

## Untersuchungen zum Gaswechsel der Rebe

### I. Einfluß von Temperatur, Blattalter und Tageszeit auf Nettophotosynthese und Transpiration

von

G. ALLEWELDT, R. EIBACH und E. RÜHL

#### Investigations on gas exchange in grapevine

#### I. Influence of temperature, leaf age and daytime on net photosynthesis and transpiration

**S u m m a r y .** — The influence of temperature, leaf age and daytime on the rates of net photosynthesis and transpiration was measured under constant environmental conditions in greenhouse-grown plants of different varieties.

1. The temperature optimum of net photosynthesis was at 25 °C whereas transpiration increased nearly linear from 10 °C to 30 °C.
2. The highest rates of net photosynthesis possessed just fully grown leaves; older leaves showed a minor, younger leaves a more pronounced reduction. The pattern of transpiration rates was nearly the same, but not that distinct.
3. Plants grown under drought conditions reduced their rates of net photosynthesis and transpiration during daytime very strongly (by 2/3 of the rates early in the morning), whereas in watered plants this influence could not be observed.

#### Einleitung

Die photosynthetische Leistung einer Pflanze ist für ihr Wachstum und ihren Ertrag von entscheidender Bedeutung. Sie wird aber durch vielerlei Faktoren, wie z. B. von der Temperatur, der Luftfeuchtigkeit und der Wasserversorgung, beeinflusst. Um nun den Einfluß der Wasserversorgung auf Gaswechsel und Stoffproduktion verschiedener Rebsorten vergleichend festzustellen, mußte in Vorversuchen geklärt werden, an welchen Blättern und unter welchen Umweltbedingungen — Temperatur, Tageszeit — das sortentypische Verhalten am besten erkannt werden kann. Zwar liegen in der Literatur bereits Daten über das Temperaturoptimum der NPR von Reben vor (BOSIAN 1964, KRIEDEMANN 1968, KRIEDEMANN und SMART 1971, BERAN 1977, STOEVE und SLAVCHEVA 1979), auch über den Einfluß des Blattalters auf die NPR (KRIEDEMANN 1968, KRIEDEMANN *et al.* 1970) sowie über den Tagesgang der NPR (BOSIAN 1960, 1964, KRIEDEMANN und SMART 1971, LANGE und MEYER 1979), nicht aber über die gleichzeitige Messung von NPR und Transpiration unter reproduzierbaren Bedingungen. Die vorliegenden Untersuchungen sollten diese Wissenslücke abdecken.

#### Material und Methoden

Die Messung des Temperatureinflusses auf die Nettophotosyntheserate (NPR) und die Transpirationsrate (TR) erfolgte an 1jährigen Zweiaugenstecklingen der Rebsorte Müller-Thurgau; der Einfluß des Blattalters auf NPR und TR wurde zum einen an 4 bzw. 8 Wochen alten Blättern der Rebsorte Pollux (B-6-18), zum anderen aber auch an

Blättern unterschiedlicher Insertionshöhe bei 1jährigen Trollinger- und Kober 5BB-Reben quantifiziert. Die Bedeutung der Tageszeit wurde an vegetativen Pflanzen der Sorte Pollux untersucht. Die Pflanzen wurden alle im Gewächshaus in Gefäßen kultiviert und waren — wenn nicht anders vermerkt — ausreichend mit Wasser (80 % der Wasserkapazität) und Nährstoffen versorgt.

Während der Messung standen die Reben unter kontrollierten Licht- (30 klx), Temperatur- (25 °C bzw. 10, 20, 25, 30, 40 °C) und Luftfeuchtebedingungen (50 % relative Luftfeuchte) in einem Pflanzenaufwuchsschrank der Firma Weiss (vgl. HOFÄCKER 1976). Die Messung von Photosynthese und Transpiration erfolgte mit einem CO<sub>2</sub>- und einem Wasserdampf-URAS der Firma Hartmann & Braun (vgl. SAUTTER 1971) unter Verwendung von halboffenen Küvetten (vgl. KRIEDEMANN und SMART 1971).

### Ergebnisse

#### 1. Einfluß der Lufttemperatur auf Nettophotosynthese und Transpiration

Die Lufttemperatur beeinflusste sowohl die Nettophotosynthese als auch die Transpiration recht deutlich, allerdings in völlig verschiedener Weise (Abb. 1). So nahm die NPR mit steigender Temperatur von 10 °C bis 25 °C von 15,7 auf 17,4 CO<sub>2</sub>/dm<sup>2</sup> · h zu, nahm dann aber mit weiter steigender Temperatur ab und erreichte bei 40 °C nur noch 7,2 mg CO<sub>2</sub>/dm<sup>2</sup> · h. Die Transpiration dagegen verhielt sich völlig anders: sie stieg mit zunehmender Lufttemperatur von 10 °C bis 30 °C von 0,32 auf 1,65 g H<sub>2</sub>O/dm<sup>2</sup> · h

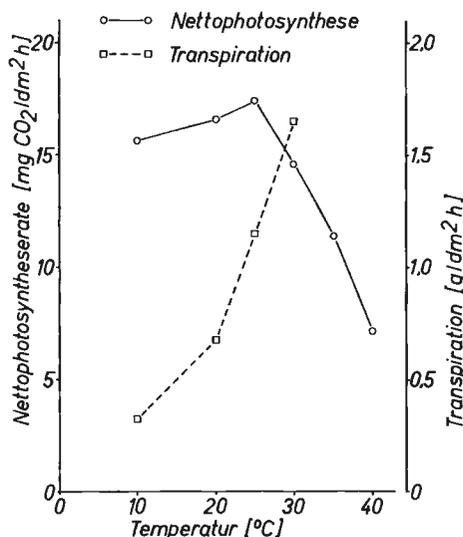


Abb. 1: Einfluß der Temperatur auf Photosynthese und Transpiration bei der Rebsorte Müller-Thurgau (30 klx, 50 % rel. Luftfeuchte).

Influence of temperature on photosynthesis and transpiration of *Vitis vinifera* cv. Müller-Thurgau (30 klx, 50 % relative humidity).

Einfluß des Blattalters auf die Nettophotosynthese und die Transpiration feucht und trocken kultivierter, vegetativer Pflanzen der Rebsorte Pollux

Influence of leaf age on net photosynthesis and transpiration of wet and dry cultivated vegetative plants of the grapevine cv. Pollux

Wasser- versorgung  (% WK)	Blattalter (Wochen)	Nettophotosyntheserate (mg CO <sub>2</sub> /dm <sup>2</sup> ·h <sup>1</sup> )			Transpiration (g H <sub>2</sub> O/dm <sup>2</sup> ·h <sup>1</sup> )		
		$\bar{x}$	Differenz		$\bar{x}$	Differenz	
			4-8 Wochen	80-30 % WK		4-8 Wochen	80-30 % WK
80	4	14,3	—	—	1,61	—	—
80	8	13,4	-0,9	—	1,54	-0,07	—
30	4	10,9	—	-3,4	1,14	—	-0,47
30	8	10,1	-0,8	-3,3	1,09	-0,05	-0,45
GD 5 %		1,3			0,25		

sehr steil an<sup>1</sup>). Da die Versuchspflanzen während der Transpirationmessung bei einer relativen Luftfeuchte von 50 % gehalten wurden, ist davon auszugehen, daß die gemessene Transpirationsrate nicht allein von der Temperatur, sondern auch von der gleichzeitig veränderten absoluten Luftfeuchte bestimmt worden ist.

Das unterschiedliche Verhalten von NPR und TR bei steigender Temperatur führte dazu, daß das Verhältnis NPR : TR stetig abnahm.

## 2. Einfluß des Blattalters auf Nettophotosynthese und Transpiration

Zur Klärung der Frage, welchen Einfluß das Blattalter auf den Gaswechsel ausübt, wurden zunächst Nettophotosynthese und Transpiration von 4 und 8 Wochen alten Blättern bestimmt. Die in der Tabelle wiedergegebenen Ergebnisse zeigen sowohl bei feucht als auch bei trocken kultivierten Pflanzen eine allerdings statistisch nicht signifikante höhere Gaswechselintensität der 4 Wochen alten Blätter. Diese Befunde decken sich im Hinblick auf die NPR mit Befunden von KRIEDEMANN (1968) und KRIEDEMANN *et al.* (1970), die bei 4—6 Wochen alten Blättern die höchste Photosyntheseintensität je Blattflächeneinheit feststellten; mit fortschreitendem Blattalter nahm die Photosyntheseaktivität ab.

In einem weiteren Versuch wurde der Einfluß der Insertionshöhe eines Blattes und damit des Blattalters auf NPR und TR gemessen (Abb. 2). Bei beiden Genotypen war die NPR der Blätter des mittleren Triebbereiches am höchsten. Das Maximum lag für beide Sorten im Bereich der 10.—15. Blattinsertion. Die Abnahme der NPR mit zunehmendem Blattalter (Blattinsertion 1—10) scheint bei Kober 5 BB stärker als bei Trollinger ausgeprägt zu sein.

Die Transpiration wird von der Insertion des Blattes, also von dessen entwicklungsphysiologischem Alter, weniger beeinflusst als die NPR, insbesondere bei der Rebsorte Trollinger. Wiederum ist bei beiden Genotypen ein Maximum der TR im Bereich der 14. Blattinsertion gegeben bzw. angedeutet. Aus Abb. 2 läßt sich weiterhin ablesen, daß das Verhältnis NPR : TR, d. h. die „Wasserausnutzung“, bei allen Blättern mittlerer Insertion am höchsten ist und von da zu den älteren und noch stärker zu den jüngeren Blättern (Blattinsertion 20—27) hin abnimmt.

<sup>1</sup>) Meßtechnische Schwierigkeiten ließen eine exakte Bestimmung der Transpirationsrate bei Temperaturen über 30 °C nicht zu.

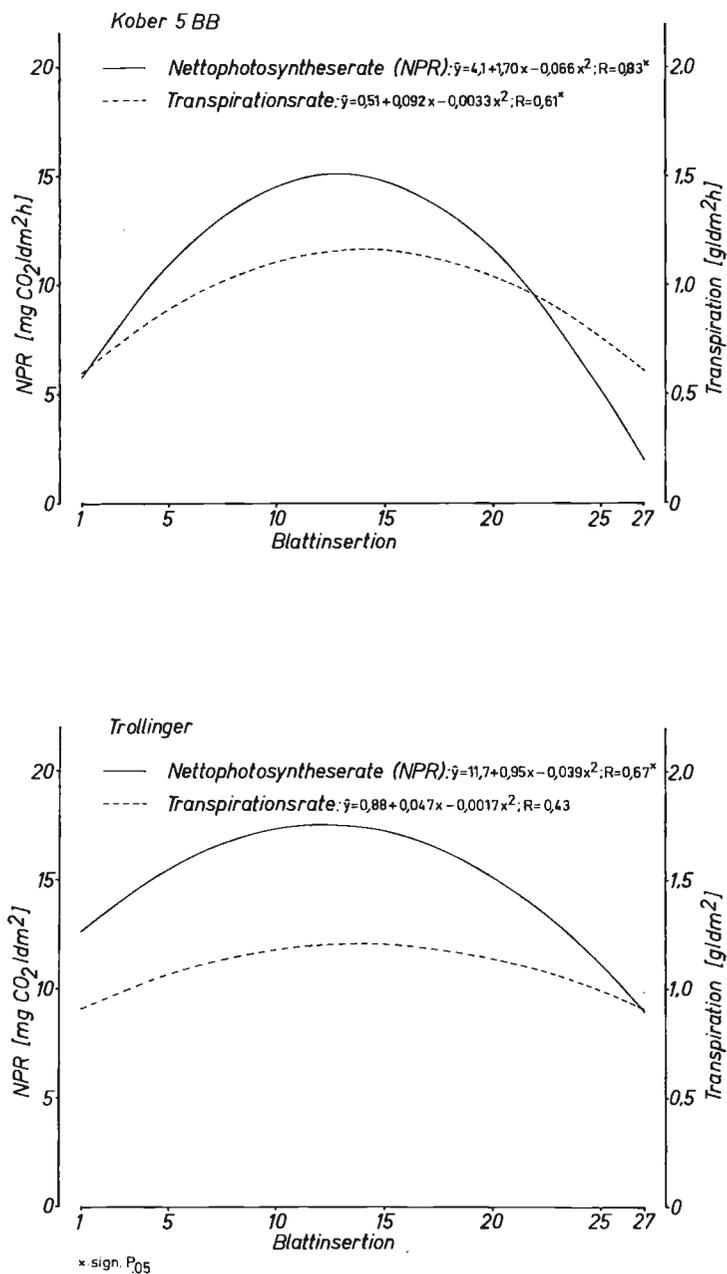


Abb. 2: Einfluß der Blattinsertion auf Photosynthese und Transpiration (30 klx, 25 °C, 50 % rel. Luftfeuchte). 1 = basales Blatt, 27 = apikales Blatt.

Influence of leaf age on photosynthesis and transpiration (30 klx, 25 °C, 50 % relative humidity). 1 = basal leaf, 27 = apical leaf.

3. Tagesgang von Nettophotosynthese und Transpiration

Der Einfluß der Tageszeit auf NPR und TR unter konstanten Licht- und Temperaturbedingungen ist in Abb. 3 dargestellt. Sowohl bei feucht als auch bei trocken kultivierten Pflanzen ist eine Abhängigkeit des Gaswechsels von der Tageszeit erkennbar. NPR und TR wiesen bei feucht kultivierten Reben ein mittägliches Maximum auf, besonders ausgeprägt bei der TR. Indessen trat bei trocken kultivierten Pflanzen (40 % der Wasserkapazität) ab der Mittagszeit eine rasche, fast lineare Abnahme der Gaswechselintensität ein, die in den frühen Morgenstunden noch mit jener der feucht kultivierten Pflanzen vergleichbar war.

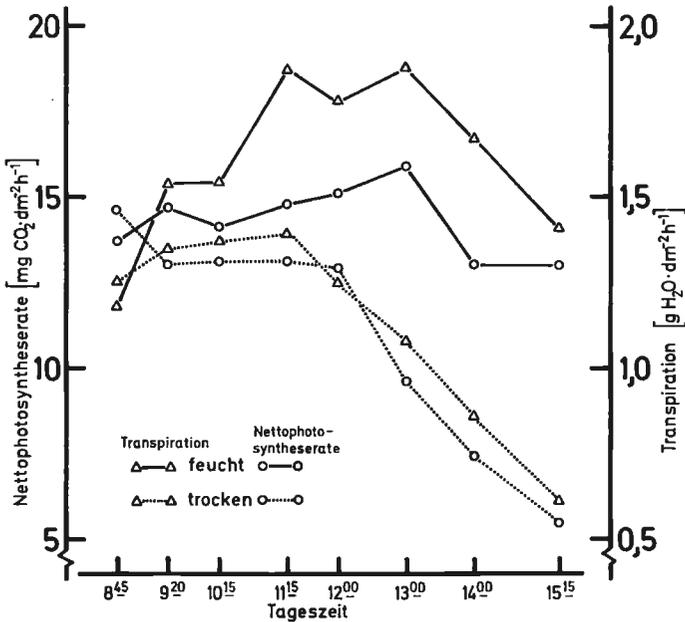


Abb. 3: Tagesgang der Nettophotosynthese und der Transpiration feucht und trocken kultivierter, vegetativer Pflanzen der Rebsorte Pollux.

Influence of daytime on net photosynthesis and transpiration of wet and dry cultivated vegetative plants of the grapevine cv. Pollux.

Diskussion

Die von BOSIAN (1964), KRIEDEMANN (1968), KRIEDEMANN und SMART (1971), BERAN (1977), STOEV und SLAVCHEVA (1979) durchgeführten Messungen des Temperatureinflusses auf die Photosynthese von Reben zeigen, daß das Optimum zwischen 25 und 30 °C, und zwar unter Freilandbedingungen näher bei 30 °C, bei Gewächshausreben mehr bei 25 °C liegt. Diese Ergebnisse werden durch die vorliegenden Untersuchungen an Gewächshausreben bestätigt, bei denen ein Temperaturoptimum von 25 °C ermittelt wurde.

Demgegenüber folgt die Transpiration keiner Optimumfunktion; sie steigt zwischen 10 und 30 °C annähernd linear an (vgl. BOSIAN 1966). Hieraus folgt, daß das Verhältnis NPR : TR, also die „Ausnutzung“ des transpirierten Wassers, mit steigender Temperatur abnimmt, besonders schnell oberhalb von 25 °C, weil hier die NPR bei einer Erhöhung der Temperatur sinkt, die Transpiration dagegen weiter ansteigt.

Untersuchungen über den Einfluß der Insertionshöhe eines Blattes auf die NPR wurden bisher von KRIEDEMANN (1968) sowie KRIEDEMANN *et al.* (1970) durchgeführt. Beide Male wurde an Sultanareben festgestellt, daß 4—6 Wochen alte Blätter, also ausgewachsene Blätter des mittleren Triebbereiches, die höchste Photosyntheserate aufweisen. Diese Ergebnisse entsprechen den hier an Pollux, Trollinger und Kober 5 BB gewonnenen Daten. Wie bei den oben genannten Autoren kann auch in der vorliegenden Untersuchung eine leichte Verminderung der NPR bei alten und eine starke Herabsetzung bei jungen Blättern beobachtet werden. Es darf damit als gesichert angenommen werden, daß die NPR bei gerade ausgewachsenen Blättern, also Blättern des mittleren Triebbereiches, am höchsten ist und von da zu den älteren, besonders stark aber zu den jüngeren Blättern hin abnimmt. Die Ursache der geringeren NPR von alten Blättern dürfte in einer beginnenden Seneszenz begründet sein, während für die niedrige NPR junger Blätter vermutlich die von KRIEDEMANN (1968) festgestellte höhere Atmung verantwortlich sein dürfte.

BOSIAN (1940) und GEISLER (1961) stellten übereinstimmend bei jungen Blättern sehr hohe Transpirationsraten fest. Der Widerspruch zu den hier gewonnenen Ergebnissen, bei denen die Transpiration je Blattflächeneinheit bei ausgewachsenen Blättern des mittleren Triebbereiches am höchsten ist und von da zu den älteren und jüngeren Blättern hin abnimmt, dürfte auf der unterschiedlichen Methodik beruhen. Die genannten Autoren haben die Transpirationsrate ganzer und somit unterschiedlich großer Blätter gravimetrisch gemessen, während sie in den vorgelegten Untersuchungen an gleichgroßen Blattanschnitten mit halboffenen Küvetten (vgl. KRIEDEMANN und SMART 1971) gemessen wurde.

Das Verhältnis von Nettphotosynthese zu Transpiration, d. h. die „Ausnutzung“ des transpirierten Wassers, ist am höchsten bei den Blättern des mittleren Triebbereiches, die auch die höchste Nettphotosyntheserate aufweisen. Von hier aus nimmt das Verhältnis NPR : TR zu den älteren, noch stärker aber zu den jüngeren Blättern hin ab; gerade junge Blätter müssen also als ausgesprochene „Wasserverschwender“ angesehen werden, weshalb ihr Entfernen, wie es bereits BOSIAN (1940) vorschlägt, bei beginnenden Trockenperioden zur Einschränkung unnötigen Wasserverbrauchs durchaus sinnvoll erscheinen kann.

Bei den von BOSIAN (1960, 1964), KRIEDEMANN und SMART (1971) sowie LANGE und MEYER (1979) unter natürlichen Bedingungen durchgeführten Messungen des Tagesgangs der Photosynthese von Reben wurde bei ausreichender Wasserversorgung stets die enge Abhängigkeit der NPR von der Beleuchtungsstärke und der Temperatur festgestellt. Dies zeigt sich auch in der vorliegenden Untersuchung, wo bei konstanter Lichtintensität und gleichbleibender Temperatur die NPR bei ausreichender Wasserversorgung über den Tag annähernd konstant bleibt. Bei Wassermangel kommt es dagegen zu einem deutlichen Rückgang der NPR am Nachmittag, was mit Beobachtungen von STOCKER (1960) und LANGE und MEYER (1979) übereinstimmt. Die Wassernachlieferung aus den Wurzeln reicht am frühen Nachmittag offenbar nicht aus, um den durch die Transpiration bedingten Wasserverlust vollständig zu decken, so daß es zum Schließen der Stomata kommt. Hierdurch wird sowohl die TR als auch die NPR reduziert. Bei ausreichender Wasserversorgung existiert diese Begrenzung nicht, so daß die NPR über den ganzen Tag annähernd konstant bleibt, während die Transpiration

ein mittägliches Maximum zeigt, für das möglicherweise die zu dieser Zeit erhöhte Bodentemperatur verantwortlich zu machen ist.

Zur Feststellung der Leistungsfähigkeit — Gaswechsel und Trockensubstanzproduktion — von Rebsorten bei unterschiedlicher Wasserversorgung ergibt sich aus den vorgelegten Versuchsergebnissen folgender methodischer Ansatz:

Vergleichende Gaswechsellmessungen sollten an Blättern der mittleren Insertionshöhe bei konstanter Lichtintensität und bei für die NPR optimaler Temperatur, also bei 25 °C, erfolgen. Im Hinblick auf den unterschiedlichen Tagesgang von NPR und TR sollten die Meßreihen über den ganzen Tag verteilt werden, insbesondere auf die Nachmittagsstunden, in denen der Trockenstreß deutlich wird.

### Zusammenfassung

An verschiedenen Rebsorten wurde unter Laborbedingungen (30 klx, 50 %) der Einfluß von Temperatur, Blattalter und Tageszeit auf die Nettophotosyntheserate (NPR) und Transpirationsrate (TR) an Gewächshauspflanzen ermittelt.

1. Das Optimum der NPR lag bei 25 °C, während die TR von 10 °C bis 30 °C annähernd linear anstieg.
2. Die höchste NPR hatten gerade ausgewachsene Blätter; ältere Blätter zeigten eine etwas geringere, jüngere eine deutlich verminderte NPR. Die Verhältnisse bei der TR waren ähnlich, aber weniger ausgeprägt und zu den jüngeren Blättern hin verschoben.
3. Bei trocken kultivierten Pflanzen kam es im Laufe des Tages zu einer starken Reduktion der NPR and TR um etwa  $\frac{2}{3}$  der Werte des Vormittags, nicht dagegen bei ausreichender Wasserversorgung.

### Literatur

- BERAN, N., 1977: Einfluß der Temperatur auf die Leistung der Rebe. Dt. Weinbau **32**, 268.
- BOSIAN, G., 1944: Studien über den Wasserhaushalt der Rebe. Wein und Rebe **22**, 170—190; 213—219.
- — —, 1960: Zum Küvettenklimaproblem: Beweisführung für die Nichtexistenz 2-gipfliger Assimilationskurven bei Verwendung klimatisierter Küvetten. Flora **149**, 167—188.
- — —, 1964: Assimilations- und Transpirationskurven an Reben im Freiland mit klimatisierten Küvetten. Wein-Wiss. **19**, 264—271.
- — —, 1966: Zum Gaswechselproblem: Beweisführung zur nicht gravierenden Bedeutung der Stomatabewegungen für die Assimilation, Atmung und Transpiration. Ber. Dt. Bot. Ges. **78**, 499—509.
- GEISLER, G., 1961: Transpirationsuntersuchungen an Rebenarten im Vergleich zu einer Kultursorte. Z. Pflanzenz. **44**, 321—347.
- HOFÄCKER, W., 1976: Untersuchungen über den Einfluß wechselnder Bodenfeuchte auf die Photosyntheseintensität und den Diffusionswiderstand bei Rebblättern. Vitis **15**, 171—182.
- KRIEDEMANN, P. E., 1968: Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature, and leaf age. vitis **7**, 213—220.
- — —, KLEWER, W. M. and HARRIS, J. M., 1970: Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. Vitis **9**, 97—104.
- — — and Smart, R. E., 1971: Effects of irradiance, temperature and leaf water potential on photosynthesis of vine leaves. Potosynthetica **5**, 6—15.
- LANGE, L. O. und MEYER, A., 1979: Mittäglicher Stomataschluß bei Aprikosen (*Prunus armeniaca*) und Wein (*Vitis vinifera*) im Freiland trotz guter Wasserversorgung. Flora **168**, 511—528.

- SAUTTER, L., 1971: Einfluß der NPK-Düngung auf die Photosynthese der Reben. Diss. Univ. Hohenheim.
- STOCKER, O., 1960: Die photosynthetische Leistung der Steppen- und Wüstenpflanzen. In: RUHLAND, W. (Ed.): Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. V/2: Die CO<sub>2</sub>-Assimilation, 460—491. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg
- STOEV, K. D. and SLAVCHEVA, T., 1979: The effect of the main ecological factors on the photosynthesis of grapevine leaves (russ.). Fiziol. Rast. **26**, 441—445.

*Eingegangen am 4.2.1982*

Prof. Dr. G. ALLEWELDT  
Lehrstuhl für Weinbau  
Universität Hohenheim  
D 7000 Stuttgart 70