello, R. O. P., Zuily-Fodil, Y. & Laffray, D. (2000). Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. *Environmental And Experimental Botany*, *43*(3), 227-237.
- Gaab, B. (1982). *Der CO₂-Gaswechsel vegetativ vermehrter Spargelsorten im Verlauf der Vegetationsperiode*. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Institut für Botanik, Fachhochschule Wiesbaden.

- Gieger, T. (2002). *Auswirkung von Trockenheit und Entlaubung auf den Wasserhaushalt von Stiel- und Traubeneiche*. Dissertation, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Georg-August-Universität zu Göttingen.
- Gollan, T., Passioura, J. & Schulze, E.-D. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. iii. in the sclerophyllous woody species nerium oleander. *Oecologia*, *65*, 356-362.
- Grassi, G. & Magnani, F. (2005). Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell & Environment*, *28*, 834.
- Gucci, R., Tognetti, R., Minnocci, A. & Vitagliano, C. (2002). Stomatal characteristics of two olive cultivars *Frantoio* and *Leccino*. *Acta Horticulturae*, *586*, 541-544.
- Guo, J., Jermyn, W. & Turnbull, M. (2002). Diurnal and seasonal photosynthesis in two asparagus cultivars with contrasting yield. *Crop Science*, *42*, 399-405.
- Güvenc, A. & Koyuncu, M. (2002). Studies on the anatomical structure of cladodes of *Asparagus* l. species (liliaceae) in turkey. *Israel Journal of Plant Sciences*, *50*, 51-65.
- Hacke, U., Stiller, V., Sperry, J., Pittermann, J. & McCulloh, K. (2001). Cavitation fatigue. embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology*, *125*, 779-786.
- Hall, A., Schulze, E.-D. & Lange, O. (1976). Ecological studies: Water and plant life. In O. Lange, L. Kappen & E.-D. Schulze (Hrsg.), (S. 169-188). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hargrave, K., Kolb, K., Ewers, F. & Davis, S. (1994). Conduit diameter and drought-induced embolism in *Saliva mellifera* greene (labiatae). *New Phytologist*, *126*, 695-705.
- Hartmann, H. (1981). The influence of irrigation on the development and yield of asparagus. *Acta Horticulturae*, *119*, 309-313.
- Hartmann, H. (1989). *Spargel: Grundlagen für den Anbau*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Hartmann, H. (1996). Bewässerung bei Spargel. *Gemüse*, *11*, 669-670.
- Hartung, W. (1996). Stress bei Pflanzen. In C. Brunold., A. Rüeeggger & R. Brändle (Hrsg.), (S. 119-131). UTB Verlag Paul Haupt, Bern, Stuttgart, Wien.
- Havranek, W. & Benecke, U. (1978). The influence of soil moisture on water potential, transpiration and photosynthesis of conifer seedlings. *Plant and Soil*, *49*, 91-103.
- Henzell, R., McCree, K., Bavel, C. van & Schertz, K. (1976). Sorghum variation in stomatal sensitivity to leaf water deficit. *Crop Science*, *16*, 660-662.
- Herppich, W. (2005). *Mündliche Mitteilung*.
- Hetherington, A. & Woodward, F. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, *424*, 901-908.
- Heyes, J. & Christopher, J. (2003). Magnetic resonance imaging of water movement through asparagus. *Funct. Plant Biol.*, *30*, 1089-1095.

- Höfler, K. (1920). Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 38, 288-298.
- Hills, M. (1986). Photosynthetic characteristics of mesophyll cells isolated from cladophylls of *asparagus officinalis* L. *Planta*, 169, 38-45.
- Hsiao, T. (1973). Plant response to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24, 519-570.
- Hsiao, T., Acevedo, E., Fereres, E. & Henderson, D. (1976). Water stress growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 273, 479-500.
- Hubbard, R., Ryan, M., Stiller, V. & Sperry, J. (2001). Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant, Cell and Environment*, 24, 113-121.
- Ieperen, W. V., Nijse, J., Keijzer, C. & Meeteren, U. V. (2001). Induction of air embolism in xylem conduits of pre-defined diameter. *J. Exp. Bot.*, 52, 981 - 991.
- IPPC. (2001). *Climate change 2001:the scientific basis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ishida, A., Toma, T. & Marjenah, T. (1999). Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. *Tree Physiol.*, 19, 467-473.
- Itier, B., Flura, D., Belabbes, K., Kosuth, P., Rana, G. & Figueiredo, L. (1992). Relations between relative evapotranspiration and predawn leaf water potential in soybeans grown in several locations. *Irrigation Science*, 13, 109-114.
- Jones, H. (1985). Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 8, 95-104.
- Jones, H. (1992). *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, 2. Edition.
- Jones, H. (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, 49, 387-398.
- Jones, H. (2004). *What is water use efficiency?* (Bd. 5). Blackwell.
- Jones, H. & Sutherland, R. (1991). Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*, 14, 607-612.
- Jones, J., Zur, B., Boote, K. & Hammond, L. (1982). Plant resistance to water flow in field soybeans. i. non-limiting soil moisture. *Agronomy Journal*, 74, 92-98.
- Kanthak, P. (1973). *Klima und Klimatisierung von Gewächshäusern*. Paul Parey Verlag, Berlin, Hamburg.
- Kicheva, M., Tsonev, T. & Popova, L. (1994). Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. *Photosynthetica*, 30, 107-116.
- Kocacinar, F. & Sage, R. F. (2003). Photosynthetic pathway alters xylem structure and hydraulic function in herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*, 26, 2015.
- Koch, M. (2007). Die kleine Marktstudie:Spargel. *Gemüse*, 40, 6-49.

- Kochler, M. (2001). *Analyse und Modellierung der Anpassungsreaktion von Blumenkohl (Brassica oleracea L. botrytis) an eine limitierte Wasserversorgung*. Dissertation, Fachgebiet Gartenbau der Universität Hannover.
- Koide, R. (1985). The effect of va mycorrhizal infection and phosphorous status on sunflower hydraulic and stomatal properties. *Journal of Experimental Botany*, 36, 1087-1098.
- Koide, R., Robichaux, R., Morse, S. & Smith, C. (1989). Plant physiological ecology, field methods and instrumentation. In R. Pearcy, J. Ehleringer, H. Mooney & P. Rundel (Hrsg.), (S. 161-183). Chapman and Hall, London, New York.
- Kolb, K. & Davis, S. (1994). Drought tolerance and xylem embolism in co-occurring species of coastal sage and chaparral. *Ecology*, 75, 648-659.
- Küppers, M. (1988). Water vapor and carbon dioxide exchange of affected by different enviromental conditions. *Acta Horticulturae*, 229, 85-112.
- Körner, C., Scheel, J. & Bauer, H. (1979). Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13, 45-82.
- Krug, H. (1996). Seasonal growth and development of asparagus (*Asparagus officinalis* L.) i: Temperature experiments in controlled enviroments. *Gartenbauwissenschaft*, 61, 18-25.
- Krug, H. (1998). Seasonal growth and development of asparagus (*Asparagus officinalis* L.) ii: Influence of drought on crown activity. *Gartenbauwissenschaften*, 63, 71-78.
- Kubiske, M., Abrams, M. & Mostoller, S. (1996). Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in relation to the drought and shade tolerance of tree species in open and understory environments. *Trees*, 11, 76-82.
- Lange, O., Lösch, R., Schulze, E.-D. & Kappen, L. (1971). Responses of stomata to changes in humidity. *Planta*, 100, 76-86.
- Larcher, W. (1994). *Ökophysiologie der Pflanzen*. Ulmer, Stuttgart, 6. Aufl.
- Larque-Saavedra, A. & Wain, R. (1974). Abscisic acid levels in relation to drought tolerance in varieties of zea mays l. *Nature*, 251(5477), 716-717.
- Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses ,vol.2*. Academic Press, New York, 2nd ed.
- Liao, J. X., Chang, J. & Wand, G. X. (2005). Stomatal density and gas exchange in six wheat cultivars. *Cereal Research Communications*, 33(4), 719-726.
- LoGullo, M., Nardini, A., Trifilo, P. & Salleo, S. (2003). Changes in leaf hydraulics and stomatal conductance following drought stress and irrigation in ceratonia siliqua (carob tree). *Physiologia Plantarum*, 117, 186-194.
- LoGullo, M., Salleo, S., Piaceri, E. & Russo, R. (1995). Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of quercus cerris. *Plant, Cell and Environment*, 18, 661-669.
- Lösch, R. (2003). *Wasserhaushalt der Pflanzen*. Quelle und Meyer, Wiebelsheim.

- Lösch, R. & Schenk, B. (1976). Humidity responses of stomata and the potassium content of guard cells. *J. Exp. Bot.*, *29*, 781-787.
- Lösch, R. & Schulze, E.-D. (1994). Ecophysiology of photosynthesis. In E.-D. Schulze & M. Caldwell (Hrsg.), (S. 185-204). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Ludlow, M. & Muchow, R. (1990). A critical evaluation of traits for improving crop yield in water-limited environments. *Advances in Agronomy*, *43*, 107-153.
- Machado, J.-L. & Tyree, M. (1994). Pattern of hydraulic architecture and water relations of two tropical canopy trees with contrasting leaf phenologies: *Ochroma pyramidale* and *Pseudobombax septenatum*. *Tree Physiology*, *14*, 219-240.
- Maherali, H., Moura, C., Moura, F., Caldeira, M., Willson, C. & Jackson, R. (2005). Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, *29*, 571.
- Martin, S. & Hartmann, H. (1990). The content and distribution of the carbohydrates in asparagus. *Acta Horticulturae*, *271*, 443-449.
- Mayer, N. & Paschold, P.-J. (2007). Trockenstress bei Spargel mit Dendrometern erfassen. *BHGL - Schriftreihe*, *25*, 98.
- McKersie, W. & Leshem, Y. (1994). *Stress and stress coping in cultivated plants*. Dordrecht (Kluv.).
- Meidner, H. & Mansfield, T. (1968). *Physiology of stomata*. McGraw-Hill, London.
- Meinzer, F., Goldstein, G., Jackson, P., Holbrook, N., Butierrez, M. & Cavelier, J. (1995). Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties. *Oecologia*, *101*, 514-522.
- Meinzer, F. & Grantz, D. (1990). Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: Stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant, Cell and Environment*, *13*, 383-388.
- Melkonian, J. & Wolfe, J. (1993). An evaluation of hydraulic vs. non-hydraulic root signals controlling shoot response to soil water deficits in cucumber. *Acta Horticulturae*, *335*, 173-182.
- Mencuccini, M. & Grace, J. (1996). Developmental patterns of above-ground hydraulic conductance in a scots pine (*pinus sylvestris* l.) age sequence. *Plant, Cell and Environment*, *19*, 939-948.
- Meusel, H., Jäger, E., Rauschert, S. & Weinert, E. (1965). *Vergleichende Chronologie der zentraleuropäischen Flora*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Milburn, J. & McLaughlan, M. (1974). Studies of cavitation in isolated vascular bundles and whole leaves of plantago major l. *New Phytologist*, *73*, 861-871.
- Moriana, A., Villalobos, F. & Fereres, E. (2002). Stomatal and photosynthetic responses of olive (*olea europaea* l.) leaves to water deficits. *Plant, Cell and Environment*, *25*, 395-405.

- Nijse, J., Heijden Van der, G., Ierperen Van, W., Keijzer, C. & Meeteren Van, U. (2001). Xylem hydraulic conductivity related to conduit dimensions along chrysanthemum stems. *Journal of Experimental Botany*, 52, 319-327.
- Oertli, J. (1971). The stability of water under tension in the xylem. *Z. Pflanzenphysiol.*, 65, 195-209.
- Olyslaegers, G., Nijs, I., Roebben, J., Kockelbergh, F., Vanassche, F., Laker, M., Verbelen, J.-P., Samson, R., Lemeur, R. & Impens, I. (2002). Morphological and physiological indicators of tolerance to atmospheric stress in two sensitive and two tolerant tea clones in south africa. *Experimental Agriculture*, 38, 397-410.
- Oren, R., Sperry, G., Katul, G., Pataki, D., Ewers, B., Phillips, N. & Schäfer, K. (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, 22, 1515-1526.
- Pammenter, N. & Willigen, C. Van der. (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 18, 589-593.
- Paschold, J. (2006). Mehr zur Bewässerung nach der Spargelernte. *Gemüse*, 8, 27-29.
- Paschold, P.-J. (2004). *Mündliche Mitteilung*.
- Paschold, P.-J. (2006). Wasser-Optimum bewirkt höhere Produktivität bei Spargel - Bewässerung nach Abschluss der Ernte. *Gemüse*, 42, 23.
- Paschold, P.-J., Artelt, B. & Herman, G. (2002). Kohlenhydratgehalte von Spargel als Basis für Betriebsentscheidungen. *Gemüse*, 12, 30-32.
- Paschold, P.-J., Hermann, G. & Artelt, B. (2002). Zur Eignung neuer Spargel-Sorten. *Gemüse*, 38, 36-39.
- Paschold, P.-J., Hermann, G. & Artelt, B. (2004a). Höchste Erträge mit 'Gijnlim' und 'Ravel' im 4. Erntejahr unter schwarz/weißer Taschenfolie. *Versuche im deutschen Gartenbau - Gemüsebau 2004*.
- Paschold, P.-J., Hermann, G. & Artelt, B. (2004b). Höchste Erträge ohne Folienabdeckung im 4. Erntejahr mit 'Ramada' und 'Ravel'. *Versuche im dt. Gartenbau-Gemüsebau*.
- Paschold, P.-J., Hermann, G. & Artelt, B. (2005). *Sortenvergleich Spargel*. (Spargel- und Erdbeerbörse Karlsruhe 2005, Posterbeitrag)
- Paschold, P.-J. & Mayer, N. (2005). Spargelentwicklung bei differenziertem Bewässerungsabschluss. *BHGL-Schriftenreihe*, 24, 46.
- Paschold, P.-J. & Mayer, N. (2006). Wasserangebot von Spargel im Lysimeter. *BHGL - Schriftenreihe*, 24, 15.
- Passioura, J. (1996). Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation*, 20, 79-83.
- Pickard, W. (1981). The ascent of sap in plants. *Prog. Biophys. Molec. Biol.*, 37, 181-229.
- Pollock, C. (1986). Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. *New Phytologist*, 104, 1-24.

- Pressman, E., Schaffer, A., D., C. & Zamski, E. (1989). The effect of low temperature and drought on the carbohydrate content of asparagus. *Journal of Plant Physiology*, 134, 209-213.
- Quick, W., Chaves, R., Wendler, M., David, M. & Rodrigues, J. (1992). The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell and Environment*, 15, 23-35.
- R. (2006). *A language and environment for statistical computing*. R Development Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, P. & Hinckley, T. (1989). Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily diffusive conductance in two oak species. *Functional Ecology*, 3, 719-726.
- Richter, H. (1978). A diagram for the description of water relations in plant cells and organs. *Journal of Experimental Botany*, 29, 1197-1203.
- Richter, H. (1997). Water relations of plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters. *J. Exp. Bot.*, 48(1), 1-7.
- Sack, L., Cowan, P. D., Jaikumar, N. & Holbrook, N. M. (2003). The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant Cell And Environment*, 26(8), 1343-1356.
- Saliendra, N., Sperry, J. & Comstock, J. (1995). Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta*, 19, 357-366.
- Sawada, E., Yakuwa, T. & Imakawa, S. (1962). On the assimilation of asparagus ferns. *XVI International Horticultural Congress*, 2, 479-483.
- Schaller, J. (2005). *Unveröffentlichte Daten*.
- Scheffer, F. & Schachtschabel, P. (1984). *Lehrbuch der Bodenkunde*. Enke, Stuttgart, 11. Auflage.
- Schmalfluss, K. (1966). *Pflanzenernährung und Bodenkunde*. Hirzel, Leipzig, 10. Auflage.
- Schmid, E. (unveröffentlicht). *Ultraschall-Emissionen als Wasserstress-Signale an gärtnerischen Kulturenpflanzen*. Dissertation, Justus-Liebig-Universität Gießen, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung.
- Scholander, P., Hammel, H., Bradstreet, E. & Hemmingsen, E. (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148, 339-346.
- Schultz, H. (1996). Water relations and photosynthetic responses of two grapevine cultivars of different geographical origin during water stress. *Acta Horticulturae*, 27, 251-266.
- Schultz, H. (2003). Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* l. cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment*, 26, 1393-1405.
- Schulze, E. (1986). Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 37, 247-274.

- Schulze, E. & Küppers, M. (1979). Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal responses to humidity in *Corylus avellana* l. *Planta*, *146*, 319-326.
- Schulze, E.-D. & Hall, A. (1982). Encyclopedia of plant physiology vol. 12b - physiological plant ecology ii. In O. Lange, P. Nobel, C. Osmond & H. Ziegler (Hrsg.), (S. 181-230). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Schulze, E.-D., Lange, O., Evenari, M., Kappen, L. & Buschborn, U. (1972). The role of air humidity and leaf temperature in plants growing in a desert. *Planta*, *108*, 259-270.
- Slatyer, R. & Taylor, S. (1960). Terminology in plant-soil-water relations. *Nature*, *187*, 922-924.
- Spence, R., Wu, H., Sharpe, P. & Clark, K. (1986). Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells. *Plant, Cell and Environment*, *9*, 197-202.
- Sperry, J. (1986). Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. *Plant Physiology*, *80*, 110-116.
- Sperry, J. (1993). Winter xylem embolism and spring recovery in *Betula cordifolia*, *Fagus grandifolia*, *Abies balsamea* and *Picea rubens*. in Borghetti et al., eds. *Water Transport in Plants under Climatic Stress*, Cambridge University Press, 86-98.
- Sperry, J. (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, *104*, 13-23.
- Sperry, J. (2003). Evolution of water transport and xylem structure. *Int. J. Plant Sci*, *164*, 115-127.
- Sperry, J., Adler, F., Campell, G. & Comstock, J. (1998). Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: Results from a model. *Plant, Cell and Environment*, *21*, 347-359.
- Sperry, J., Adler, F. & Eastlack, S. (1993). The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation. *J. Exp. Bot.*, *44*, 1075-1082.
- Sperry, J., Donnelly, J. & Tyree, M. (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, *11*, 35-40.
- Sperry, J., Hacke, U. & Wheeler, J. (2005). Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant, Cell & Environment*, *28*, 456.
- Sperry, J. & Pockman, W. (1993). Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment*, *17*, 1233-1241.
- Sperry, J. & Tyree, M. (1990). Water stress induced xylem cavitation in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment*, *88*, 581-587.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. & Schimper, A. (1991). *Lehrbuch der Botanik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- Stützel, H. & Aufhammer, W. (1991). Dry matter partitioning in a determinate and in an indeterminate cultivar of *Vicia faba* under contrasting plant distribution and population densities. *Annals of Botany*, *67*, 487-495.

- Stützel, H., Charles-Edwards, D. & Beech, D. (1988). A model of partitioning of new above-ground dry matter. *Annals of Botany*, 61, 481-487.
- Tardieu, F., Lafarge, T. & Simonneau, T. (1996). Stomatal control by fed or endogenous xylem aba in sunflower. *Plant, Cell and Environment*, 19, 75-84.
- Tardieu, F. & Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49, 419-432.
- Tsuda & Tyree, M. (2000). Plant hydraulic conductance measured by the high pressure flow meter in crop plants. *Journal of Experimental Botany*.
- Turner, N., Schulze, E. & Gollan, T. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. *Oecologia*, 65, 348-355.
- Turner, N., Schulze, E. & Gollan, T. (1988). Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science*, 9, 289-308.
- Tyree, M. (1999). Handbook of functional plant ecology. In F. I. Pugnaire & F. Valladares (Hrsg.), (S. 222-260). Marcel Dekker, New York, Basel.
- Tyree, M. & Jarvis, P. (1982). Encyclopedia of plant physiology, new series. In O. Lange, P. Nobel, C. Osmond & H. Ziegler (Hrsg.), (Bd. 12B, S. 35-77). Springer, Berlin.
- Tyree, M. & Richter, H. (1981). Alternative methods of analysing water potential isotherms: Some cautions and clarifications. *Journal of Experimental Botany*, 32, 643-653.
- Tyree, M. & Sperry, J. (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*, 88, 574-580.
- Tyree, M. & Sperry, J. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu. Rev. Plant Phys. Mol. Bio.*, 40, 19-38.
- Tyree, M. & Yianoulis, P. (1980). The site of water evaporation from sub-stomatal cavities, liquid path resistances and hydroactive stomatal closure. *Ann. Bot.*, 46, 175-193.
- Tyree, M. T., Patino, S., Bennink, J. & Alexander, J. (1995). Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. *Journal of Experimental Botany*, 46, 83-94.
- Utsumi, Y., Sano, Y., Fujikawa, S., Funada, R. & Ohtani, J. (1999). The progression of cavitation in earlywood vessels of *fraxinus mandshurica* var *japonica* during freezing and thawing. *Plant Physiology*, 121, 897-904.
- Van Ieperen, W., Van Meeteren, U. & Van Gelder, H. (2000). Fluid ionic composition influences hydraulic conductance of xylem conduits. *Journal of Experimental Botany*, 51, 769-776.
- Vincent, J. & Jeronimidis, G. (1991). Biomechanics and evolution. In J. Rayner & R. J. Wootten (Hrsg.), (S. 21-36). Cambridge University Press, Cambridge.
- Vogt, U. (1998). *Strukturell-funktionelle Koordination von Wasserleitung und Transpiration als Grundlage des hydroökologischen Konstitutionstyps bei Kräutern, Stauden und Sträuchern*. Dissertation, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.

- Vogt, U. K. (2001). Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* l. and *Sambucus nigra* l. *Journal of Experimental Botany*, 52, 1527-1536.
- Walter, H. (1979). *Vegetations- und Klimazonen*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Webb, D. (2007, 22.05.2007). *Vegetative features of vascular plants*. <http://www.botany.hawaii.edu/faculty/webb/Bot201/CellTissOrgan.htm>.
- Wilcox-Lee, D. (1987). Soil matrix potential, plant water relations, and growth in asparagus. *HortScience*, 22 (1), 22-24.
- Willert, D. von, Matyssek, R. & Herppich, W. (1995). *Experimentelle Pflanzenphysiologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Willmer, C. & Fricker, M. (1983). *Stomata*. Chapman & Hall, London, 2. ed.
- Wilson, D., Sinton, S. & Fraser-Kevern, H. (1996). Irrigation responses of established asparagus. *Acta Horticulturae*, 415, 333-341.
- Wilson, J. (1988). A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. *Annals of Botany*, 61, 433-449.
- Ziegler, J. (2002). *Bleichspargelanbau*. Staatliche Lehr- und Forschungsanstalt für Landwirtschaft, Weinbau und Gartenbau, Neustadt a. d. Weinstraße.
- Zimmermann, M. (1973). The monocotyledons: Their evolution and comparative biology. *The Quarterly Review of Biology*, 48, 314-321.
- Zimmermann, M. (1978). Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Can. J. Bot.*, 56, 2286-2295.
- Zimmermann, M. (1983). *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Zimmermann, M. & Jeje, A. (1981). Vessel-length distribution in stems of some american woody plants. *Can. J. Bot.*, 59, 1882-1992.

A Anhang

A.1 Regressionsanalysen morphologischer Triebeigenschaften

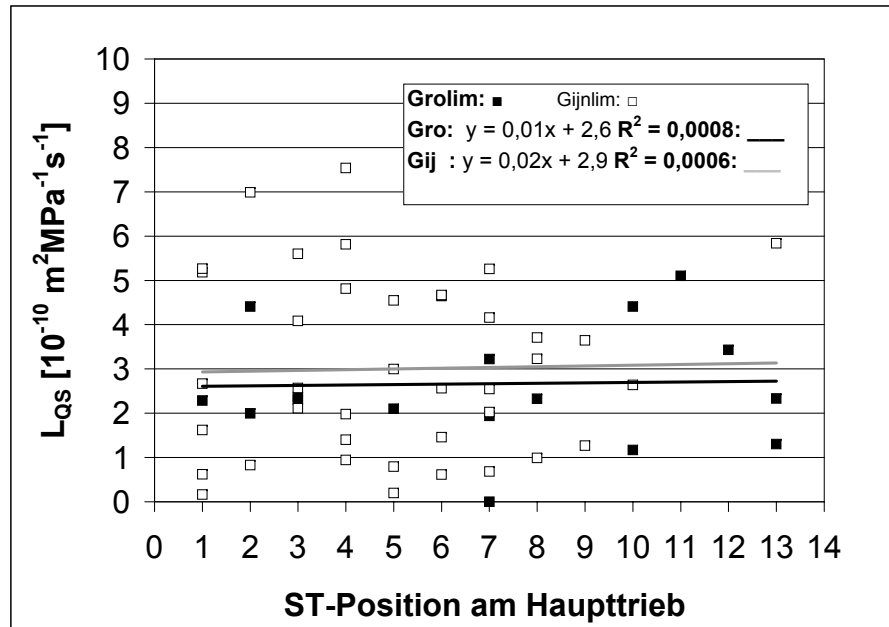


Abbildung A.1: Einfluss der Seitentrieb-Position (ST; n=13) je Pflanze am Haupttrieb (n=5) auf die spezifische hydraulische Leitfähigkeit (L_{qs}) (n=65) von Gefäßpflanzen der Sorten Grolim und Gijnlim

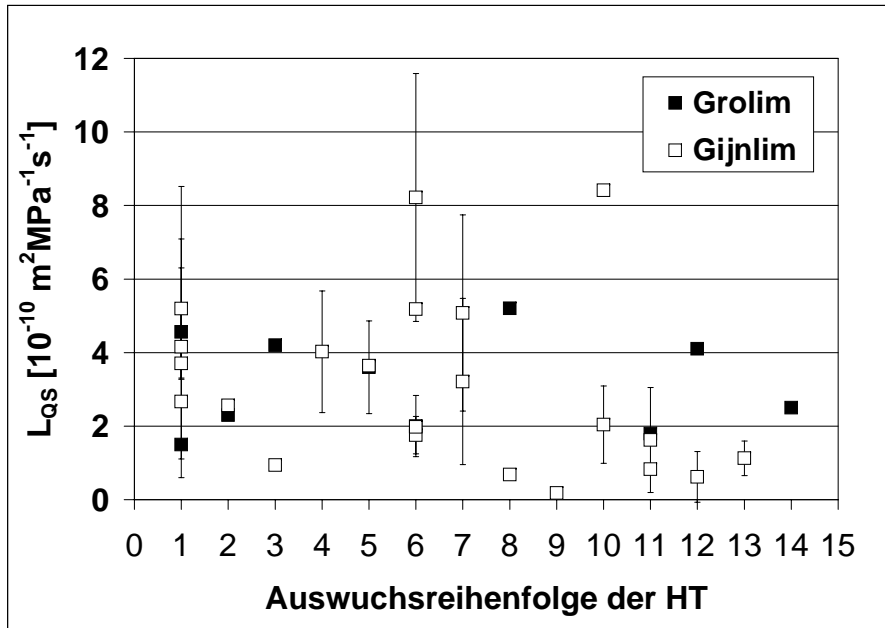


Abbildung A.2: L_{QS} (n=65) in Abhängigkeit von Haupttrieb-Aufwuchsreihenfolge (HT) von Gefäßpflanzen 2005; Fehlerbalken stellen die Standardabweichung dar; Werte ohne Fehlerbalken präsentieren Einzelmessungen

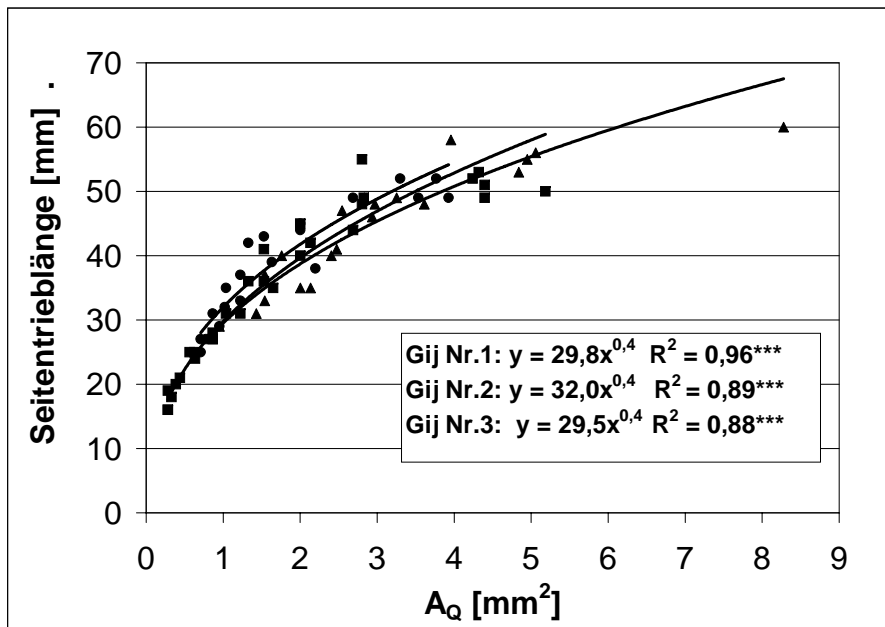


Abbildung A.3: Beziehung zwischen der Länge und Querschnittsfläche aller Seitentriebe eines Haupttriebes von 'Gijnlim' (n=3). Gij Nr.1 repräsentiert durch Quadrate, Gij Nr.2 durch Kreise, Gij Nr.3 durch Dreiecke

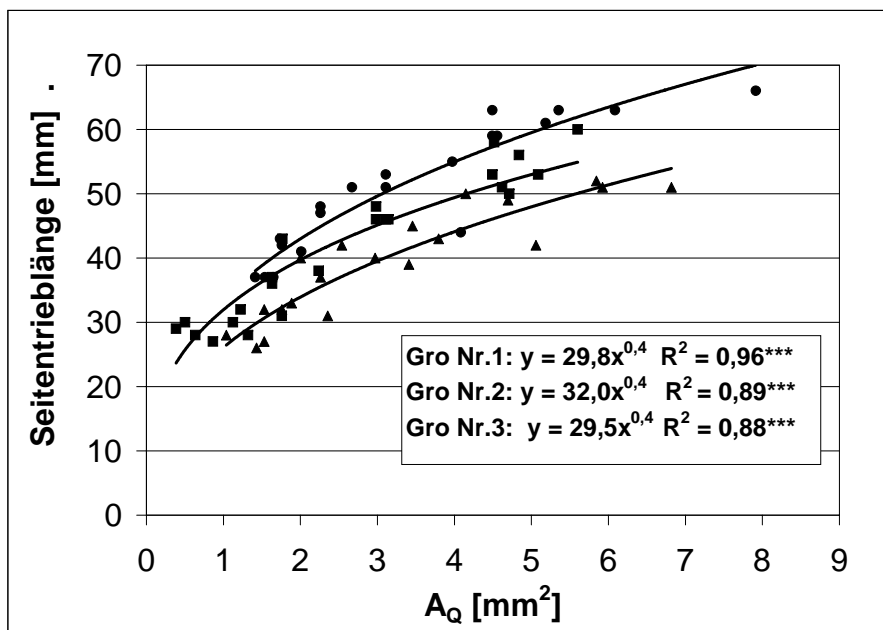


Abbildung A.4: Beziehung zwischen der Länge und Querschnittsfläche aller Seitentriebe eines Haupttriebes von 'Grolim'(n=3). Gro Nr.1 repräsentiert durch Quadrate, Gro Nr.2 durch Kreise, Gro Nr.3 durch Dreiecke

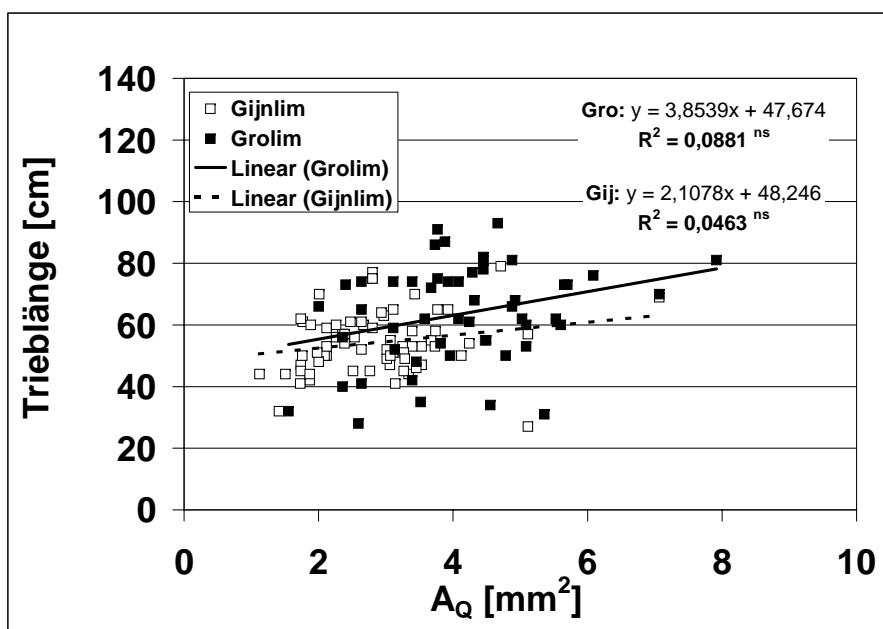


Abbildung A.5: Beziehung zwischen der Länge und Querschnittsfläche von Seitentrieben verschiedener Pflanzen und Haupttriebe von 'Grolim'(n=68) und 'Gijnlim'(n=68)

A.2 Sättigungs-Wassergehalt in PV-Kurven

Tabelle A.1: absoluter Wassergehalt [g] von vier Trieben je drei Pflanzen pro Sorte bei Wassersättigung während der PV-Analysen 2006

Sorte	Frühjahr	Sommer	$P \leq 0,5$
Gijnlim	0,35 g	0,50 g	*
Grolim	0,28 g	0,41 g	*

A.3 Wasserfiltrationsraten bei verschiedenen Drücken

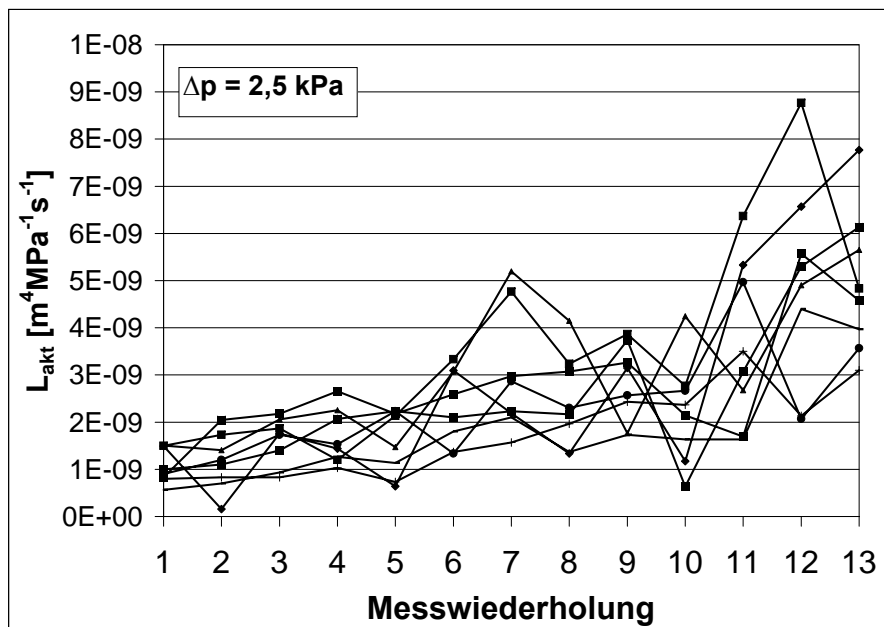


Abbildung A.6: aktuelle Leitfähigkeit (L_{akt}) von Spargeltrieben ($n=8$, $r=13$) gemessen bei einer Druckdifferenz (Δp) von 2,5 kPa

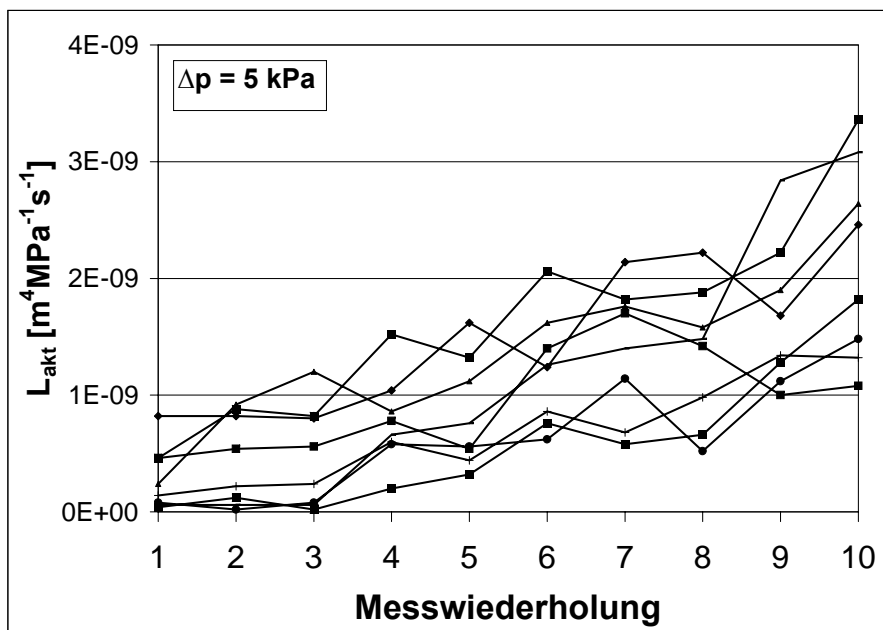


Abbildung A.7: aktuelle Leitfähigkeit (L_{akt}) von Spargeltrieben ($n=8, r=10$) gemessen bei einer Druckdifferenz (Δp) von 5 kPa

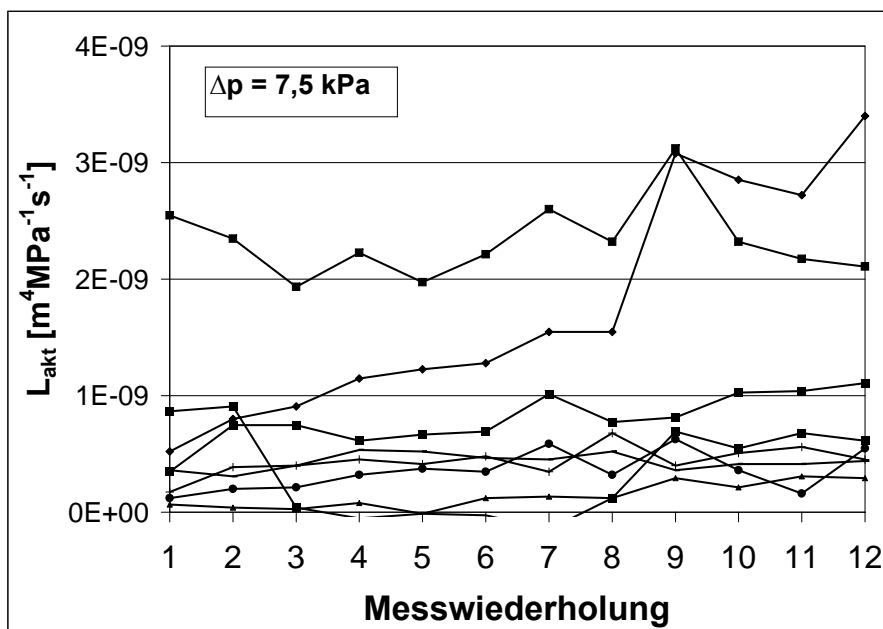


Abbildung A.8: aktuelle Leitfähigkeit (L_{akt}) von Spargeltrieben ($n=8, r=12$) gemessen bei einer Druckdifferenz (Δp) von 7,5 kPa und einer 10 mM KCl-Infusionslösung

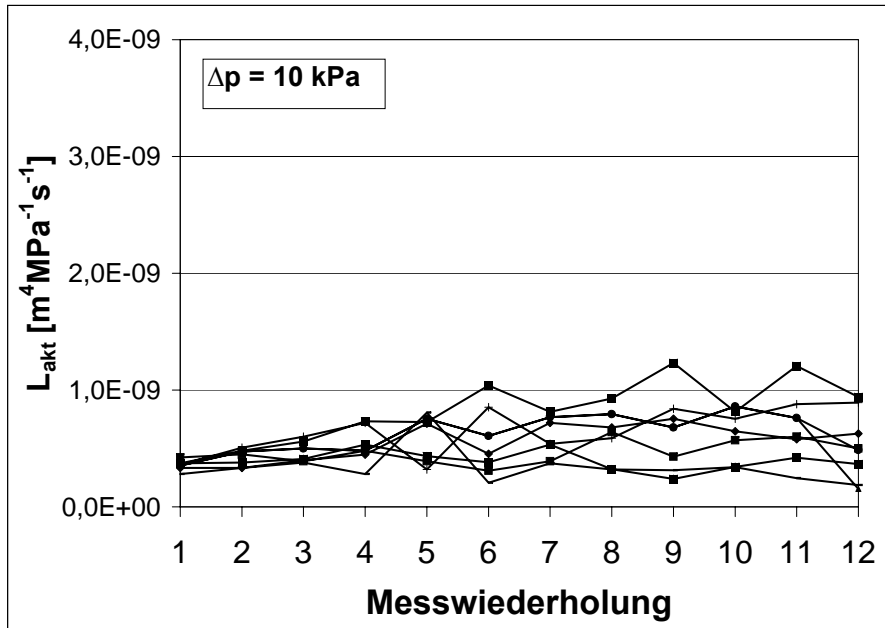


Abbildung A.9: aktuelle Leitfähigkeit (L_{akt}) von Spargeltrieben ($n=8$, $r=12$) gemessen bei einer Druckdifferenz (Δp) von 10 kPa und einer 10 mM KCl-Infusionslösung

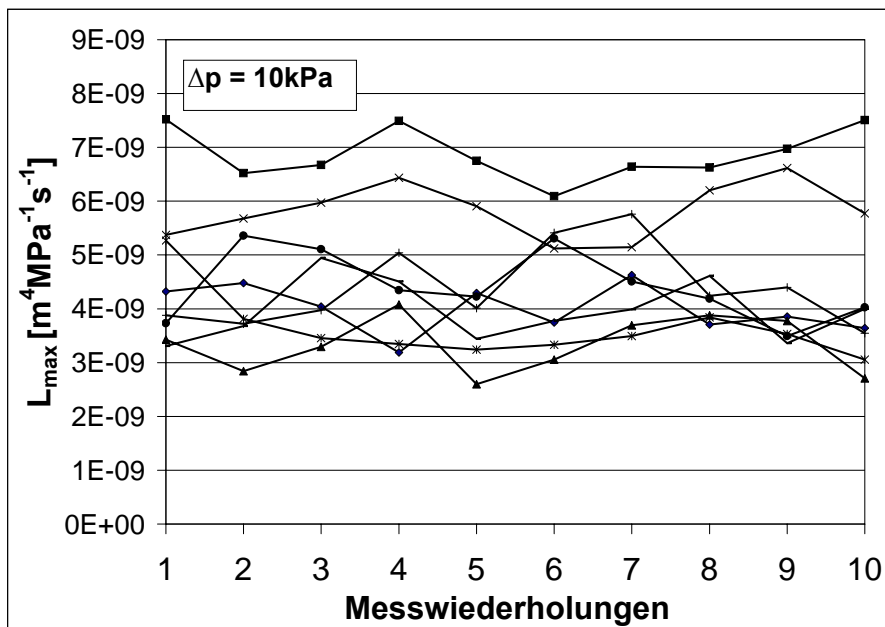


Abbildung A.10: maximale Leitfähigkeit (L_{max}) von Spargeltrieben ($n=8$, $r=10$) gemessen bei einer Druckdifferenz (Δp) von 10kPa und einer 10 mM KCl-Infusionslösung, nach Herausspülen von Gasblockaden

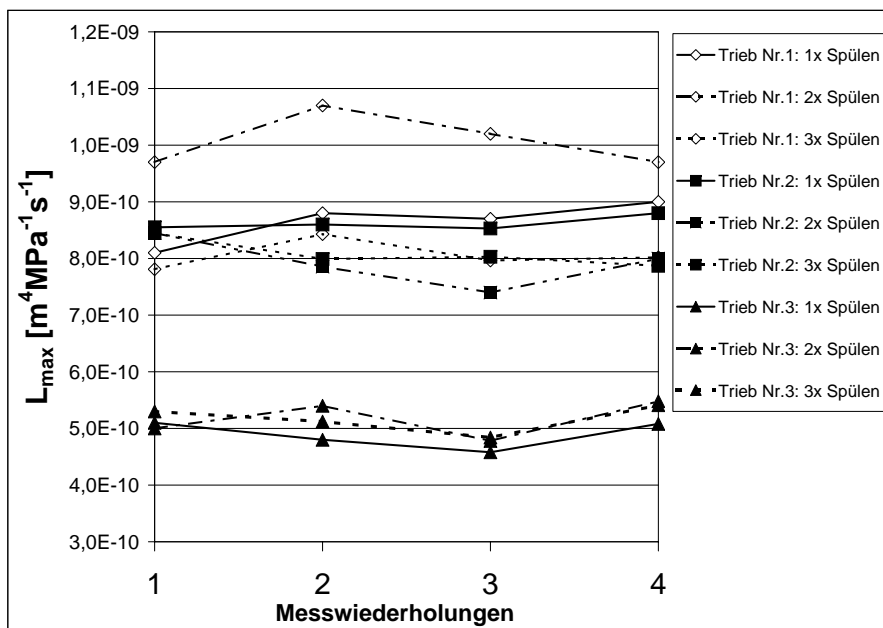


Abbildung A.11: maximale Leitfähigkeit (L_{max}) von Spargeltrieben ($n=3$, $r=4$), gemessen nach dreifacher Wiederholung des Herausspülens von Gasblockaden mit $\Delta p=70$ kPa

A.4 Seitentriebmerkmale für die L_h -Messung

Tabelle A.2: Triebvermessungen von einjährigen 'Gijnlim'- und 'Grolim'-Pflanzen 2005 und 2006

Parameter	Jahr	'Gijnlim'	'Grolim'	$P \leq 0,05$
Mittlere Trieblänge [cm]	2005	52,8 ± 11,7	55,5 ± 15,1	ns
Maximale Trieblänge [cm]	2005	79	82	
Mittlere Triebquerschnittsfläche [mm ²]	2005	2,5 ± 0,7	4,3 ± 1,2	***
	2006	3,1 ± 0,7	3,7 ± 0,7	***
	2005 + 2006	3,4 ± 1,1	4,0 ± 1,3	***
Mittlere Xylemlänge [cm]	2005	12,9 ± 6,1	12,7 ± 6,2	ns
Maximale Xylemlänge [cm]	2005	25,7	28,2	
Minimale Xylemlänge [cm]	2005	3,8	3,0	

A.5 Korrelationsanalysen mit Einflussgrößen der stomatären Leitfähigkeit

Tabelle A.3: *Pearson*'sche Korrelationskoeffizient für den Zeitpunkt in der Vegetationsperioden (KW), die Trocknungsdauer (Tag) und Gaswechselfparameter g_{H_2O} , J_{H_2O} , J_{CO_2} von 'Gijlim'-Kurztrieben (n=246)

	KW	Tag	g_{H_2O}	J_{CO_2}	J_{H_2O}	TM	VPD
KW	1,00	0,93	-0,15	-0,27	-0,39	0,19	-0,53
Tag	0,93	1,00	-0,06	-0,20	-0,34	0,09	-0,57
g_{H_2O}	-0,15***	-0,06 ns	1,00	0,92	0,80	-0,20***	-0,22
J_{CO_2}	-0,27***	-0,20***	0,92	1,00	0,81	-0,22***	-0,12
J_{H_2O}	-0,39***	-0,34***	0,80	0,81	1,00	-0,20***	0,26
TM	0,19	0,09	-0,20	-0,22	-0,20	1,00	-0,03
VPD	-0,53***	-0,57***	-0,22	-0,12	0,26	-0,03	1,00

Tabelle A.4: *Pearson*'sche Korrelationskoeffizient für den Zeitpunkt in der Vegetationsperioden (KW), die Trocknungsdauer (Tag) und Gaswechselfparameter g_{H_2O} , J_{H_2O} , J_{CO_2} von 'Grolim'-Kurztrieben (n=175)

	KW	Tag	g_{H_2O}	J_{CO_2}	J_{H_2O}	TM	VPD
KW	1,00	0,93	-0,19	-0,25	-0,44	0,11	-0,47
Tag	0,93	1,00	-0,28	-0,34	-0,5	0,18	-0,50
g_{H_2O}	-0,19***	-0,28***	1,00	0,96	0,84	-0,29***	-0,14
J_{CO_2}	-0,88***	-0,34***	0,96	1,00	0,25	-0,31***	-0,01
J_{H_2O}	-0,44***	-0,51***	0,84	0,88	1,00	-0,28***	0,29
TM	0,11	0,18	-0,29	-0,31	-0,28	1,00	-0,18
VPD	-0,47***	-0,50***	-0,14	-0,05	0,29	-0,18	1,00

Tabelle A.5: Korrelation (*Pearson'sche* Korrelationskoeffizient r) zwischen stomatärer Blattleitfähigkeit und Wasserdampfdruckdefizit (VPD), und der Bodenfeuchte vor Sonnenaufgang (Ψ_{Boden}) für Spargel-Kurztriebe ($n=422$)

Messbedingungen			Korrelationskoeffizient (r)	
Datum	Tage nach Bewässerungsstopp	VPD-Bereich ± 2.5 [Pa \cdot Pa $^{-1}$]	r für $g_{\text{H}_2\text{O}}$ u. VPD	r für $g_{\text{H}_2\text{O}}$ u. Ψ_{Boden} vor Sonnenaufgang
19.06.	1	25	0,14	0,6
20.06.	2	15	0,73	0,72
21.06.	3	20	NA	NA
22.06.	1	30	0,29	0,56
23.06.	2	25	0,66	0,78
31.07.	3	20	0,71	0,63
01.08.	1	35	0,23	0,54
02.08.	2	35	0,08	0,41
03.08.	3	35	0,66	0,54
04.08.	4	35	0,84	0,87
07.08.	1	35	0,58	0,15
08.08.	2	17	0,75	0,44
09.08.	3	15	0,7	0,75
10.08.	4	15	0,68	0,82
11.08.	1	10	0,56	0,2
18.09.	2	20	0,29	0,06
19.09.	3	10	0,22	0,17
20.09.	4	20	0,42	0,69
21.09.	5	25	0,00	0,78
22.09.	6	15	0,22	0,76
23.09.	7	20	0,22	0,63
25.09.	1	20	0,15	0,69
Tabelle wird fortgesetzt				

Messbedingungen			Korrelationskoeffizient (r)	
Datum	Tage nach Bewässer- ungsstopp	VPD-Bereich ± 2.5 [Pa kPa ⁻¹]	r für g_{H_2O} u. VPD	r für g_{H_2O} u. Ψ_{Boden} vor Sonnenaufgang
27.09.	3	20	0,04	0,9
28.09.	4	10	0,19	0,94

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. P.-J. Paschold für die interessante Aufgabenstellung sowie für die Überlassung des Arbeitsplatzes, für das Vertrauen in mich und in meine Herangehensweise in dieser Arbeit. Herrn Prof. Dr. B. Honermeier möchte ich sehr für die Betreuung meiner Promotion danken. Der Forschungsanstalt Geisenheim bin ich für die finanzielle Unterstützung der Promotion verbunden. Den Mitarbeitern der Forschungsanstalt und insbesondere dem Fachgebiet für Gemüsebau möchte ich mich für die Hilfe und die freundliche Zusammenarbeit bedanken.

Weiterhin möchte ich mich bei allen bedanken, die das Zustandekommen dieser Arbeit mit ermöglicht haben. Herrn Prof. Dr. W. Herppich danke ich für seine große Geduld und Interesse für meine Fragen und die enge Kooperation. Seinen großen Bemühungen vermittelten mir das Verständnis für messbare physiologische Prozesse des pflanzlichen Wasserhaushaltes. Herrn Prof. Dr. H.-R. Schultz danke ich für die Diskussionen über meine hydraulischen Leitfähigkeitsmessungen. Herrn Prof. Dr. M. Schröder danke ich für die Unterstützung in den mikroskopischen Untersuchungen. Für die statistische Hilfestellung bin ich Herrn Prof. Dr. D. Reyman dankbar.

Besonderer Dank gilt Herrn Sebastian Weinheimer, meinem Doktoranden- und Zimmerkollegen. Er stand mir stets uneingeschränkt mit Rat und Tat zu Seite. Seine fachliche Kompetenz in Sachen Spargel, seine Hilfsbereitschaft und nicht zuletzt seine Freundlichkeit haben mir das Arbeiten zur Freude gemacht. Herrn Norbert Mayer danke ich für die sehr gute Zusammenarbeit. Neben seiner beispiellosen Hilfestellung bei der EDV und im Versuchswesen zeigte er sich unermüdlich für die zahlreichen Diskussionen. Herrn Oliver Schmid danke ich herzlich für die zeitintensive Einweisung in die Messinstrumente und die vielen netten Stunden im Gespräch über Trockenstress. Herrn Axel Zinkernagel verdanke ich vor allem statistische und software-bezogene Klarheit. Bei Susanne Mahler und Leo Leitner bedanke ich mich sehr für ihre Rechtschreibprüfung.

Meinen Eltern danke ich für ihre Motivierung sowie ihre liebenswürdige und tatkräftige Unterstützung besonders in der letzten Phase des Schreibens. Sie bestärkten mich durch Ihr Vertrauen in meinem Promotionsvorhaben.

Lebenslauf

Jana Schaller

Adresse: Auf der Heide 3
65366 Geisenheim

E-Mail: J.Schaller@fa-gm.de

Geboren am: 17. Dezember 1977

Ort: Freising

Familienstand: Ledig

Nationalität: Deutsch

Schule & Studium

1988 – 1997 Josef-Hofmiller Gymnasium in Freising, Abschluss: Abitur

1997 – 2003 Studium der Gartenbauwissenschaften an der
Technischen Universität München - Weihenstephan

Abschluss: Diplom-Agraringenieurin Univ., Prädikat „sehr gut“ (1,4)

Berufspraxis

09/04 – 12/07 Wissenschaftliche Mitarbeiterin im Fachgebiet für Gemüsebau, Vorbereitung auf die Promotion. Mitarbeit am interdisziplinären Projekt „Wasserstress“ der Forschungsanstalt Geisenheim

11/03 – 08/04 Mitarbeit am DBU-Projekt „Pflanzgutbeizung gegen Krautfäule“ am Lehrstuhl für Phytopathologie, TUM

09/00 – 11/03 Studentische Hilfskraft am Lehrstuhl für Pflanzenernährung und am Lehrstuhl für Phytopathologie, TUM

Geisenheim, den 11. Februar 2008

„Ich erkläre: Ich habe die vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe. Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht. Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der „Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis“ niedergelegt sind, eingehalten.“