



KERNFORSCHUNGSANLAGE JÜLICH GmbH

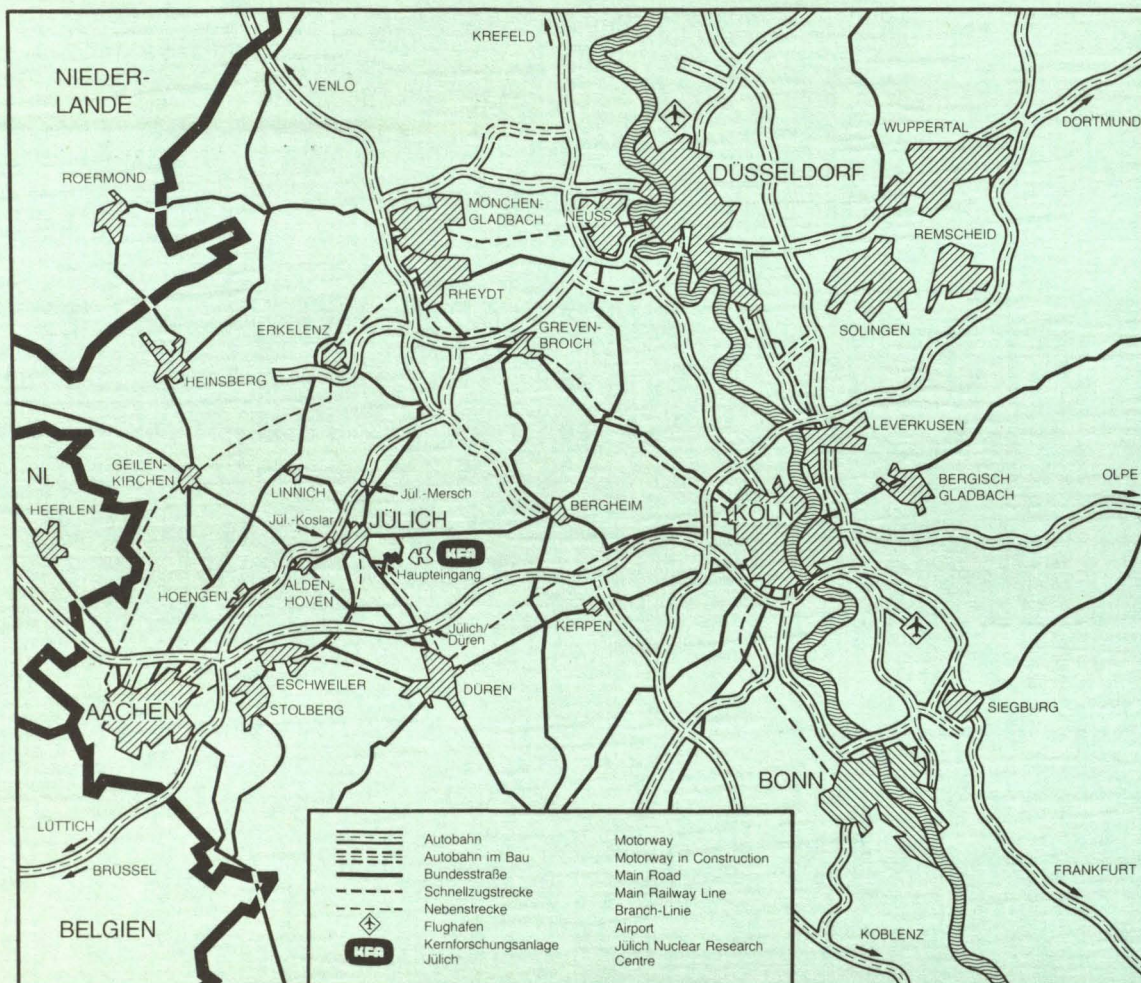
Institut für Radioagronomie

**Veränderungen im
Translokationsverhalten von
Photosyntheseprodukten bei
salzgestreßten Sojabohnenvarietäten:
Einsatz der radioaktiven
Nuklide ^{11}C und ^{14}C**

von

R. Fritz

Jül - 1957
November 1984
ISSN 0366-0885



Als Manuskript gedruckt

Berichte der Kernforschungsanlage Jülich — Nr. 1957

Institut für Radioagronomie Jül - 1957

Zu beziehen durch: ZENTRALBIBLIOTHEK der Kernforschungsanlage Jülich GmbH

Postfach 1913 · D-5170 Jülich (Bundesrepublik Deutschland)

Telefon: 02461/610 · Telex: 833556-0 kf d

**Veränderungen im
Translokationsverhalten von
Photosyntheseprodukten bei
salzgestreßten Sojabohnenvarietäten:
Einsatz der radioaktiven
Nuklide ^{11}C und ^{14}C**

von

R. Fritz

Veränderungen im Translokationsverhalten von
Photosyntheseprodukten bei salzgestreßten
Sojabohnenvarietäten: Einsatz der
radioaktiven Nuklide ^{11}C
und ^{14}C

	Seite
<u>1. Einleitung</u>	8
<u>2. Literaturübersicht</u>	9
2.1 <u>Assimilatbildung und Translokation</u>	9
2.1.1 Äußere Einwirkungen	9
2.1.2 Source-Sink Interaktionen	11
2.1.3 Wachstum und Entwicklung	15
2.1.4 Transportverhalten	17
2.1.5 Transportbahnen und Transportmechanismus	20
2.2 <u>Salinität (Trockenstreß)</u>	22
2.2.1 Einwirkung auf die Pflanze	22
2.2.2 Anpassungsmechanismen	24
2.2.3 Veränderungen von Photosynthese und Assimilat-transport	28
<u>3. Problemstellung</u>	35
<u>4. Versuchsaufbau und Versuchsdurchführung</u>	37
4.1 Beschreibung eines Systems zur Photosynthese- messung sowie zur Applikation radioaktiver Gase	37
4.2 $^{11}\text{CO}_2$ -Herstellung	47
4.3 $^{11}\text{CO}_2$ -Separation	48
4.4 ^{11}C -Meßmethodik	49
4.5 Probenaufbereitung und Radioaktivitäts- messung ^{14}C -markierter Pflanzen	54
4.6 Messung der Netto-Photosyntheseraten	54
4.7 Pflanzenmaterial und Anzucht	55
<u>5. Versuchsauswertung</u>	57
5.1 Allgemeine Auswertung	57
5.2 Statistische Berechnung	58

6. Ergebnisse	60
6.1 <u>Versuche zur Blatt-Wurzeltranslokation mit dem Kohlenstoffisotop ^{11}C</u>	60
6.1.1 Konzeption und Durchführung	60
6.1.2 Einfluß von Tageszeit und Pflanzenalter auf die Dynamik des Eintransports ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee"	62
6.1.3 Einfluß von verschieden hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Dynamik des Eintransports ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee"	72
6.1.3.1 Moderater Salzstreß (60 mmol NaCl)	72
6.1.3.2 Mittelstarker Salzstreß (90 mmol NaCl)	72
6.1.3.3 Starker Salzstreß (120 mmol NaCl)	77
6.1.3.4 Gegenüberstellung und größenordnungsmäßiger Vergleich der Zeitprofile bei unterschiedlich hohem Salzstreß	82
6.1.4 Einfluß von Tageszeit und Pflanzenalter auf die Dynamik des Eintransports ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson"	88
6.1.5 Einfluß von verschieden hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Dynamik des Eintransports ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson"	91
6.1.5.1 Moderater Salzstreß (60 mmol NaCl)	91
6.1.5.2 Mittelstarker Salzstreß (90 mmol NaCl)	91
6.1.5.3 Gegenüberstellung und größenordnungsmäßiger Vergleich der Zeitprofile bei unterschiedlich hohem Salzstreß	97
6.2 <u>Bilanzierungsversuche mit dem Kohlenstoffisotop ^{14}C</u>	102
6.2.1 Konzeption und Durchführung	102
6.2.2 Einfluß zunehmenden Alters auf die Netto-Photosyntheseraten des 1. Fiederblattes und die Assimilatverteilung in den Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson"	104

	Seite
6.2.3	Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Netto-Photosyntheseraten des 1. Fiederblattes der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson"
	107
6.2.4	Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß auf den Export ^{14}C -markierter Assimilate aus dem 1. Fiederblatt der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson"
	110
6.2.5	Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Verteilung ^{14}C -markierter Assimilate aus dem 1. Fiederblatt der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson"
	113
6.2.6	Sproß/Wurzel Relationen der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson" unter dem Einfluß von zunehmendem Salzstreß
	126
6.3	<u>Einfluß der Blattstellung auf den Export und die Verteilung ^{14}C-markierter Assimilate salzgestreßter Sojabohnen der Sorte "Lee"</u>
	126
 <u>7. Diskussion</u>	
	131
7.1	Die Applikationsapparatur im Vergleich
	131
7.2	Möglichkeiten der ^{11}C -Meßmethodik
	134
7.3	Einfluß von Tageszeit und Alter auf die Netto-Photosyntheseraten und Assimilattranslokation junger Sojabohnen
	138
7.4	Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Netto-Photosyntheseraten und Assimilattranslokation bei zwei unterschiedlich salzempfindlichen Sojabohnensorten
	144
 <u>8. Zusammenfassung</u>	
	154
 <u>9. Literatur</u>	
	157

1. Einleitung

1/3 der Landflächen unserer Erde liegt in semiariden und ariden Klimaten, davon sind 50 % salzbelastet und für einen ökonomischen Pflanzenbau ungeeignet. Für die Ernährung der Weltbevölkerung bedeutet dies ein großes Problem, da die wichtigsten Kulturpflanzen recht empfindlich auf Salinität reagieren. Vor allem auch infolge der Bewässerungsmaßnahmen nimmt die Versalzung bis jetzt noch fruchtbarer Ackerböden in diesen Gebieten ständig zu. Wurden bislang die Züchtungsziele bei Kulturpflanzen auf Höchsterträge bei ackerbaulich besten Böden ausgerichtet, so zeigt sich zunehmend, daß es immer dringender wird, die Züchtungsziele auf die gegebenen Standortbedingungen auszurichten, um auch dort noch angemessene Erträge zu erzielen.

Bei vielen Glykophyten besteht eine rudimentär vorhandene Salzverträglichkeit. Vergleichende Studien an unterschiedlich salzempfindlichen Pflanzen der gleichen Spezies sind besonders dazu geeignet, Erkenntnisse über die Physiologie des Salzstresses und Hinweise auf Anpassungsmechanismen zu erhalten. Ein grundlegendes Wissen über solche Mechanismen ist die Voraussetzung, um Kulturpflanzen mit Eigenschaften der Salztoleranz zu selektieren. Je detaillierter diese Kenntnisse sind, desto präziser sind Zielvorgaben in Richtung Salztoleranz von Kulturpflanzen für die Pflanzenzüchtung zu erstellen. Dabei können begrenzende Stoffwechselschritte erkannt und als Selektionskriterien herangezogen werden.

In der Pflanze läuft ein komplizierter Wirkungsmechanismus ab, der sich generell in die Abschnitte Assimilatproduktion, Assimilattranslokation und Assimilatverbrauch unterteilen läßt. Salzstreß bewirkt nun eine direkte oder indirekte Beeinflussung dieses Funktionskreises. Das Anliegen dieser Arbeit war es, mit Hilfe eines zu erstellenden geeigneten Instrumentariums die Auswirkungen verschieden hoher und lang andauernder Salzbehandlungen auf die Assimilatproduktion, -translokation und -verteilung in verschiedenen salztoleranten Sojabohnensorten zu untersuchen.

2. Literaturübersicht

2.1 Assimilatbildung und Translokation

Verbrauch, Wachstum und Entwicklung einer Pflanze lenken die Bildung von Assimilaten, den Transportumfang sowie die Verteilung und die Art der Verwendung. Komplizierte und z.T. hormonell gesteuerte Regelmechanismen sorgen für eine ausgeglichene Versorgung des Gesamtorganismus, um eine harmonische und adaptierbare Organbildung zu gewährleisten. Grundlegend determinieren somit pflanzeigene Faktoren die photosynthetische Leistung sowie den Assimilatbedarf der einzelnen Sinkregionen. Aber auch äußere Faktoren, wie Licht, Temperatur, Luftfeuchte und CO₂-Gehalt üben einen direkten Einfluß auf das Source-Sink-Verhältnis aus.

2.1.1 Äußere Einwirkungen

Ohne Licht ist keine Photosynthese möglich. Sie zeigt eine starke Abhängigkeit von der Lichtquantität (CRAFTS und CRISP, 1971; HESSE und LENZ, 1982; HO, 1976; LUSH und EVANS, 1974; NELSON, 1963; SERVAITES und GEIGER, 1974; VERNON und ARONOFF, 1952; WARDLAW, 1976 b), sowie von der Qualität der herrschenden Strahlung (HARTT, 1966; HEINDL und BRUN, 1983; MOR et al., 1980; SMITH, 1982). Mit zunehmender Beleuchtungsstärke steigt die Geschwindigkeit der Netto-Photosynthese zunächst linear an, verringert sich dann stetig und erreicht einen konstanten Wert. Die photosynthetische Kapazität ist gesättigt (HO, 1976; RICHTER, 1982). Dieser Sättigungswert ist abhängig von den anderen Wachstumsfaktoren, dem Ernährungs- und Wasserzustand, der jeweiligen Wachstumsphase und der Größe der Sinkkapazität (BIERHUIZEN und SLATYER, 1964; HARRT und BURR, 1967; HESSE und LENZ, 1982; WAREING et al., 1968). Daß Licht ebenso einen Einfluß auf den Assimilatexport ausübt, konnte von HO (1976), HODDINOTT und SWANSON (1975), LUSH und EVANS (1974), MOR et al. (1980), SERVAITES und GEIGER (1974), WARDLAW (1976 a, b) und WARDLAW und MARSHALL (1976) gezeigt werden.

Ausreichende und angemessene Temperaturen sind Voraussetzung für optimales Wachstum und Entwicklung der Pflanze. Der Stoffhaushalt ist auf bestimmte Temperaturgrenzen eingestellt, nach deren Überschreitung die pflanzliche Leistung wieder abfällt. So wurde eine Abhängigkeit der Photosynthese (FRANK et al., 1973; GRAHAM und

PATTERSON, 1982; HARRT und BURR, 1967; HESSE und LENZ, 1982; HOFSTRA und NELSON, 1969 b, SAWADA und MIYACHI, 1974) und des Assimilatexports (HARRT, 1965; HOFSTRA und HESKETH, 1975; THROWER, 1965) von der Umgebungstemperatur gefunden. Durch partielle Abkühlung von Stengelpartien konnte sehr deutlich der Temperatureinfluß auf den Translokationsprozeß gezeigt werden (MINCHIN et al., 1983; PICKARD et al., 1978 a, b, 1979; THORPE und LANG, 1983; WEBB, 1967).

Bei normal bewässerten Pflanzen scheint die relative Luftfeuchte keine Einwirkung auf die Photosyntheseleistung zu haben (BUNCE, 1978; HESSE und LENZ, 1982; MORISON und GIFFORD, 1983; RAWSON et al., 1977; SINGH et al., 1982). Langzeituntersuchungen von WOODWARD und BEGG (1976) an Sojabohnen (*Glycine max* L.) zeigten eine altersabhängige Reaktion der Pflanzen auf geringe Luftfeuchtegehalte. So wurde ein geringerer Ernteertrag, bedingt durch eine Reduktion der Hülsen- und Samenanzahl bei nicht veränderten Inhaltsstoffen registriert. Nach SINGH und SASAHARA (1981) scheint eine geringe Luftfeuchte bei wassergestreßten Pflanzen die Wirkung von Wasserstreß zu verstärken. Nach Kurzzeituntersuchungen von PICKARD et al. (1979) wirkt sich eine schockartige Abnahme der Luftfeuchte zwar nur unwesentlich auf die Photosynthese aus, wohl aber in deutlichem Maße auf die Translokation von Assimilaten aus dem Source-Blatt.

Ansteigende bzw. fallende CO_2 -Gehalte der Umgebungsluft können eine mehr oder minder starke Zunahme oder Abnahme der Photosynthese bewirken. Die Änderung ist allerdings abhängig von der Pflanzenart und dem Entwicklungszustand der Pflanze (CHRISTY und SWANSON, 1976; CLOUGH et al., 1981; HARRT und BURR, 1967; MAUNEY et al., 1978, 1979; MORISON und GIFFORD, 1983; MORTIMER, 1959; NELSON, 1963; NILWIK und BÖHMER, 1981; ROSENBERG, 1981; SIONIT et al., 1981 a; WARDLAW, 1982; YAMAUCHI und YAMADA, 1980). Auch der CO_2 -Gehalt kann nicht isoliert, sondern nur in Zusammenhang mit anderen Faktoren wie Licht, Temperatur, Ernährungs- und Wasserzustand gesehen werden (BEADLE et al., 1981; BIERHUIZEN und SLATYER, 1964; BRUN und COOPER, 1967; DORNHOFF und SHIBLES, 1974; HESSE und LENZ, 1982; HOFSTRA und HESKETH, 1975; KRIEDEMANN et al., 1976). Aus dem Zusammenspiel dieser Faktoren resultieren die für die Pflanze optimalen Bedingungen.

Ebenso ist beobachtet worden, daß nach anfänglich steigenden Wachstums- und Photosyntheseraten, bewirkt durch hohe CO_2 -Konzen-

trationen der Luft, diese nach relativ kurzer Zeit auf Werte abfielen, die unterhalb der Pflanzen lagen, die bei normalem atmosphärischen CO_2 -Gehalt wuchsen (HOFSTRA und HESKETH, 1975; KRIEDEMANN et al., 1976; MAUNEY et al., 1978; RAPER und PEEDIN, 1978). Dieses Verhalten wird im Zusammenhang mit ansteigenden Stärkegehalten im Assimilationsgewebe gesehen (HOFSTRA und HESKETH, 1975; MADSEN, 1971; NAFZIGER und KOLLER, 1976). So kann die Stärkeakkumulation im Blatt die Photosynthese durch Behinderung der intrazellulären CO_2 -Diffusion reduzieren (KRIEDEMANN et al., 1976; MAUNEY et al., 1979; NAFZIGER und KOLLER, 1976).

Eine proportionale Beziehung zwischen der Photosyntheserate und dem Export von Photosyntheseprodukten ist von zahlreichen Autoren an Blättern verschiedener Pflanzenspezies gezeigt worden (CHRISTY und SWANSON, 1976; FADER und KOLLER, 1983; HO, 1976; HODDINOTT und SWANSON, 1975; HOFSTRA und NELSON, 1969 b; LUSH und EVANS, 1974; MOR und HALEVY, 1980; RUSSELL und JOHNSON, 1975). Neben einer sofortigen Translokation vermehrt gebildeter Assimilate kann es auch zu einer teilweisen Speicherung dieser Produkte im Blatt oder auf dem Weg zu den Sinks kommen (HOFSTRA und HESKETH, 1975; WARDLAW, 1976 b, 1982; WARDLAW und MARSHALL, 1976). Ansteigende Photosyntheseraten in den Blättern führen auch zu anwachsenden Mengen akkumulierter Stärke (HOFSTRA und HESKETH, 1975; MAUNEY et al., 1979; NAFZIGER und KOLLER, 1976; WARDLAW und MARSHALL, 1976) und zu mehr (CHRISTY und SWANSON, 1976; FADER und KOLLER, 1983; HO, 1976) oder weniger starken Zunahmen (MAUNEY et al., 1979; NAFZIGER und KOLLER, 1976; SILVIUS et al., 1979) in der Konzentration löslicher Zucker.

Die verschiedenen Reaktionen der Pflanzen auf eine erhöhte Photosyntheserate geben einen Hinweis darauf, daß die Aufteilung des assimilierten Kohlenstoffs zwischen dem Kohlenhydrat-Pool des Blattes und dem Anteil für den unmittelbaren Export eine Funktion unterschiedlichen Sinkbedarfs ist, die wiederum mit dem jeweiligen Wachstumsstadium korreliert (CLOUGH et al., 1981; FADER und KOLLER, 1983; LUSH und EVANS, 1974; SILVIUS et al., 1978, 1979; THORNE und KOLLER, 1974).

2.1.2 Source-Sink Interaktionen

Die Möglichkeit, daß das Pflanzenwachstum eher durch Verteilungsänderung von Photosyntheseprodukten als durch anwachsende Photo-

syntheseleistung optimiert werden könnte, hat zu einer intensiven Forschungstätigkeit auf dem Gebiet der Source-Sink Relationen geführt. Eine Reduktion der Source, bei gleichbleibend großem Sinkbedarf, wirkt sich in einem Anstieg der Photosyntheseleistung der verbliebenen Source aus (HANSON und WEST, 1982; SANDERS et al., 1977). Zugleich scheint ein verstärkter Export von Photosyntheseprodukten aus der Restsource stattzufinden (GEIGER und FONDY, 1980; HANSON und WEST, 1982; LOVELL et al., 1972; THORPE et al., 1983). Eine gleichzeitige Verringerung der Kohlenhydratkonzentration (z.B. Stärke) im Blatt zeigt an, daß zunächst einmal die schon verfügbaren und zwischengelagerten Assimilate ausgenutzt werden (HANSON und WEST, 1982). Auch unter Bedingungen begrenzter Photosyntheseleistung wird eine Translokation unter Einbeziehung der im Blatt als Stärke gespeicherten Assimilate beibehalten (CHANG, 1980; FADER und KOLLER, 1983; HO, 1976).

Die Photosyntheserate in einem Source-Blatt und damit die Menge an Photosyntheseprodukten für den Export und die Verteilung innerhalb der Pflanze ist aber nicht nur abhängig vom Kohlenhydratstoffwechsel im Source selbst, sondern wahrscheinlich in stärkerem Maße vom Vorhandensein hoher Sinkkapazität (GIFFORD und EVANS, 1981; LOVELL et al., 1972; PICKARD et al., 1978 b; THORPE und LANG, 1983).

Eine zunehmende Sinkkapazität bewirkt neben einer Steigerung der Photosyntheseleistung der Source (DORNHOFF und SHIBLES, 1970; GHORASHY et al., 1971; KING et al., 1967; LENZ, 1974; PEET und KRAMER, 1980; THORNE und KOLLER, 1974) auch einen Anstieg im Export von Photosyntheseprodukten (COOK und EVANS, 1978; FONDY und GEIGER, 1980; LUSH und EVANS, 1974; SWANSON et al., 1976). Ein Ansteigen des Sinkbedarfs muß aber nicht unbedingt mit einer gleichzeitigen Erhöhung der Photosyntheserate einhergehen. So können als Puffer zwischen der Photosyntheseproduktion zum einen und dem Assimilatverbrauch durch einen Sink zum anderen zwischengelagerte Kohlenhydrate dienen (COOK und EVANS, 1978; EGLI und LEGGETT, 1976). Temporäre Speicher für Kohlenhydrate konnten im Stengelbereich von Mais (*Zea mays* L.) und Sojabohnen (*Glycine max* L.) lokalisiert werden (HUME und CAMPBELL, 1972; HUME und CRISWELL, 1973). Untersuchungen von BORCHERS-ZAMPINI et al. (1980), FELLOWS et al., (1979), GEIGER (1976), THORNE und KOLLER (1974) und SWANSON et al. (1976) bestätigten, daß Eingriffe im Source-Sink Verhältnis nur allmählich und z.T. mit beträchtlicher Zeitverzögerung auf die

Photosyntheseleistung einwirken. Demgegenüber kann eine Veränderung des Verteilungsmusters (FELLOWS et al., 1979; GEIGER, 1976; SWANSON et al., 1976) und der Translokationsraten zu den einzelnen Sinkregionen (BORCHERS-ZAMPINI et al., 1980; GEIGER, 1976; GEIGER und FONDY, 1980; HO et al., 1983; THORPE et al., 1983) schon nach wenigen Minuten ab Beginn der Source-Sink Manipulation festgestellt werden. Ob diese Signalübermittlung zur Translokationsänderung über einfache Konzentrationsgefälle im Phloem, über das Xylem oder mit Hilfe von Phytohormonen oder anderen Mechanismen vonstatten geht, ist unklar (GEIGER, 1976; PICKARD et al., 1978 b).

Eine Verringerung des Sinkbedarfs an Assimilaten bewirkt umgekehrt eine verminderte Photosyntheserate (HABESHAW, 1973; HALL und MILTHORPE, 1978; KING et al., 1967; MONDAL et al., 1978) sowie eine reduzierte Exportrate an Photosyntheseprodukten (EGLI et al., 1976; HO et al., 1983) aus dem Sourceblatt. Im weiteren Verlauf konnte eine erhöhte Konzentration an Stärke und anderen Kohlenhydraten im Blatt nachgewiesen werden (EGLI und LEGGETT, 1976; EGLI et al., 1976; HO et al., 1983). Dieses führte sogar zu einer Erhöhung des spez. Blattgewichtes (EGLI et al., 1976). Zucker und Stärke sind die hauptsächlichsten Produkte der Kohlenstofffixierung im Blatt. Die Speicherung der Stärke erfolgt in den Chloroplasten der Mesophyllzellen (MADSEN, 1971). Die Saccharosesynthese ist jedoch ein extraplastidärer Prozeß und findet außerhalb der Chloroplasten statt (RICHTER, 1982; TROUGHTON et al., 1977). Positive Korrelationen zwischen den Konzentrationen löslicher Zucker im Blatt und dem Export von Photosyntheseprodukten sind nachgewiesen worden (CHRISTY und SWANSON, 1976; FADER und KOLLER, 1983; GEIGER und BATEY, 1967; GEIGER und SWANSON, 1965 a, b; HO, 1976; SERVAITES und GEIGER, 1974; SILVIUS et al., 1978). Es wird daraus geschlossen, daß die Synthese von Saccharose als wichtigste Transportform der Photosyntheseprodukte eine potentielle Schranke für den Export von Assimilaten darstellen kann (FADER und KOLLER, 1983; SILVIUS et al., 1978).

Bei anwachsenden Konzentrationen von Photosyntheseprodukten im Blatt lassen sich gleichzeitig verminderte Photosyntheseraten feststellen (CHATTERTON, 1973; HANSON und WEST, 1982; HANSON und YEH, 1979; THORNE und KOLLER, 1974; UPMAIER und KOLLER, 1973). Zwischen dem Abfall der Netto-Photosyntheserate und dem Anstieg der Assimilatkonzentration in den Blättern wurde ein Zusammenhang vermutet, der zur "Assimilat-Stau Hypothese" führte (NEALES und INCOLL, 1968;

THORNE und KOLLER, 1974; UPMAIER und KOLLER, 1973). Bei diesen Untersuchungen wurde das Augenmerk auf die in hoher Konzentration vorherrschenden Metaboliten "Zucker und Stärke" gerichtet, die eine Schlüsselfunktion im Assimilattransport zwischen Source und Sink einnehmen. Daß allerdings eine Reduktion in der Photosyntheseleistung nur auf erhöhte Zucker- oder Stärkegehalte zurückzuführen ist, wird von einer Vielzahl von Autoren bezweifelt (CLAUSSEN und BILLER, 1977; CLAUSSEN und LENZ, 1979; GEIGER, 1976; GEIGER und GIAQUINTA, 1982; HALL und MILTHORPE, 1978; MONDAL et al., 1978; SILVIUS et al., 1978). Gleichwohl könnte die Photosynthese indirekt durch andere Metaboliten wie z.B. Zuckerphosphate, von denen einige potentiell in der Lage sind, die Aktivität von Enzymen des Calvin-Zyklus zu regulieren, beeinflusst sein (HEROLD, 1980; KELLY und LATZKO, 1976; KLUGE, 1977). Desweiteren werden veränderte Ribulosebiphosphat-Carboxylase Aktivitäten im Blatt (HALL und BRADY, 1977), erhöhte Blattwiderstände (HALL und MILTHORPE, 1978; PEET und KRAMER, 1980; SETTER et al., 1979), eine veränderte Photorespiration (LENZ, 1977, 1978) oder hormonelle Einflüsse (SETTER et al., 1979) als mögliche Ursachen diskutiert.

Es ist bekannt, daß eine Zufuhr von Indolelessigsäure zur Schnittfläche dekapitierter Pflanzen den Assimilattransport in Richtung auf den Applikationsort verstärken kann (DAVIES und WAREING, 1965; DÖRFFLING, 1977; PATRICK und WAREING, 1973). Abscisinsäure wirkt dagegen antagonistisch. Zum Applikationsort findet ein verminderter Transport anorganischer und organischer Substanzen statt (DÖRFFLING, 1977; MULLINS, 1970). Ihre Synthese wird unter Wasser- und Salzstreßbedingungen stark gefördert (EZE et al., 1981; HENSON und QUARIE, 1981; ROEB et al., 1982; WALKER und DUMBROFF, 1981). Wachstumsregulatoren können auf verschiedenen Abschnitten des Weges zwischen Source und Sink einwirken, auf die Phloembeladung (LEPP und PEEL, 1970; VREUGDENHIL, 1983), auf den Ferntransport in den Siebröhren (PATRICK, 1979), auf die Entladung der Siebröhren (PATRICK und WAREING, 1976; TIETZ et al., 1981) und die Assimilataufnahme durch das Sinkgewebe (KRIEDEMANN, 1968; MULLIGAN und PATRICK, 1979). Die hormonellen Einflüsse sind allerdings noch nicht in ausreichendem Maße an intakten Pflanzen untersucht worden, um die Einwirkungen auf den Assimilattransport bzw. die Assimilatverteilung generalisieren zu können.

2.1.3 Wachstum und Entwicklung

Blätter durchlaufen wie die gesamte Pflanze einen Lebenszyklus. Junge, noch im Wachstum stehende Blätter sind zwar zur Photosynthese befähigt, geben ihre Assimilate aber noch nicht an die Sinks der Pflanze ab. Sie erhalten ganz im Gegenteil noch für längere Zeit Photosyntheseprodukte von benachbarten, schon ausgewachsenen Blättern (KHAN und ASIF, 1981; KHAN und SAGAR, 1967; KURSANOW, 1961; MOORBY, 1977; MOR und HALEVY, 1979; THROWER, 1962). Je nach Pflanzenart differierend, beginnen sich die Blätter im Laufe der Entwicklung von einem Assimilat-importierenden Organ (Sink) zu einem exportierenden Organ (Source) zu wandeln (GIAQUINTA, 1978; HODDINOTT und SWANSON, 1975; LARSON et al., 1980; SWANSON et al., 1976; THROWER, 1962; WEBB und GORHAM, 1964). Im ausgewachsenen Zustand ist die Stoffabgabe vorherrschend. Die Flußrichtung ist nahezu einseitig. Die Blätter sind nur noch in geringem Maße fähig zu importieren (BAUERMEISTER et al., 1980; THORPE und LANG, 1983; THROWER und THROWER, 1980). Etwa bei Erreichen der vollen Blattgröße wird die maximale photosynthetische Leistung gemessen (BOZARTH et al., 1982; DOODSON et al., 1964; HO und SHAW, 1979; SANDERS et al., 1977; THAINE et al., 1959; THROWER, 1962, 1967; WOODWARD, 1976). Mit zunehmendem Alter wird eine mehr oder weniger starke Abnahme der Photosyntheseleistung, und damit ein geringerer Export von Assimilaten gefunden (ASLAM et al., 1977; DOODSON et al., 1964; HARTT und BURR, 1967; HOPKINSON, 1964; LIN und EHLERINGER, 1982; MONDAL et al., 1978; SANDERS et al., 1977; SHIROYA et al., 1961; SILVIUS et al., 1978; THROWER, 1967). Demgegenüber wurden, zumindest für eine begrenzte Zeit nach Entwicklung zur vollen Blattgröße, von BENJAMIN et al. (1981), BOZARTH et al. (1982), DORNHOFF und SHIBLES (1974), ISMAIL und SAGAR (1981), KHAN und SAGAR (1967) sowie OJIMA et al. (1965) konstante Photosyntheseraten bzw. Exportraten gemessen.

SANDERS et al. (1977) fanden 6 Stunden nach Pulsmarkierung des 1. ausgewachsenen Fiederblattes von ca. 3 Wochen alten Sojabohnen mit $^{14}\text{CO}_2$ Exportraten, die zwischen 28,6 und 35,9 % der insgesamt aufgenommenen Radioaktivität lagen. HOFSTRA und NELSON (1969 a) ermittelten nach 2 Stunden eine Exportrate von ca. 38 %, die nach weiteren 4 Stunden auf ca. 45 % der insgesamt fixierten Radioaktivität anstieg. WEBB und GORHAM (1964) erhielten 3 Stunden nach Pulsmarkierung von Primärblättern junger Sojabohnenpflanzen Export-

raten von ca. 15 %, CLAUSS et al. (1964) nach 4 Stunden einen Anteil von 21 %. Aus im Freiland durchgeführten Untersuchungen von HUME und CRISWELL (1973) geht hervor, daß 1 Stunde nach $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung des gesamten Sprosses ca. 20 % des von den grünen Pflanzenteilen fixierten ^{14}C zur Wurzel transloziert wurden.

Aus Untersuchungen von BENJAMIN et al. (1981) an Sojabohnen in der generativen Phase geht hervor, daß nach einer Translokationszeit von 2 Stunden ungefähr 60 % des insgesamt von einem unteren Fiederblatt fixierten radioaktiven Kohlenstoffs exportiert wurden.

THORNE und KOLLER (1974) fanden im gleichen Wachstumsstadium eine Exportrate von ca. 55 %, während EGLI et al. (1976) nach 2 Stunden eine Exportrate von ca. 30 % ermittelten. BENJAMIN et al. (1981) stellten bei generativen Sojabohnenpflanzen mit zunehmendem Blattalter keine signifikante Reduktion im Assimilatexport fest. Dieses steht allerdings in Kontrast zu anderen Untersuchungen. So fand THROWER (1967) 2 Stunden nach Pulsbegasung des voll ausgewachsenen 4. Fiederblattes eine maximale Exportrate von ca. 30 % des insgesamt assimilierten radioaktiven Kohlenstoffs. Der Export nahm bis zur Seneszenz des Blattes auf 10-15 % des ursprünglichen Wertes ab. Von ähnlichen Versuchsergebnissen berichten SILVIUS et al. (1978). Von einer Abnahme der Exportrate um ca. 45 % bei Älterwerden der Blätter berichten auch SANDERS et al. (1977).

Es ist bekannt, daß die räumliche Distanz zwischen einem Source-Blatt und einem Sink ein wesentlicher Faktor ist, der die Verteilung bzw. Menge der zu exportierenden Photosyntheseprodukte zwischen beiden beeinflusst (CONSTABLE und RAWSON, 1982; COOK und EVANS, 1978; ROBINSON et al., 1980). Die Tendenz, daß die unteren Blätter einer Pflanze hauptsächlich zu den Wurzeln, die oberen zur Sproßspitze und die in der Mitte befindlichen Blätter in beide Richtungen ihre Assimilate exportieren, ist an vielen Beispielen gezeigt worden (BIDDULPH und CORY, 1965; FAIREY und DAYNARD, 1978; KHAN und SAGAR, 1967; THAINE, 1959; THROWER, 1962; WARDLAW, 1968). Ein zusätzlicher Aspekt dieser Betrachtung ist, daß im Laufe der pflanzlichen Entwicklung die jeweiligen Blätter ihre Exportströme gemäß den Wachstumsstadien in verschiedene Richtungen zu den jeweiligen Sinks umlenken (BLOMQUIST und KUST, 1971; CROMPTON et al., 1981; EVANS, 1975; HUME und CRISWELL, 1973; ISEBRANDS und NELSON, 1983; ISMAIL und SAGAR, 1981; JONES et al., 1959; KHAN, 1981; KOBLET, 1969; LUPTON, 1966; STOY, 1973). So konnte an jungen Sojabohnen gezeigt werden, daß der Assimilatexport der untersten Blätter

überwiegend basipetal ausgerichtet war (NELSON et al., 1961; VERNON und ARONOFF, 1952). 2 Stunden nach Beginn einer Pulsmarkierung waren 43 % der insgesamt vom untersten Fiederblatt fixierten ^{14}C -Menge stengelabwärts gewandert, dagegen nur 2 % stengelaufwärts (THROWER, 1962). Nach BELIKOV (1958, zit. bei THAINE, 1959) wurden ca. 80 % der aus den Primärblättern junger Sojabohnen exportierten Assimilate in Richtung Wurzel transloziert. THAINE et al. (1959) zeigten im 3-4 Blattstadium, daß nach einer $^{14}\text{CO}_2$ -Markierung des 1. Fiederblattes ca. 90 % der exportierten Photosyntheseprodukte in die Wurzel gelangten. NELSON und GORHAM (1957) fanden 3 Stunden nach Pulsapplikation des Primärblattes, daß der überwiegende Teil des exportierten ^{14}C in Richtung Wurzel transportiert wurde. Ungefähr 50 % der insgesamt aus dem Blatt exportierten Radioaktivität wurde im unteren Stengelbereich gemessen und ca. 29 % in der Wurzel. $^{14}\text{CO}_2$ -Begasungen kompletter Pflanzen zeigten folgendes Verteilungsbild der Assimilate: Nach der 1stündigen Applikationszeit wurden im Stengel 13,9 % und in der Wurzel ca. 2,9 % der insgesamt aufgenommenen Radioaktivität gemessen. Nach weiteren 2 Stunden stieg dieser Anteil im Stengel auf 19,8 % und in der Wurzel auf ca. 4,5 % (RUSSELL und JOHNSON, 1975). Diese Werte stimmen sehr gut mit denen von HUME und CRISWELL (1973) überein, die nach 1 Stunde Translokationszeit im Stengelbereich ca. 13,6 % und in der Wurzel 3,7 % der insgesamt fixierten ^{14}C -Menge fanden.

2.1.4 Transportverhalten

Die in die Wurzel translozierten Assimilate dienen zum Aufbau, Wachstum und Regeneration des Wurzelsystems sowie zur Aufrechterhaltung bestimmter Wurzelfunktionen, wie Metabolisierung und Synthese pflanzeneigener Inhaltsstoffe und Aufnahme von Wasser und Nährstoffen. Bei der Ausführung dieser Aufgaben wird ein Teil des mit den Assimilaten zur Wurzel translozierten Kohlenstoffs wieder ausgeschieden. Dies geschieht durch Wurzelatmung und in Form fester oder flüssiger Verbindungen, wie höhermolekulare unlösliche Verbindungen, lösliche Substanzen wie niedermolekulare Zucker, organische Säuren oder Aminosäuren und letztendlich abgestorbene Wurzelzellen, Haare und größere Bruchstücke von Wurzeln (GUCKERT, 1981; JOHNEN, 1974; KUCEY und PAUL, 1982; NONNEN, 1980; PARTON et al., 1978; PATE und HERRIDGE, 1978; WAREMBOURG und PAUL,

1977; WHIPPS und LYNCH, 1982; WIEDENROTH und POSKUTA, 1981). Andererseits fanden KHAN und SAGAR (1969) in ihren Versuchen an Tomaten (*Lycopersicon lycopersicum* L.), daß die Wurzeln beträchtliche Mengen ihres akkumulierten radioaktiv markierten Kohlenstoffs schon nach kurzer Zeit in andere Pflanzenteile retranslozierten. Ein ähnliches Verhalten zeigten ISMAIL und SAGAR (1981) an Bohnen (*Vicia faba* L.). Beobachtungen von FAIREY und DAYNARD (1978) an Mais weisen darauf hin, daß die Wurzel als Ort der Synthese die Aussendung von Aminosäuren und anderen stickstoffhaltigen Metaboliten in andere Pflanzenteile bewirkt (EZETA und JACKSON, 1975; IVANKO und INGVERSEN, 1971; PATE, 1973). An verschiedenen Pflanzen konnte eine mehr oder minder starke Retranslokationsrate von Assimilaten, hauptsächlich Aminosäuren, aus der Wurzel in andere Pflanzenteile nachgewiesen werden (IZIRO und HORI, 1983; LAMBERS et al., 1982; PATE und HERRIDGE, 1978).

Der Export von Assimilaten aus photosynthetisch aktivem Gewebe entspricht einem bestimmten Verhaltensmuster. Der Zeitverlauf dieser Assimilattranslokation erfolgt nach einem 2- bzw. 3-Phasenprozeß. In der ersten Phase, kurze Zeit nach Beginn der Pulsmarkierung, steigt die exportierte Menge an Photosyntheseprodukten rapide an und zeigt einen fast linearen Verlauf. Nach etwa 1,5 bis 2 Stunden nimmt die Exportrate stetig ab. Nach dieser Übergangsphase verbleiben die Exportraten innerhalb der nächsten Stunden auf einem konstant niedrigen Niveau, oder verlaufen asymptotisch gegen Null (BENJAMIN et al., 1981; CLAUSS et al., 1964; EGLI et al., 1976; HOFSTRA und NELSON, 1969 a, b; MOORBY, 1977; MOORBY und JARMANN, 1975; MUNNS und PEARSON, 1974; PEARSON, 1974; SUNG und KRIEG, 1979; THORNE und KOLLER, 1974; TROUGHTON et al., 1974 a).

Die Ursache für diese Exportkinetik liegt im Source. So ist das Muster dieser Zeitprofile typisch für ein System, in welchem der assimilierte Kohlenstoff zuerst in 2 oder 3 Kompartimente mit unterschiedlich schnellen Durchgangsraten aufgeteilt wird, bevor er das Blatt durch das schnellere Kompartiment verläßt (EVANS et al., 1963; FISHER, 1970 b, c, 1975 a; MOORBY, 1977; MOORBY und JARMANN, 1975). Nach FARES et al. (1978) wird nach einer Pulsmarkierung radioaktiver Kohlenstoff sofort weitertransloziert, in Zuckermolekülen zwischengelagert oder aber als Stärke gespeichert. Im photosynthetisch aktiven Gewebe retenierter radioaktiver Kohlenstoff steht kurzfristig

nicht für den Export zur Verfügung. Bei anschließender Verdunkelung des Source-Blattes wird kein neuer inaktiver Kohlenstoff mehr fixiert, der sich zum Teil als neue Stärke ablagern würde. Die Folge ist, daß die zwischengelagerte Stärke mit dem eingebauten radioaktiven Kohlenstoff metabolisiert und als Zucker exportiert wird. Die unter diesen Bedingungen erhöhte Translokationsrate an Radioaktivität ist darin begründet, daß der radioaktive Kohlenstoff in der zuletzt gebildeten Stärke an der Peripherie der Stärkekörner lokalisiert ist und daher auch als erster wieder abgebaut wird (FARES et al., 1978). Dieser Zusammenhang konnte auch sehr deutlich an Sojabohnen gezeigt werden. Exportierten dauerbelichtete Pflanzen in einer bestimmten Zeit weniger als 1 % der Radioaktivität aus dem Blatt, so waren es bei Verdunkelung mehr als 11 % (NELSON und GORHAM, 1957).

Untersuchungen zur Geschwindigkeit, mit der die Photosyntheseprodukte im Phloem bewegt werden, sind sehr zahlreich, und an vielen Pflanzen durchgeführt worden (CANNY, 1960, 1961; CRAFTS und CRISP, 1971; EVANS und WARDLAW, 1976; WARDLAW, 1965). Gerade die Anwendung des Isotops ^{14}C bot in neuerer Zeit die Möglichkeit in vivo Messungen durchzuführen (BAUERMEISTER et al., 1980; FARES et al., 1978; HAYDEN et al., 1980; JAHNKE, 1982; TROUGHTON, 1975; TROUGHTON et al., 1974 a, b, 1977; WILLIAMS et al., 1979). An Sojabohnen wurden Translokationsgeschwindigkeiten im Stengelbereich zwischen 17 und 84 cm/Stunde gemessen (EVANS et al., 1963; MOORBY et al., 1963; NELSON et al., 1958; THROWER, 1965).

Nach MOORBY et al. (1974), THOMPSON et al. (1979), TROUGHTON (1975) sowie TROUGHTON et al. (1974 b, 1977) übt auch die Beleuchtung einen Einfluß auf die Translokationsgeschwindigkeit aus. Mit zunehmender Belichtung soll die Geschwindigkeit ansteigen. CHRISTY und SWANSON (1976) fanden eine Abhängigkeit der Transportgeschwindigkeit vom CO_2 -Gehalt der Luft bzw. der Photosyntheserate. Sie vermuten eine direkte Abhängigkeit von der Saccharosekonzentration im Source-Blatt. WARDLAW (1976 a) fand eine direkte Abhängigkeit der Transportgeschwindigkeit vom Assimilatbedarf der Sinks. Je höher der Bedarf, desto schneller auch die Geschwindigkeit. Daß Trockenstreß die Geschwindigkeit des Phloemtransports negativ beeinflussen soll, ist von FARES et al. (1983) angedeutet worden. Keine oder nur sehr geringe Veränderungen der Translo-

kationsgeschwindigkeit unter Salz- bzw. Trockenstreßbedingungen fanden dagegen HARTT (1967), SUNG und KRIEG (1979) und WARDLAW (1967).

2.1.5 Transportbahnen und Transportmechanismus

Saccharose als wichtigste Transportform der Assimilate wird synthetisiert durch das Enzym Saccharosephosphat-Synthetase, das ausschließlich im Zytoplasma der Mesophyllzellen lokalisiert ist. Durch ein weit verzweigtes Netz feinsten Leitbahnen, die längs den Mesophyllzellen verlaufen (GEIGER, 1975; GEIGER und CATALDO, 1969; TRIP, 1969), werden die Assimilate eingesammelt und gleichsam in den größeren Adern zum Blattstiel weitergeleitet. Dem Transfer der Saccharose aus den Mesophyllzellen hin zu den "sites of loading" (GEIGER, 1975; GEIGER et al., 1973, 1974; GEIGER und GIAQUINTA, 1982; GIAQUINTA, 1983; KAISER et al., 1979; LÜTTGE und HIGINBOTHAM, 1979), folgt die eigentliche Beladung der Siebzellen des Phloems, ein entgegen einem Konzentrationsgradienten verlaufender aktiver Prozeß (GEIGER, 1975; GEIGER et al., 1973; GEIGER und GIAQUINTA, 1982; GIAQUINTA, 1976, 1983; SOVONICK et al., 1974). Nach GEIGER und FONDY (1980) geschieht die Phloem-Beladung als Reaktion auf einen veränderten Sinkbedarf, und nicht auf Änderungen des Phloemturgors oder der Konzentration in den Siebröhren. Die CO₂-Fixierung, bis hin zur Beladung des Phloems mit Saccharose, läßt sich zeitlich sehr eng zwischen 3 und 10 Minuten determinieren (EVANS et al., 1963; MOORBY und JARMANN, 1975; TROUGHTON et al., 1974 a; WILLIAMS et al., 1979).

Der Ferntransport der Photosyntheseprodukte findet in lebenden langgestreckten Gewebesystemen statt, in den Siebröhren bei Angiospermen oder weniger stark spezialisiert in Stränge angeordneten Siebzellen bei Gymnospermen. Demgemäß besitzen die Siebelemente eine der Leitfunktion angepaßte Differenzierung (MORTIMER, 1965; NELSON, 1963; NELSON et al., 1959; PERKINS et al., 1959; WARDLAW, 1974; WEATHERLEY et al., 1959; WILKINS, 1969; ZIEGLER, 1963). Das Transportsystem ist nicht polarisiert, und grundsätzlich zur Stoffleitung in basipetaler und akropetaler Richtung, sowie zu den Seiten (zentrifugal und zentripetal) befähigt. Es kann somit

während der Assimilattranslokation zu den verschiedenen Sinks zu einem erheblichen Quertransport und vorübergehenden Verlust durch Speicherung im umgebenden Gewebe kommen (EVANS et al., 1963; IN-COLL und NEALES, 1970; MINCHIN et al., 1983; MOORBY et al., 1963; NELSON, 1963; PICKARD et al., 1979; THOMPSON et al., 1979; THORPE und LANG, 1983; THORPE et al., 1983; WILLIAMS et al., 1979).

Lösliche Zucker bilden die wichtigste Transportform der Photosyntheseprodukte (CLAUSS et al., 1964; FISHER, 1970 a; NELSON et al., 1961; VERNON und ARONOFF, 1952). Die Analyse des Siebröhrensaftes zeigt, daß der überwiegende Teil der gelösten und geleiteten Verbindungen aus Saccharose besteht. Der Anteil an Trockensubstanz liegt bei etwa 10-25 % (BIDDULPH und CORY, 1957; CRAFTS und CRISP, 1971; FISHER, 1978; KURSANOW, 1963; NELSON, 1963; NELSON et al., 1959; PHILLIPS und SMITH, 1974; VAN DIE, 1975). Daneben werden aber auch in geringeren Mengen Aminosäuren, Amide, Carbonsäuren, Nucleotide sowie Vitamine und Phytohormone befördert (FISHER, 1970 a; HALL und BAKER, 1972; OAKS, 1966; SCHRADER et al., 1980; WARDLAW, 1974; ZIEGLER, 1971, 1975). An anorganischen Ionen sind die Kationen K^+ und Mg^{2+} sowie Phosphat-Anionen stärker vertreten (HALL und BAKER, 1972; MARSHALL und WARDLAW, 1973; MENGEL und HAEDER, 1977; WARDLAW, 1974; ZIEGLER, 1975).

Der genaue Mechanismus der Assimilatleitung, das heißt des Langstreckentransports von den Blättern zu den einzelnen Sinks war lange Zeit umstritten. Von den verschiedenen Hypothesen und Modellvorstellungen (CANNY, 1975; FENSOM, 1972, 1975; MAC ROBBIE, 1975; SPANNER, 1975; SPANNER und JONES, 1970), ist die von Münch vor über 50 Jahren entwickelte Druckstrom-Hypothese trotz aller Kontroversen mehr denn je aktuell. Im einzelnen ist die Münch'sche Hypothese im Laufe der Zeit zwar modifiziert worden, doch sprechen viele Argumente für eine Massenströmung entlang einem Konzentrationsgradienten (GIAQUINTA und GEIGER, 1977; GOESCHL et al., 1976; MILBURN, 1975; MINCHIN et al., 1983; PICKARD et al., 1978 b; SHEIKHOESLAM und CURRIER, 1977 a; THORPE et al., 1983; WARDLAW, 1974; WEATHERLEY, 1975; YOUNG et al., 1973).

2.2 Salinität (Salz- bzw. Trockenstreß)

Von den äußeren Wachstumsfaktoren fällt neben den Wasserverhältnissen der chemischen Zusammensetzung des Bodens eine entscheidende Rolle zu. Die Wachstums- und Entwicklungsvorgänge der Pflanzen sind nicht nur vom Vorhandensein der zum Aufbau pflanzlicher Substanz benötigten Nährstoffe abhängig, sondern auch von deren Quantität. Aus der Beziehung zwischen bestimmten Mineralstoffen und der Physiologie der Pflanzen läßt sich mit Bezug auf salzreiche Standorte grundsätzlich eine Einteilung in zwei Gruppen, nämlich Halophyten und Glykophyten, vornehmen. Nach STOCKER (1928, zit. bei BAUMEISTER und ERNST, 1978) bezeichnet man solche Pflanzen als Halophyten, die in irgendeinem Stadium ihrer Entwicklung Salzkonzentrationen ausgesetzt sind, die Glykophyten nicht ohne Schädigungen ertragen können. Glykophyten, zu denen auch unsere Kulturpflanzen zählen, sind in der Regel keinen hohen Salzkonzentrationen ausgesetzt, müssen aber unter besonderen Bedingungen (siehe Einleitung) mit einer Anreicherung von Salzen im Boden fertig werden. Die Reaktionen solcher Pflanzen auf Salinität soll Gegenstand folgender Ausführungen sein.

2.2.1 Einwirkung auf die Pflanze

Hohe Salzkonzentrationen im Wurzelraum können durch ihre osmotische Wirkung (Wasserstreß), ihre ionenspezifische Wirkung (Ionenungleichgewicht) oder ihre toxische Wirkung (exzessive Akkumulation bestimmter Ionen) auf physiologische Prozesse in der Pflanze einwirken. Einer oder mehrere Faktoren zugleich können in Abhängigkeit von der Art und Konzentration der Salze, den jeweiligen Umweltbedingungen und der Pflanzenspezies dominieren. BEDUNAH und TRILICA (1981), BERNSTEIN (1975), BERNSTEIN und HAYWARD (1958), GALE (1975) und LEVITT (1972) vermuten, daß der Hauptgrund für das verminderte Wachstum salzgestreßter Pflanzen in einem geringen osmotischen Potential und erst sekundär in einer spezifischen Ionentoxizität zu suchen ist. Demgegenüber zeigten Versuche mit isoosmotisch aufgesalzenen Lösungen verschiedener Salze und Polyäthylenglykol (PEG), daß Pflanzen sehr wohl auf den Salinitätstypus reagieren (ASHOUR et al., 1977; DESHPANDE und NIMBALKAR, 1982; GALE und POLJAKOFF-MAYBER, 1970; KENNEDY, 1977; LAPINA und BIKMUKHAMETOVA, 1972; NUKAYA et al., 1982 a, b; SANCHEZ-DIAZ et al., 1982; STRACK et al., 1975).

Desweiteren konnte an verschiedenen Pflanzen beobachtet werden, daß Salzstreß zu Veränderungen in der Nährstoffaufnahme führt (EL-FOULY und JUNG, 1981; GREENWAY, 1973; HEDGE und PATIL, 1982; HUQ und LARHER, 1983 a; LESSANI und MARSCHNER, 1978; MARSCHNER et al., 1981 b; WIENEKE und LÄUCHLI, 1980). Dieses deutet darauf hin, daß neben der Wirkung eines ungünstigen osmotischen Gradienten vor allem auch ein inhibitorischer Effekt hoher Salzkonzentrationen auf den Zellmetabolismus einwirkt (GREENWAY und MUNNS, 1980; HUQ und LARHER, 1983 a; JENNINGS, 1976; NUKAYA et al., 1981, 1982 a, b; RAINS, 1972).

Somit ist abzuleiten, daß eine partielle Folge von Salzstreß der des Trockenstresses bei Pflanzen entspricht, nämlich eine durch ein niedriges osmotisches Potential des Wurzelmediums bedingte erschwerte Wasseraufnahme. Auch scheinen einige Reaktionen der Pflanze auf Salinität unspezifisch und Folge abnehmender Wasserpotentiale zu sein. Dieses führte zu der Überlegung, auch einige Aspekte aus der Literatur zum Trockenstreß mit einfließen zu lassen.

Die Wirkung salinen Wurzelmediums ist aber nicht nur abhängig von der Art und Stärke des Streßzustandes, sondern auch von der Pflanzenart und dem Entwicklungszustand der Pflanze (BERNSTEIN, 1975; BERNSTEIN und HAYWARD, 1958; GALE et al., 1967; MAGISTAD et al., 1943; PASTERNAK et al., 1979), sowie den äußeren Bedingungen, wie Nährstoffversorgung (WAGENET et al., 1980), Beleuchtung (HELAL und MENGEL, 1981; KEMP und CUNNINGHAM, 1981; MALLOT et al., 1975; MEIRI et al., 1982; NOLAN et al., 1982), relativer Luftfeuchte (CRUZ-ROMERO und RAMOS, 1979; GALE et al., 1967; HOFFMAN und JOBES, 1978; HOFFMAN und RAWLINS, 1971; HOFFMAN et al., 1978; NIEMAN und POULSEN, 1967) und Temperatur (AHI und POWERS, 1938; HOFFMANN et al., 1978; KEMP und CUNNINGHAM, 1981; MAGISTAD et al., 1943; MALLOT et al., 1975; SMITH et al., 1981).

Sichtbare, durch erhöhte Salzkonzentrationen bedingte Schäden an Sojabohnen (ABEL und MAC KENZIE, 1964; NUKAYA, 1982 a; PARKER et al., 1983) zeigen ein ähnliches Bild wie andere Pflanzen (BERGMANN, 1983; BERNSTEIN, 1975). Erste Symptome werden erst einige Zeit nach Anlegen des Streßzustandes offensichtlich. Die Blätter hängen an ihren Blattstielen herunter, ohne dabei die typischen Welkeerscheinungen zu zeigen (Abb. 1), offenbar bedingt durch einen salzinduzierten höheren Turgor bzw. die starke osmotische Bindung des in der Vakuole befindlichen Wassers (MENGEL, 1979;

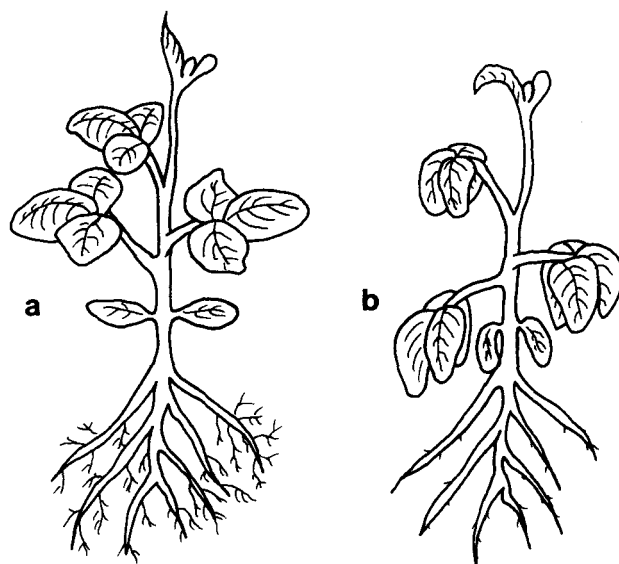


Abb. 1: Schematische Darstellung von Salzschadwirkungen auf den Habitus junger Sojabohnenpflanzen (a: ohne Salzeinwirkung, b: salzgestreßt).

HEDGE und PATIL, 1982). Die Pflanzen reagieren mit einer geringen Wachstumsrate, ihr Habitus ist gedrunken und die jüngeren Blätter haben eine auffällige hellgrüne Farbe. Die älteren Blätter zeigen vom Rand her Verbräunungen und Nekrosen und fallen frühzeitig ab. Physiologische Störungen können allerdings bereits eintreten, bevor überhaupt sichtbare Symptome an der Pflanze erkennbar sind (BARLASS und SKENE, 1981; DOWNTON, 1977 a; WALKER et al., 1981, 1982).

Andererseits scheinen sich geringfügig erhöhte Salzgehalte im Nährmedium positiv auf das Wachstum einiger Pflanzen auszuwirken (DESH-PANDE und NIMBALKAR, 1982; HEDGE und PATIL, 1982; HUBER und SAN-KHLA, 1979; NIEMAN, 1962; NIMBALKAR und JOSHI, 1976).

2.2.2 Anpassungsmechanismen

Die Salztoleranz innerhalb einer Pflanzenart ist durch eine gewisse genetische Variationsbreite gekennzeichnet (DEVINE, 1982; DUVICK et al., 1981; EPSTEIN, 1976; PASTERNAK et al., 1979).

Diese genotypischen Unterschiede in der Salzempfindlichkeit können eine Folge völlig verschiedener Regulationsmechanismen in der Nährstoffversorgung sein. So sind höhere Salztoleranzen bestimmter Sojabohnenvarietäten (ABEL, 1969; ABEL und MAC KENZIE, 1964; LÄUCHLI und WIENEKE, 1979; PARKER et al., 1983) und zahlreicher anderer Pflanzen (BARLASS und SKENE, 1981; DOWNTON, 1977 b; FRANCOIS, 1982; GREENWAY und MUNNS, 1980; KUIPER, 1968; PAMMENTER, 1983; RATHERT, 1982 a; TOWNSEND, 1980; WINTER und LÄUCHLI, 1982) eng korreliert mit einer verminderten Cl^- -Ionen Translokation in den Sproß. Im Gegensatz dazu sind höhere Salztoleranzen bei verschiedenen Tomatengenotypen assoziiert mit bevorzugter Akkumulation von Na^+ Ionen (RUSH und EPSTEIN, 1976) oder von Na^+ und Cl^- Ionen (TAL, 1971) im Sproß. Auch bei verschiedenen Zuckerrübengenotypen ist die Salztoleranz positiv korreliert mit einer Akkumulation von Na^+ und Cl^- Ionen im Sproß (LESSANI und MARSCHNER, 1978; MARSCHNER et al., 1981 a).

Unter salinen Bedingungen nimmt eine Pflanze aber vermehrt Ionen auf, reichert sie in ihrem Gewebe an und kann damit ihr Wasserpotential bzw. die osmotische Potentialkomponente erniedrigen, ein für halophytische Pflanzen typischer Anpassungsmechanismus (FLOWERS et al., 1977; HELLEBRUST, 1976, 1980; WAINWRIGHT, 1980; YEO, 1981). Auf diese Weise wird die Wasserpotentialdifferenz zwischen Bodenlösung und Pflanze größer, so daß die Pflanze wieder in der Lage ist, verstärkt Wasser aufzunehmen. Diese z.T. über eine erhöhte Aufnahme von Elektrolyten bewirkte Anpassung der Pflanze an saline Bedingungen wird als "osmotic adjustment" bezeichnet (HELLEBRUST, 1976; RAINS, 1972). Unter Salzstreß stehende Glykophyten haben diametrale Ansprüche, zum einen sollten sie zwecks osmotischer Anpassung vermehrt Ionen aus der Bodenlösung aufnehmen und akkumulieren, andererseits wegen toxischer Effekte den Einstrom möglichst begrenzen.

Desweiteren schließt der osmotische Anpassungsmechanismus neben der Aufnahme und Akkumulation von Ionen eine Synthese und Akkumulation pflanzeeigener organischer Verbindungen ein, die ebenfalls zur Reduktion des osmotischen Zellpotentials beitragen können. Hierdurch wird die gestreßte Pflanze in die Lage versetzt, trotz geringer Wasserpotentiale einen Turgordruck aufrecht zu erhalten. Dieses erlaubt, mit lebenswichtigen physiologischen Prozessen fortzufahren, die normalerweise wegen des geringen Wasser-

potentials inhibiert wären (GREENWAY und MUNNS, 1980; HEYSER und NABORS, 1981; MAAS und NIEMAN, 1978; SANCHEZ-DIAZ et al., 1982; WALKER et al., 1981).

Bei Glykophyten scheinen K^+ -Ionen das wichtigste anorganische Osmotikum zu sein (CRAM, 1976; HELLEBRUST, 1976; KAUSS, 1977). Die hauptsächlich organischen Komponenten zur osmotischen Anpassung an saline Bedingungen sind lösliche Zucker und organische Säuren (CRAM, 1976; HELLEBRUST, 1976; KAUSS, 1977). Dabei sind die anorganischen Ionen hauptsächlich in der Vacuole, und die organischen gelösten Stoffe in Cytoplasma lokalisiert (FLOWERS et al., 1977; HELLEBRUST, 1976; HSIAO, 1973; STOREY und WYN JONES, 1978).

So konnte in Blättern verschiedener Pflanzen unter Salzstreßbedingungen eine Akkumulation von Saccharose, bzw. ein Anstieg im Gesamt-Zuckergehalt beobachtet werden (CHAVAN und KARADGE, 1980; GAUCH und EATON, 1942; NIGHTINGALE und FARNHAM, 1936; RATHERT et al., 1981; WADLEIGH und GAUCH, 1942). Gegensätzliche Ergebnisse, nämlich abnehmende Zuckergehalte in den Blättern salzgestreßter Pflanzen fanden DOWNTON (1977 a), HEDGE und PATIL (1982), JOSHI und KARADGE (1979), NIMBALKAR und JOSHI (1976), RUSH und EPSTEIN (1976) sowie WADLEIGH und AYERS (1945). Messungen der Reserve-Kohlenhydrate zeigten ebenfalls ein sehr unterschiedliches Bild. So wurden mit zunehmendem Salzstreß abnehmende Blattstärkegehalte (DOWNTON, 1977 a; RATHERT, 1982 b; WADLEIGH und AYERS, 1945) als auch ansteigende Stärkeakkumulationen (GAUCH und EATON, 1942; RATHERT et al., 1981; RATHERT und DOERING, 1983) in Blättern verschiedener Pflanzen gefunden. Die Veränderungen im Kohlenhydratmetabolismus scheinen sehr stark vom Salinitätstypus, der Pflanzenart und dem Grad der Salzempfindlichkeit beeinflusst zu sein (CHAVAN und KARADGE, 1980; RATHERT, 1982 b; RATHERT et al., 1981; RUSH und EPSTEIN, 1976).

RATHERT et al. (1981), RATHERT (1982 b) und RATHERT und DOERING (1983) folgern, daß eine durch Salzstreß bedingte Akkumulation von Saccharose und Stärke im Blatt typische Merkmale salzempfindlicher Pflanzen sind. MAAS und NIEMAN (1978) interpretieren die Zuckerakkumulation in Blättern salzgestreßter Pflanzen als ein eindeutiges Indiz für ein Funktionieren des osmotischen Anpassungsmechanismus. SCHLEIFF (1982) führt aus, daß die Sensitivität von Kulturpflanzen gegenüber einem Salzstreß wesentlich von der osmotischen Anpassung ihrer Organe abhängt. Der Sproß bzw. die welkenden Blätter einer salzempfindlichen Pflanze sind gekennzeichnet durch niedrige Gehalte an osmotisch wirksamen Substanzen und hohe

Wasserpotentiale. Das Merkmal einer Pflanze mit geringerer Salzempfindlichkeit ist ein niedriges Wasserpotential und hohe osmotische Drücke.

Eine osmotische Anpassung kann auch bei trockengestreßten Pflanzen beobachtet werden, was auf eine unspezifische Reaktion durch abnehmende Blattwasserpotentiale hinweist (BEGG und TURNER, 1976; CUTLER et al., 1977; FERERES et al., 1978; HENSON et al., 1982; JONES und TURNER, 1978, 1980; MEYER und BOYER, 1972, 1981; MUNNS und WEIR, 1981; SIONIT et al., 1981 b; TURNER und BEGG, 1978; TURNER et al., 1978).

Ferner wurden unter Salzstreßbedingungen erhöhte Gehalte an freien Aminosäuren, insbesondere Prolin, gefunden, die allerdings bei Glykophyten, gemessen am Gesamtaufkommen des osmotischen Potentials, relativ gering sind (CHAVAN und KARADGE, 1980; CHU et al., 1976; GÖRING et al., 1978; PALFI und JUHASZ, 1970; PRASAD et al., 1980; ROEB et al., 1982; ROSEN und TAL, 1981; STEWART und LARHER, 1980; STOREY und WYN JONES, 1975; WEIMBERG et al., 1982). Da Prolin sich auch unter Trockenstreßbedingungen in Pflanzen anreichert (DOVE, 1982; FORD und WILSON, 1981; FUKUTOKU und YAMADA, 1981, 1982; HANSON und TULLY, 1979; HUBER und EDER, 1982; MUNNS et al., 1979; SINGH und GUPTA, 1983), scheint die Synthese dieser Aminosäure ebenfalls auf einer unspezifischen Reaktion durch abnehmende Wasserpotentiale zu beruhen. Ebenfalls konnten unter salinen Bedingungen erhöhte Betain-Gehalte in der Pflanze nachgewiesen werden (GIDDINGS und HANSON, 1982; HANSON und WYSE, 1982; HUQ und LARHER, 1983 b; STOREY und WYN JONES, 1975).

Daß das Blattalter einen wesentlichen Einfluß auf die osmotische Anpassung und somit auf die Photosynthese hat, zeigten ACKERSON (1981), HUCK et al. (1983), MOORBY et al. (1975) und MUNNS und WEIR (1981). Sowohl an salz-, als auch trockengestreßten Pflanzen konnte demonstriert werden, daß eine osmotische Anpassung nicht nur in photosynthetisch aktivem Gewebe, sondern auch in anderen Pflanzenteilen wie der Wurzel stattfindet (BOWER und TAMINI, 1979; GREACEN und OH, 1972; SHARP und DAVIES, 1979; SHONE und FLOOD, 1982).

Da unter salinen Bedingungen das osmotische Potential der Pflanzenzellen reduziert ist, sind die salzgestreßten Pflanzen, wollen sie einen ungehinderten Phloemtransport aufrechterhalten, gezwungen, die Konzentration gelöster Stoffe in den Siebröhren über den normalen Wert hinaus zu erhöhen. So geht aus Untersuchungen von FARES et al. (1983), HALL und MILBURN (1973), PEEL und WEATHERLEY

(1963) und WEATHERLEY et al. (1959) hervor, daß die Pflanze einer durch veränderte Wasserpotentiale bewirkten Einengung des Assimilatstromvolumens mit einem Anstieg der Phloemsaftkonzentration begegnet. SMITH und MILBURN (1980) führen aus, daß Trockenstreß eine positive Beeinflussung der Phloembeladung induziert. Dieses würde bedeuten, daß eine geringere Wasserverfügbarkeit der Pflanze auch durch eine Osmoregulation im Phloem ausgeglichen wird.

2.2.3 Veränderungen der Photosynthese und Assimilattranslokation

In der Regel bewirken steigende Salzkonzentrationen im Nährmedium glykophytischer Pflanzen eine Reduktion der Photosyntheserate. Die die Photosyntheseleistung hemmenden Einflüsse können in einer Minderung der Chloroplastenaktivität bzw. im Chlorophyllabbau (CHAVAN und KARADGE, 1980; HEDGE und PATIL, 1982; JOSHI und KARADGE, 1979; KENNEDY, 1977; NIMBALKAR und JOSHI, 1976; PATIL und PATIL, 1983), einer erhöhten Respiration (KENNEDY, 1977; PASSERA und ALBUZZIO, 1978), oder erhöhten Blattwiderständen (DOWNTON, 1977 b; WALKER et al., 1979, 1982) begründet sein. Daß zunehmende stomatäre Widerstände den Gasaustausch und damit die Photosynthese hemmen, ist von zahlreichen Autoren beschrieben worden (BEADLE et al., 1981; BEDUNAH und TRILICA, 1981; BOYER, 1970 b; GALE et al., 1967; HODDINOTT et al., 1979; IKE, 1982; JONES et al., 1980 a; PALTA, 1983; SANCHEZ et al., 1983; SHEKHAR und IRITANI, 1979; WATSON und WARDLAW, 1981). Aber auch nicht-stomatäre Faktoren, wie Transportwiderstände in der flüssigen Phase zwischen den Mesophyllwänden bis zu den Orten der Carboxylierung, photochemische Anregungswiderstände oder eine Hemmung biochemischer Vorgänge treten auf (DOWNTON, 1977 a; HUBER und SANKHLA, 1979; WALKER et al., 1981; WIGNARAJAH und BAKER, 1981). Eine Beeinflussung photosynthetisch wirksamer Enzyme wurde sowohl bei salzgestreßten (HEDGE und PATIL, 1982; HEUER und PLAUT, 1981; JOSHI und KARADGE, 1979) als auch bei wassergestreßten Pflanzen (HEUER und PLAUT, 1981; LAWLOR, 1979; PLAUT, 1971; VAPAAVUORI und VALANNE, 1982) gefunden. Eine Kombination beider Faktoren, nämlich stomatäre als auch nicht-stomatäre Widerstände, scheint letztendlich der Grund für die Reduktion der Photosyntheseleistung zu sein (BEADLE et al., 1981; BOYER, 1976; BRADFORD und HSIAO, 1982; BUNCE, 1982; DOWNTON, 1977 a; GALE und POLJAKOFF-MAYBER, 1970; HSIAO, 1973; MAWSON und COLMAN, 1983; MOORBY et al., 1975; SWIETLIK et al., 1983; WALKER et al., 1979,

1982). Dabei steht die Abnahme der Photosynthese und der Transpirationsrate in enger Beziehung zum Blattwassergehalt der gestreßten Pflanzen (ACKERSON, 1981; ACKERSON und HEBERT, 1981; BOYER, 1970, 1976; BRIX, 1979; GORASHY et al., 1971; HAND et al., 1982; JONES und RAWSON, 1979; TAN und BUTTERY, 1982).

In diesem Zusammenhang darf das Anwachsen der Blattwiderstände gegen den CO_2 -Austausch aber nicht als ein primärer Effekt des Streßzustandes gewertet werden, da dies ein Feed-back Effekt, zum Beispiel resultierend aus verminderter Kohlenhydratausnutzung sein könnte (GREENWAY und MUNNS, 1980).

Eine Wiederbewässerung bzw. eine Unterbrechung des Salzstress bewirkt nach einiger Zeit einen Anstieg der Blattwasser- und osmotischen Potentiale (BOYER, 1971 a; HALL und LARSON, 1982; HENSON, 1982; JONES und RAWSON, 1979; SIONIT et al., 1981 b) sowie eine teilweise (CURE et al., 1983; FRANK et al., 1973) oder komplette Erholung der Photosyntheserate (BOYER, 1971 a; JONES und RAWSON, 1979; SANCHEZ et al., 1983; SILVIUS et al., 1977).

Nach GREENWAY (1973), POLJAKOFF-MAYBER und GALE (1975) und SCHWARZ und GALE (1981) könnte das durch Salzbelastung bewirkte geringere Pflanzenwachstum auf eine Änderung der Assimilatverwendung zurückzuführen sein. So dienen die Assimilate, die bei nichtgestreßten Pflanzen für das Wachstum gebraucht werden, unter salinen Bedingungen vermehrt zur Aufrechterhaltung des "Status quo". Bei Salzbelastung scheint nämlich der Energieaufwand wegen der durch die Anwesenheit von Salzen bedingten Kompartimentierung und Sekretion, bzw. wegen des Ausgleichs zellulärer Schäden, größer zu sein (LÜTTGE et al., 1971; PENNING DE VRIES, 1975; RAINS, 1972).

An einer Vielzahl von Pflanzen konnte gezeigt werden, daß sich Trockenstreß negativ auf die Translokation von Photosyntheseprodukten auswirkt. So fanden WIEBE und WIHRHEIM (1962) an Sonnenblumen (*Helianthus annuus* L.) mit steigendem Diffusionsdruckdefizit abnehmende Translokationsraten von Assimilaten. Bei welkenden Pflanzen mit einem Diffusionsdruckdefizit von 10-12 atm, im Vergleich zu voll turgiden Pflanzen mit einem Diffusionsdruckdefizit von 1-2 atm, waren die Translokationsraten um ca. 2/3 erniedrigt. An der mediterranen Spritzgurke (*Echallium elaterium* L.) konnte SHEIKHOESLAM und CURRIER (1977 b) eine Reduktion der Transloka-

tionsrate um den Faktor 3 bis 6 registrieren. ROBERTS (1964) ermittelte unter einem anwachsenden Wasserdefizit von 5 auf 20 % bei Tulpenbäumen (*Liriodendron tulipifera* L.) eine Verringerung der Assimilattranslokation bis zu 86 %. WATSON und WARDLAW (1981) fanden an Sudanhirse (*Sorghum sudanense* L.), Weizen (*Triticum aestivum* L.), Inkaweizen (*Amaranthus caudatus* L.) und Sonnenblumen (*Helianthus annuus* L.) je nach Pflanzenart und Höhe des Wasserpotentials unterschiedlich reduzierte Translokationsraten. Auch PLAUT und REINHOLD (1965) konnten mit Hilfe ^{14}C -markierter Saccharose an Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L.) drastisch reduzierte Translokationsraten nachweisen. REID (1974) fand an Nadelhölzern (*Pinus ponderosa* L.), daß bei einem Substratwasserpotential von -5,5 bar (Polyäthylenglykol) die Assimilattranslokation zur Wurzel unterbunden war. MAC WILLIAM (1968) ermittelte an verschiedenen *Phalaris* Spezies, daß unter Streß die perennierende Art effizienter in ihrer Translokation von Assimilaten zur Wurzel war als die annuelle Art.

Gleichsam wird berichtet, daß die Photosynthese gegenüber Trockenstreß bzw. Salzstreß empfindlicher reagieren soll als die Translokation von Assimilaten aus einer Source. SUNG und KRIEG (1979) fanden bei Änderung der Blattwasserpotentiale von -14 auf -27 bar an Hirse (*Sorghum bicolor* L.) und Baumwolle (*Gossypium hirsutum* L.) um 26 % bzw. 37 % reduzierte Photosyntheseraten. Der Assimilattransport verringerte sich dagegen nur um 7 bzw. 9 %. Bei *Gladiolus* Spezies bewirkte eine Abnahme des Wasserpotentials auf -14 bar einen Photosyntheserückgang um 72 % bei einer Reduktion des Assimilatexports aus dem Source-Blatt um ca. 46 % (ROBINSON et al., 1983). Starker Wasserstreß reduzierte bei Gras (*Lolium temulentum* L.) die Photosyntheserate um ca. 50 %, wohingegen die Translokation von Photosyntheseprodukten aus einem ausgewachsenen Blatt um 30-35 % vermindert war (WARDLAW, 1967). Ähnliche Versuchsergebnisse erzielten SHEKHAR und IRITANI (1979) an Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.). So war die Photosyntheserate um ca. 50 % und der Export von Assimilaten aus den grünen Pflanzenteilen in die Knollen zu ungefähr 20 % reduziert. Ein Aufsalzen des Nährmediums auf -6 bar (NaCl) zeigte an Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L.) eine rasche Abnahme der Photosyntheserate bei gleichem oder leicht reduziertem Assimilatexport aus dem Source-Blatt (HODDINOTT et al., 1979). STRACK et al. (1975) fanden an salzgestreßten Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L.) (NaCl, -4,5 bar) einen Rückgang der Photosyntheserate um ca. 80-90 %. 2 Stunden nach Ende der Pulsapplikation wurden aus den behandelten Blättern der Kontroll-

pflanzen ca. 36 % und aus den Blättern gestreßter Pflanzen ca. 23 % exportiert. Die Verteilung der Assimilate zu den Sinks war dagegen nur leicht verändert. Auch Untersuchungen von JOHNSON und MOSS (1976) an Weizen (*Triticum aestivum* L.) bei Blattwassergehalten von bis zu -24 bar zeigten eine um 60 % erniedrigte Photosyntheserate. Ungeachtet einer Verteilungsänderung der Assimilatströme schien der Transportprozeß durch Trockenstreß nicht beeinflußt zu sein. Diese Ergebnisse stimmen im wesentlichen mit Untersuchungen von WARDLAW (1967) an Weizen (*Triticum aestivum* L.) und von MC PHERSON und BOYER (1977) und BOYER (1976) an Mais (*Zea mays* L.) überein.

Keinen Einfluß von Trockenstreß auf die Assimilattranslokation bei verminderter Photosyntheserate fanden ADEDIPE (1975) an Okra (*Hibiscus esculentus* L.) und MUNNS und PEARSON (1974) sowie MOORBY et al. (1975) an Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.). Osmotischer Streß bis zu einer Stärke von -12 bar (Polyäthylenglykol) des Nährmediums zeigte an Sojabohnen im vegetativen Wachstumsstadium eine deutlich erniedrigte Photosyntheserate. Eine Beeinträchtigung der Assimilattranslokation war nicht feststellbar. So wurden 3 Stunden nach Beginn der Pulsmarkierung bei einem Streß von -4 bar sogar erhöhte Mengen an markierten Assimilaten zur Wurzel transloziert (FINN und BRUN, 1980). Den gleichen Trend beobachteten SILVIUS et al. (1977) an vegetativen Sojabohnen unter Trockenstreßbedingungen. 48 Stunden nach Pulsmarkierung des gesamten oberirdischen Pflanzenteils wurden in den Wurzeln gestreßter Pflanzen 15,1 % und in den Wurzeln normal bewässerter Pflanzen 11,3 % der insgesamt aufgenommenen ¹⁴C-Radioaktivität gefunden.

Aber auch gegensätzliche Ergebnisse, nämlich eine stärkere Beeinflussung der Assimilattranslokation werden in der Literatur beschrieben. So berichtete HARTT (1967), daß ein Salzstreß (NaCl) von -4,4 bar an Zuckerrohr (*Saccharum officinarum* L.) die Photosyntheserate um 18 % reduzierte, die Translokationsrate dagegen um 93 %. Den gleichen Effekt konnten BREVEDAN und HODGES (1973) an Mais (*Zea mays* L.) beobachten. Ein induzierter Trockenstreß, der das Xylem-Potential im Blatt von -15 auf -20 bar erniedrigte, bewirkte eine Reduktion der Photosyntheseraten um ca. 20 %. Die Translokationsraten wurden dagegen während der ersten Stunden um 30-60 % verringert. DESHPANDE und NIMBALKAR (1982) fanden an Straucherbsen (*Cajanus cajan* L.), daß geringe Salzkonzentrationen im Nährmedium sowohl die Photosyntheserate als auch die Assimilattranslokation

zum Hauptsink förderte. Ansteigende Salzkonzentrationen verursachten dagegen einen deutlichen Rückgang. So verringerte sich der Anteil aus dem Source-Blatt exportierter Assimilate von 44 % auf ca. 17 %.

Der Mechanismus, der eine verringerte Assimilattranslokation aus der Source bewirken könnte, ist noch nicht endgültig geklärt. Bei salzgestreßten Pflanzen wird eine Interpretation dadurch kompliziert, da zu einer geringen Wasserverfügbarkeit auch toxische Salzeffekte bzw. Ionenungleichgewichte als mögliche Schadensursachen hinzukommen. Insofern ist eine eindeutige Zuordnung der Primärwirkung auf Zellwachstum, Photosynthese oder Assimilattransport recht schwierig.

Unter Trockenstreßbedingungen wird von PLAUT und REINHOLD (1965) und SHEIKHOLESLAM und CURRIER (1977 b) eine direkte Wirkung auf das Phloem angenommen. Demnach ist die Verringerung der Assimilattranslokation einer Reduktion des Siebröhrenturgors, bewirkt durch geringe Blattwasserpotentiale, zuzuschreiben. BREVEDAN und HODGES (1973), HODDINOTT et al. (1979), PEEL (1974), TURNER und BEGG (1978) und WARDLAW (1968) diskutierten Einflußmöglichkeiten auf die Beladung des Phloems. MOORBY et al. (1975), MUNNS und PEARSON (1974), SUNG und KRIEG (1979), WARDLAW (1967) sowie WATSON und WARDLAW (1981) meinen, daß die Assimilattranslokation eher durch die Photosynthese bzw. durch die Verfügbarkeit von Assimilaten im Source-Blatt limitiert sein könnte. Auch ein reduziertes Sinkwachstum mit entsprechend verringertem Assimilatbedarf könnte nach HUMPHRIES (1967), MC WILLIAMS (1968), NIEMAN und CLARK (1976), ROBINSON et al. (1983) und WARDLAW (1969) bei Trockenstreß eine Reduktion der Translokation bewirken. So ist das Zellwachstum ein Turgor-abhängiger Prozeß, der höchst sensitiv auf Veränderungen des Gewebewasserpotentials reagiert (BOYER, 1970 a; BUNCE, 1978; HSIAO, 1973; HSIAO et al., 1976; OERTLI, 1976; TURNER und BEGG, 1978).

Ein Anwachsen der Fraktion löslicher Zucker im Blatt, als Folge einer Reduktion der Blattwasserpotentiale konnte an zahlreichen Pflanzen gezeigt werden (BARLOW et al., 1976; FORD und WILSON, 1981; FUKUTOKU und YAMADA, 1982; MOORBY et al., 1975; MUNNS et al., 1979; MUNNS und WEIR, 1981; ROSSIELLO et al., 1981). Auch aus einigen Untersuchungen mit salzgestreßten Pflanzen geht hervor, daß in den Source-Blättern eine Akkumulation löslicher Zucker stattfinden kann (CHAVAN und KARADGE, 1980; GAUCH und EATON, 1942; NIGHTINGALE und FARNHAM, 1936; RATHERT et al., 1981; WAD-

LEIGH und GAUCH, 1942) (s. auch 2.1.2 Assimilatstauhypothese). Dauert ein Trockenstreß nicht so lange an um Wachstumsdepressionen hervorzurufen, wird somit auch die Translokation von Photosyntheseprodukten nicht beeinflusst (ADEDIPE, 1975).

Ebenso wie eine quantitative Beeinflussung des Translokationsstromes, kann auch eine Umverteilung von Transportströmen unter Trockenstreß bzw. Salzstreßbedingungen stattfinden. So konnten FINN und BRUN (1980) und HOOGENBOOM et al. (1983) an Sojabohnen im vegetativen Wachstumsstadium zeigen, daß bei insgesamt verringertem Assimilatexport aus dem Source-Blatt im Vergleich zu normal bewässerten Pflanzen ein höherer Prozentsatz von Photosyntheseprodukten zur Wurzel als zu anderen Sinks transloziert wurde. Ein ähnliches Verhalten fand AYRES (1982) an Gerste (*Hordeum vulgare* L.). Änderungen im Verteilungsmuster der Assimilate aufgrund ungünstiger Wasserhältnisse konnten an zahlreichen Pflanzen nachgewiesen werden (CONSTABLE und RAWSON, 1982; DESHPANDE und NIMBALKAR, 1982; JOHNSON und MOSS, 1976; MUNNS und PEARSON, 1974; PLAUT und REINHOLD, 1965; ROBERTS, 1964; ROBINSON et al., 1983; SHARP und DAVIES, 1979). Dieses Verhalten wird auf unterschiedlich hohe Wasserpotentiale oder Turgordrücke der einzelnen Sinks zurückgeführt. Während der Turgor bzw. das Wasserpotential eines Sinks abnimmt (z.B. Wurzel), verbleibt das Potential des Konkurrenzinks (z.B. Korn) noch hoch genug, um mit dem Wachstum fortzufahren, und somit weiterhin ein Attraktionszentrum für die Assimilate zu bleiben (CONSTABLE und RAWSON, 1982; ROBINSON et al., 1983; SHARP und DAVIES, 1979; WARDLAW, 1971). Außerdem scheinen die Pflanzenart sowie das jeweilige Wachstumsstadium in dem der Streßzustand auftritt, einen wesentlichen Einfluß auf die Assimilatverteilung zu den einzelnen Sinks zu haben. EVANS und WARDLAW (1976) berichten, daß das Wurzelwachstum im frühen Wachstumsstadium auch unter Einwirkung von Trockenstreß größtes Attraktionszentrum für Assimilate darstellt, und relativ zum Sproßwachstum bevorzugt wird. Veränderte Sproß-Wurzel Relationen sind an zahlreichen Pflanzen in verschiedenen Wachstumsstadien unter Trockenstreßbedingungen gemessen worden (BOOTE, 1977; GALE et al., 1967; HOOGENBOOM et al., 1983; HUCK et al., 1983; JONES et al., 1980 b; MC PHERSON und BOYER, 1977; MUNNS und PEARSON, 1974; ROBINSON et al., 1983; ROSSIELLO et al., 1981; SHARP und DAVIES, 1979; SILVIUS et al., 1977; WALKER et al., 1979; WARDLAW, 1967, 1971).

Ein weiterer Aspekt ist die Fähigkeit der Pflanzen, im Laufe ihrer Entwicklung Photosyntheseprodukte an verschiedenen Orten, wie z.B. im Stengelbereich zu speichern (HUME und CAMPBELL, 1972; HUME und CRISWELL, 1973) und während Phasen erhöhten Bedarfs zu reaktivieren (EVANS und WARDLAW, 1976).

Gleiches Verhalten läßt sich auch unter Streßbedingungen nachweisen, wenn der Sinkbedarf die Source-Kapazität infolge verringerter Photosyntheseleistung übersteigt. So ließ sich unter Trockenstreßbedingungen an Mais (*Zea mays* L.) (MC PHERSON und BOYER, 1977) Sojabohnen (*Glycine max* L.) und Hirse (*Sorghum bicolor* L.) (CONSTABLE und HEARN, 1978) sowie Weizen (*Triticum aestivum* L.) (GALLAGHER et al., 1976; JOHNSON und MOSS, 1976) eine Remobilisierung zwischengelagerter Kohlenhydrate nachweisen.

3. Problemstellung

Die Netto-Photosynthese ist Ausgangspunkt der pflanzlichen Ertragsbildung. Die weitere Verwendung der Assimilate bzw. deren Abtransport in andere Pflanzenteile hängt ab vom Stoffwechsel der Sources als auch der Sinks. Grundsätzlich können beide Stoffwechselzentren für den Assimilattransport bestimmend sein. Ungünstige Umweltbedingungen, wie z.B. Salzstreß, können die Photosynthese, den Abtransport von Assimilaten und verschiedene metabolische Prozesse beeinflussen. Ob allerdings ein Wassermangel, hervorgerufen durch die osmotische Konzentration oder eine Anreicherung bestimmter Ionen bzw. ein gestörtes Ionenverhältnis im Gewebe die Ursache solcher Salzschäden sind, ist unklar. Berücksichtigt werden muß auch, ob es sich um eine direkte Wirkung oder nur um einen Rückkoppelungseffekt handelt. So kann nicht beantwortet werden, ob Salinität direkt die Photosynthesekapazität im Blatt limitiert, oder indirekt infolge eines erschwerten Abflusses von Assimilaten aus dem Synthesegewebe oder aber durch andere Einflüsse auf metabolische Prozesse die photosynthetische Leistung hemmt. Ungewiß ist auch, ob vornehmlich die Photosynthese, die Fähigkeit zur Aufrechterhaltung der Assimilattranslokation oder beides beeinträchtigt wird. Die wenigen aus der Literatur bekannten Untersuchungen sind widersprüchlich und können nicht verallgemeinert werden (DESHPANDE und NIMBALKAR, 1982; HARRT, 1967; STRACK et al., 1975).

Aufgrund der genetischen Variabilität zeigen sogar Pflanzen der gleichen Art eine zum Teil recht unterschiedlich ausgeprägte Streßempfindlichkeit. So ist von den beiden Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson" bekannt, daß die "Lee" mäßig salztolerant, die "Jackson" aber wesentlich empfindlicher auf Salinität reagiert. Dieses Verhalten wird zurückgeführt auf ein effektives Ausschließungsvermögen schädlicher Cl^- -Ionen aus photosynthetisch aktivem Gewebe (LÄUCHLI und WIENEKE, 1979; WIENEKE und LÄUCHLI, 1979; PARKER et al., 1983). Kenntnisse über die Beziehungen zwischen Photosynthese, Assimilattranslokation bzw. Verteilung und Salzverträglichkeit sind jedoch weitgehend unvollständig. Um ein Bild dieser Zusammenhänge zu erhalten, ist es erforderlich, den zeitlichen Verlauf sowie die Größenordnung des Langstreckentransportes zwischen Source und Sink zu untersuchen.

Neben indirekten Bestimmungsmethoden, wie Messungen von Gewichtsveränderungen der verschiedenen Organe, oder Konzentrationsmessungen definierter Substanzen werden vor allem radioaktive Tracer

als Indikatoren zur Messung der Assimilatverlagerung eingesetzt. Hierbei spielt das Kohlenstoffisotop ^{14}C eine zentrale Rolle. $^{14}\text{CO}_2$ wird von den grünen Pflanzenteilen assimiliert, wie inaktiver Kohlenstoff in die organische Substanz eingebaut und zu den Orten des Verbrauchs transloziert. Auf diese Weise sind Untersuchungen der Photosyntheseprodukte und deren genaue Verteilungsmessung möglich. Wegen der niedrigen Energie der emittierten β^- -Partikel wird die Strahlung allerdings zum großen Teil im Pflanzengewebe absorbiert. Dieses aber setzt zur Radioaktivitätsmessung die Zerstörung der Pflanze voraus, was zwei Nachteile der Methode offenbart: man erhält bei jedem Experiment nur eine Momentaufnahme vom Aktivitätsmuster zum Zeitpunkt t ; zum anderen ist kein weiterer Versuch am gleichen Objekt möglich. Eine bessere Möglichkeit bietet die Anwendung des kurzlebigen ^{11}C -Isotops. Die hohe Strahlungsenergie erlaubt im Gegensatz zum ^{14}C zerstörungsfreie in vivo-Messungen durch Gebrauch externer Detektoren. Die kurze Halbwertszeit (20,3 Minuten) beschränkt allerdings die Meßzeit nach einer Pulsmarkierung auf ca. 12 Halbwertszeiten. Andererseits ist es aber möglich, nach dieser Zeit an derselben Pflanze eine oder mehrere Wiederholungsmessungen durchzuführen, da die eingesetzte Aktivität bereits weitgehend abgeklungen ist. Ein weiterer Vorteil dieser Methode liegt in der Darstellung von Kurzzeitereignissen des Transportgeschehens. Durch eine hohe zeitliche Auflösung der Detektierbarkeit ist eine lückenlose Transportkinetik aufzeigbar, die mit ^{14}C , selbst bei Versuchen mit kurzen Zeitabständen, wegen der Heterogenität des Pflanzenmaterials nicht in gleicher Weise zu verwertbaren Aussagen führen würde. Bisher vorliegende Untersuchungen dieser Art hatten entweder einen mehr technischen Inhalt (FARES et al., 1983; JAHNKE, 1982; MAGNUSON et al., 1982) oder beschäftigten sich mit den Einflußmöglichkeiten auf den Ferntransport von Photosyntheseprodukten in den Siebröhren des Stengelbereiches (HAYDEN et al., 1980; PICKARD et al., 1978 a, 1979; WILLIAMS et al., 1979). Kumulative Messungen ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in Speicherorganen wie Wurzeln oder Früchten, insbesondere unter Streßeinfluß, sind bisher nicht durchgeführt worden. Aus dieser Betrachtung ergeben sich die beiden zentralen Fragenkomplexe dieser Arbeit:

Inwieweit beeinflusst Salinität Photosynthese und Assimilattranslokation? Läßt sich das kurzlebige radioaktive Nuklid ^{11}C zu gezielten transportphysiologischen Fragestellungen, wie dem Eintransport markierter Photosyntheseprodukte in einen Sink, mit Erfolg einsetzen?

4. Versuchsaufbau und Versuchsdurchführung

4.1 Beschreibung eines Systems zur Photosynthesemessung sowie zur Applikation radioaktiver Gase

Im folgenden wird eine einfache, wenig kostenaufwendige Anlage beschrieben, die für eine unter Laborbedingungen kontrollierte CO_2 -Applikation von Assimilationsorganen verschiedener Pflanzen konstruiert wurde.

Gewählt wurde ein Kreislaufsystem mit Kompensation, bei dem nur die verbrauchten Komponenten ersetzt und die erzeugten Komponenten, soweit notwendig, entfernt werden. Die Apparatur wurde so ausgelegt, daß Pulsmarkierungen mit $^{11}\text{CO}_2$, Langzeitmarkierungen mit $^{14}\text{CO}_2$ sowie Photosynthesemessungen ohne Umbau möglich sind.

Die wesentlichen Bestandteile des Flußsystems sind eine Blattküvette, Pumpen, ein Durchflußmesser, ein Bypass mit Schnellverbindungen zum Anflanschen einer $^{11}\text{CO}_2$ -Falle, ein Luftentfeuchter, ein Infrarot-Gasanalysator, ein CO_2 -Generator sowie ein GM-Endfensterzählrohr (Abb. 2). Als Leitungssystem wurden 1/8 Zoll-Rohre aus V2A-Stahl verwendet, als Anschlußstücke bzw. Verbindungsstücke Rohrverschraubungen (Hoke, Gyrolok). Das gesamte Flußsystem ist mit

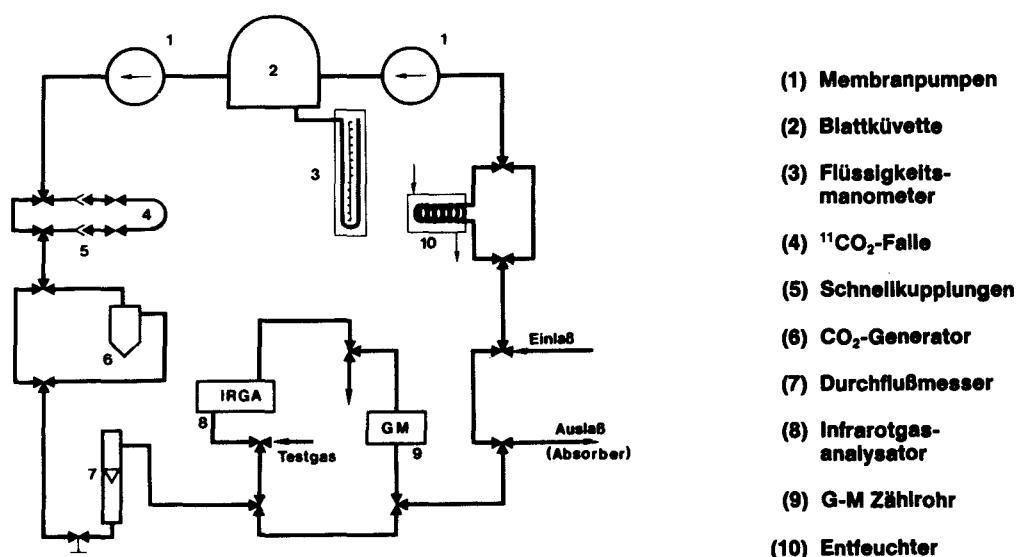


Abb. 2: Gaskreislaufsystem zur kompensatorischen Bestimmung der Photosynthese und zur Applikation radioaktiv markierten Kohlendioxids.

Ausnahme der Blattkammer und des extern montierten Infrarotgasanalyzers auf einer Platte angebracht, die eine übersichtliche Anordnung sowie ein problemloses Austauschen einzelner Komponenten ermöglicht.

Durch Einsatz von Bauteilen geringer Abmessungen konnte das Gesamtvolumen des Gasflusssystems auf ca. 1120 cm^3 begrenzt werden.

Über elektrisch schaltbare 3-Wege-Magnetventile (Concordia, Serie: MS) kann der Gasstrom in verschiedener Weise gelenkt werden. Bei geschlossenen Ventilen zirkuliert das im Flußsystem befindliche Gasgemisch ständig im Kreis. Diese Vorgehensweise ist bei den Langzeitmarkierungsversuchen mit $^{14}\text{CO}_2$ notwendig. Für die $^{11}\text{CO}_2$ -Applikation wird dagegen nur für kurze Zeit im geschlossenen System gefahren. Nach Ende der Pulsmarkierung wird das System durch Ventilbetätigung auf offenen Gasfluß umgestellt. Über einen Lufteinlaß wird Umgebungsluft angesaugt, durch die Markierungsapparatur geleitet und durch eine Auslaßöffnung wieder abgeführt. Die Magnetventile sind über Elektrokabel an eine Gleichstromversorgung (24 Volt) angeschlossen, die in einem robusten Gehäuse untergebracht ist. Die Ansteuerung der Ventile erfolgt über elektrische Kippschalter, die auf der Frontseite des Gehäuses angebracht sind. Zweifarbiges Leuchtdioden zeigen den jeweiligen Zustand der Ventile und damit die Richtung des Gasflusses an.

Für eine genügend große Luftumwälzung sorgen 2 Membranpumpen (Wisa, Modell: 300), die jeweils vor und hinter der Blattküvette in den Kreislauf geschaltet sind. Der Einsatz von mindestens 2 Pumpen ist notwendig, da aufgrund der Querschnittsverengungen im System große Strömungswiderstände auftreten. Bei Betrieb nur einer Pumpe, in Strömungsrichtung vor dem Küvetteneinlaß installiert, baut sich unter den experimentellen Bedingungen innerhalb der Blattküvette ein Überdruck von $1,9 \times 10^3 \text{ Pa}$ (ca. 200 mm Wassersäule) auf. Eine hinter dem Küvettenauslaß installierte Pumpe bewirkt einen dementsprechenden Unterdruck. Desweiteren zeigte sich, daß selbst bei Umleitung des Luftstromes durch eines der Bypass-Systeme enorme Druckdifferenzen auftraten. Druckunterschiede zwischen Umgebung und Blattküvette können deshalb nur durch eine stufenlose Regulierung der Leistung beider Pumpen vermieden werden. Die Grobeinstellung geschieht mit einer an der Pumpe angebrachten Schubstange, wodurch eine Beeinflussung des Magnetfeldes vorgenommen werden kann. Durch Span-

nungsänderung mittels zweier Regeltrafos kann innerhalb des stabilen Kennlinienbereichs die Feinabstimmung vorgenommen werden. Zwecks leichter Handhabung wurden die Trafos im gleichen Gehäuse mit der Ventilsteuerung untergebracht. Die mittlere Durchströmungsrate liegt bei 2,7 l/min und wird mit einem in den Kreislauf geschalteten Rotameter (Krohne) gemessen. Die Kontrolle der Druckverhältnisse in der Küvette erfolgt mit einem angeschlossenen Flüssigkeitsmanometer.

Das System ist so variabel ausgelegt, daß durch Lösen von zwei Rohrverschraubungen ein Austausch verschiedenartiger Blattkammern möglich ist. Für die Versuche mit Sojabohnen wurde eine Blattkuvette konstruiert, deren Form einem ausgewachsenen Fiederblatt angepaßt worden war (Abb. 3). Damit das Blatt gleichmäßig beleuchtet werden kann, wurde als Material Plexiglas verwendet. Die Küvette besteht aus Rumpfteil und abnehmbarem Deckel. Auf dem oberen Rand des Küvettenunterteils verläuft eine Nut, welche als Führung für ein umlaufendes Gummiband dient. Der Küvettendeckel kann mit Hilfe von

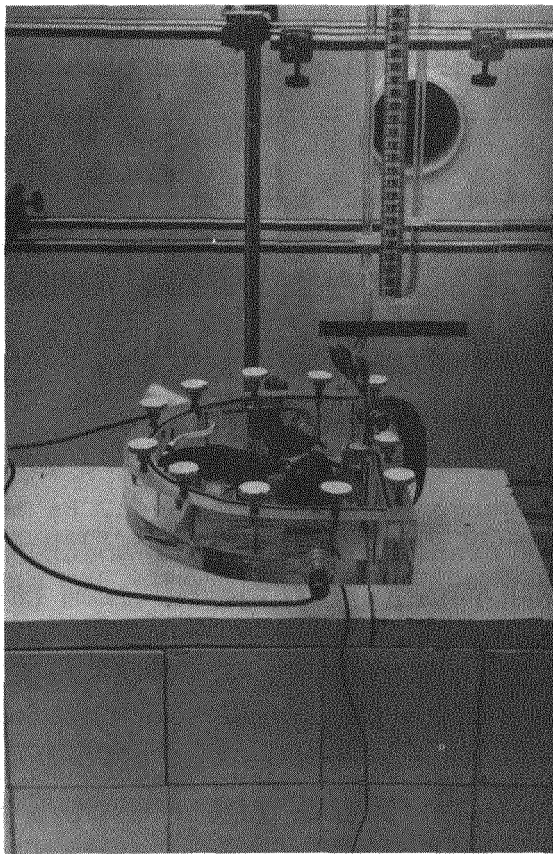


Abb. 3: Blattkuvette mit Anschlüssen an das Gasflußsystem.

12 Rändelschrauben so auf den Gummiring gepreßt werden, daß ein luftdichter Abschluß erreicht wird. Im Rumpfteil der Küvette ist eine Vertiefung eingelassen, die einen Kleinstelektromotor (Marx, Milliperm spezial) zum Antrieb einer Luftschraube aufnimmt. Hierdurch lassen sich Feuchte- und Temperaturgradienten im Blattbereich ausschalten. Ein externes Netzgerät (Fischer-Technik, Typ: 814) dient als Stromversorgung und ermöglicht eine Regulierung der Umdrehungszahl. Die Stengeldurchführung, ein aus der seitlichen Küvettenwand gefräster Schlitz, wird nach Einführen des Blattstiels mit einem nicht erhärtenden Siliziumpolymer (Bayer Dental, Optosil plus) abgedichtet. Das zu behandelnde Blatt liegt auf einem in der Küvette gespannten Netz aus Nylonfäden, so daß an keiner Seite eine Berührung mit der Wand bzw. mit der Luftschraube stattfinden kann. Die Küvette ruht auf einem Metallrahmen, an dem eine Stativstange angeschweißt ist. Mittels Stativklemmen kann die Blattküvette in jeder beliebigen Position, entsprechend der Größe der Pflanzen, fixiert werden. Temperatur- und Feuchtemessungen werden durch ein elektronisches Feuchtemeßgerät mit Meßsonde vorgenommen. Die in der Blattkammer fest installierte Miniatursonde (Vaisala, Typ: HMP 14A) ist über ein 3 m langes Koaxialkabel mit dem Anzeigegerät (Vaisala, Typ: HMI 14) verbunden. Ein Punktschreiber (Hartmann und Braun, Arucomp 6/4100) dient zur Registrierung der Temperatur- und Feuchtwerte.

Bei geschlossenem Gaskreislauf bewirkt die Transpiration des behandelten Blattes eine sehr rasche Erhöhung der relativen Luftfeuchte im System. So kann je nach Transpirationskoeffizient die relative Luftfeuchte bereits nach einer Minute einen Wert von 100 % erreichen. Die Folge ist ein Beschlagen der Küvetteninnenwände, was eine starke Lichtabsorption hervorruft. Außerdem muß die Feuchte im Flußsystem auf die der Umgebung abgestimmt sein, um die gesamte Pflanze unter einheitlichen Bedingungen halten zu können. Es ist somit erforderlich, das vom Blatt transpierte Wasser abzuführen. Die Kompensation der abgegebenen Feuchte erfolgt in einem Luftentfeuchter mit Taupunkt-Klimatisierung (Abb. 4). Das aus der Blattküvette kommende Gas durchströmt eine Kühlschlange, die von einem äußeren Kühlmantel umgeben ist. Das Kühlmedium im Kühlmantel wird in einem Kryostaten auf der vorgegebenen Taupunkttemperatur gehalten. Das an den kalten Wandungen auskondensierte Wasser fließt mit dem Luftstrom die Kühlschlange hinunter und wird in einem ebenfalls gekühlten Sammelbe-

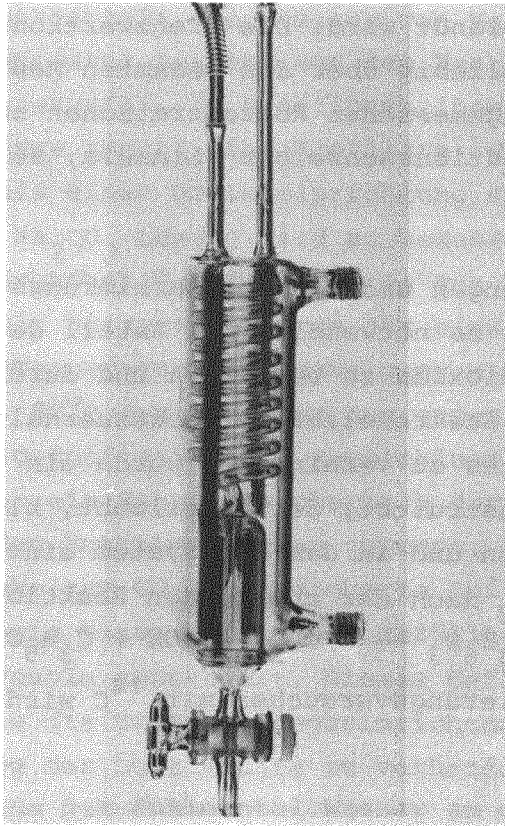


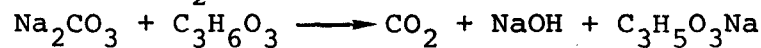
Abb. 4: Luftentfeuchter mit Taupunkt-Klimatisierung.

hälter aufgefangen. Bei Bedarf kann das auskondensierte Wasser durch einen Abflußhahn abgezogen werden. Dieses Entfeuchtersystem hat gegenüber dem häufig eingesetzten "Waschflaschensystem" den Vorteil, daß aufgrund fehlenden Gegendrucks keine Förderleistung verloren geht. Die Temperatur in der Küvette bedarf keiner besonderen Regulierung.

Die Kohlendioxidkonzentration wird mit Hilfe eines Infrarot-Gas-analysators gemessen. Der eingesetzte IRGA (Leybold-Heraeus, Binos, Typ: 1.1) besitzt einen Meßbereich von 0-1000 ppm. Die Einstellung des Gerätes erfolgt mit Eichgasen bestimmter Konzentration, die direkt über einen Gaspuffer in das Flußsystem geleitet werden können. Dieses Verfahren hat den Vorteil, daß die Eichmessungen unter den gleichen Druckbedingungen erfolgen wie die Pflanzenversuche. Der IRGA ist mit Grenzwertkontakten ausgerüstet, so daß bei Absinken der CO_2 -Konzentration unterhalb eines eingestellten Schwellenwertes

ein Stromsignal ausgesandt wird. Die Grenzwertkontakte können an Drehpotentiometern beliebig über den gesamten Meßbereich eingestellt werden. Die vom IRGA gemessenen Konzentrationen an Kohlendioxid werden auf einem Kompensationsschreiber (Linseis, Serie L 660) laufend registriert.

Um Photosynthesemessungen und Langzeitmarkierungsversuche durchführen zu können, ist es notwendig, den Anteil des von den Pflanzen fixierten Kohlendioxids zu bestimmen und durch Neuzufuhr die CO_2 -Konzentration im Gaskreislauf aufrechtzuerhalten. Um ein Absinken des CO_2 -Gehaltes zu verhindern, wurde ein CO_2 -Generator mit Dosiereinrichtung konstruiert, der es erlaubt, kleinste Kohlendioxidmengen zu erzeugen und in das Flußsystem einzubringen (Abb. 5). Im Generator wird CO_2 nach der chemischen Reaktion



entwickelt. Bei Markierungsversuchen mit ^{14}C wird je nach gewünschter

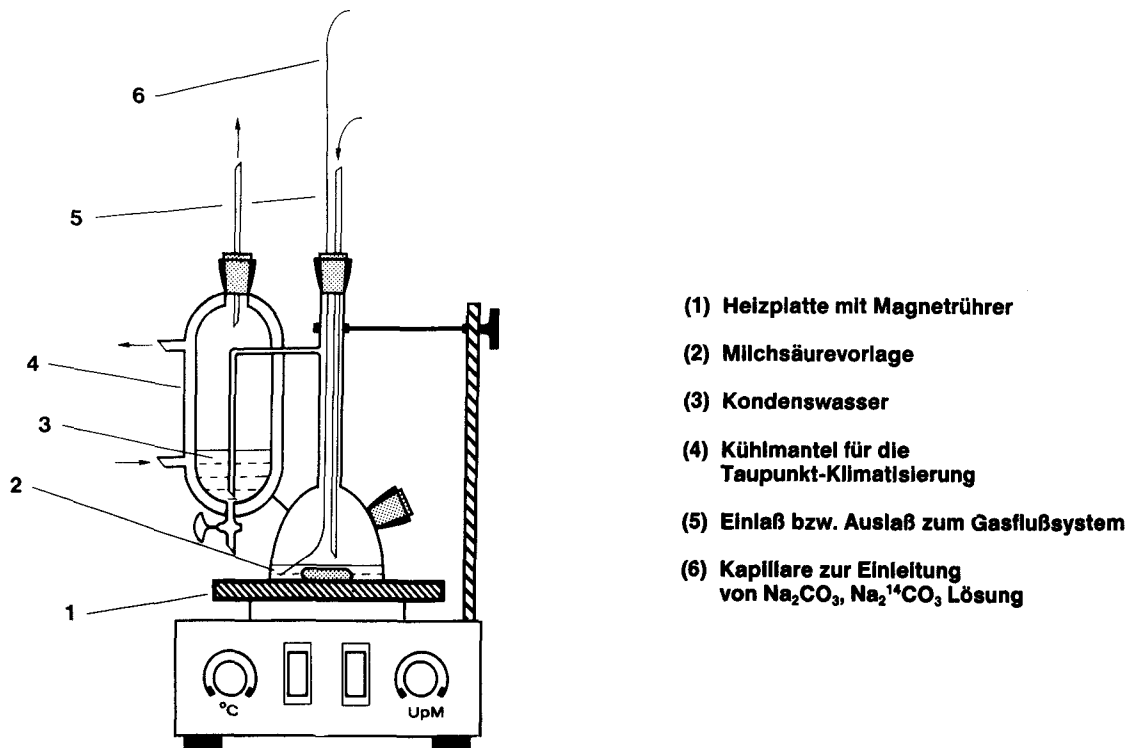


Abb. 5: CO_2 -Generator

spezifischer Radioaktivität ein Gemisch von $\text{Na}_2^{12}\text{CO}_3$ und $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ eingesetzt. Die Apparatur besteht aus dem Reaktionskolben und dem Spül- und Entfeuchtergefäß. Im Reaktionskolben dient Milchsäure als Vorlage. In die Säure taucht eine Kapillare, durch welche die Karbonat-Lösung mittels einer Dosiereinrichtung eingeleitet wird. Die Konzentration der Na_2CO_3 -Lösung wird so bemessen, daß mit einem Hubvorgang (10 % Hubhöhe) 0,122 mg CO_2 in das Flußsystem gelangt. Ein Magnetrührer mit Heizplatte sorgt für eine Verwirbelung sowie eine Erhöhung der Temperatur des Reaktionsgemisches. Eine Reaktionstemperatur von ca. 80°C ergibt unter den experimentellen Bedingungen eine schnelle und quantitative CO_2 -Entwicklung. Der zirkulierende Gasstrom wird durch ein Rohr, das oberhalb der Flüssigkeitsoberfläche endet, in den Reaktionskolben gepumpt. Anschließend strömt die mit neu entwickeltem CO_2 angereicherte Luft über ein Einleitungsrohr in das mit wenig Wasser (pH: 5-6) gefüllte Spülgefäß. Hierbei werden etwaige Aerosole absorbiert. Dieses Gefäß ist mit einem Kühlmantel umgeben (wie die Entfeuchtungseinrichtung), um eine unkontrollierte Erhöhung der Luftfeuchte zu verhindern. Vorversuche ergaben, daß sich ohne den Kühlmantel Wasser an den kälteren Teilen des nachfolgenden Flußsystems niederschlug und so die Messungen des IRGA verfälschte.

Die Ansteuerung der Förderpumpe erfolgt extern durch den Schwellenwertgeber des IRGA. Als Zwischenglied dient eine Impulsstufe (Walz, Effeltrich), die das vom IRGA nach Unterschreiten des Grenzwertes ausgesandte Dauersignal in einen zeitlich bestimmbareren elektrischen Impuls umwandelt (Abb. 6). Die Förderpumpe ist eine elektronisch gesteuerte Kolben-Dosierpumpe (CFG, ProMinent Mikro B, Typ: MBK-5/200). Die Dosierung erfolgt hubweise. Mittels einer Mikrometerschraube kann das Hubvolumen eingestellt werden. Der Antrieb ist zusätzlich mit einem Vorwahlzähler und automatischer Rückstellung zur Chargendosierung ausgerüstet. Die experimentell ermittelte Anzahl der gewünschten Hübe wird vorgewählt. Nach jedem Schließen des externen Kontaktes erfolgt die vorher eingestellte Anzahl der Hübe. Eine Zähleinrichtung (Kübler, Typ: 114) zeigt die im Verlaufe eines Versuches durchgeführten Dosierungsschritte an, von denen auf die von der Pflanze verbrauchte Menge an CO_2 zurückgerechnet wird. Die Apparatur kann so einreguliert werden, daß bei einem unteren Schwellenwert von 300 ppm CO_2 im System die Konzentration nach Zudosierung nicht höher als 310 ppm ansteigt.

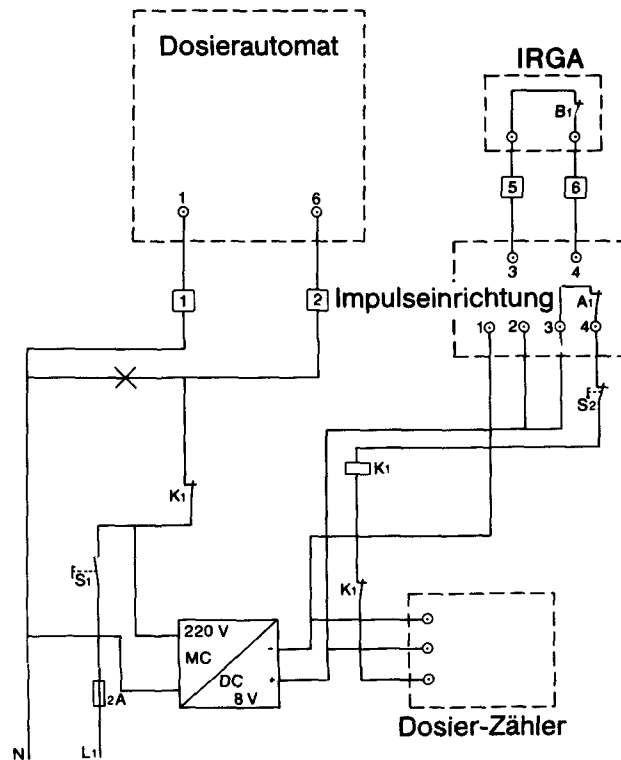


Abb. 6: Schaltplan zur Ansteuerung des Dosierautomaten.

Die CO₂-Entwicklungsapparatur wurde in Flußrichtung vor dem Infrarot-Gasanalysator installiert. Diese Anordnung hat den Vorteil, daß das gerade entwickelte CO₂, bevor es sich mit dem Restgas vermischt, große Zeigerausschläge am IRGA, und damit eine hohe Ansprechempfindlichkeit des Dosiersystems impliziert. Die durch die Dosiereinrichtung bedingte stoßweise Portionierung der CO₂-Menge ruft in Verbindung mit der kontinuierlichen Entnahme durch die Pflanze auf dem Schreiberdiagramm des IRGA die charakteristischen sägezahnförmigen Schritte hervor (Abb. 7).

Bei Arbeiten mit einem ¹⁴CO₂-Anteil im Gasgemisch kann die Radioaktivität mit Hilfe eines Strahlungsmeßplatzes kontrolliert werden (Strahlungsmeßplatz Herfurth, Typ: 1338 mit Geiger-Müller-Endfensterzählrohr Valvo, Typ: ZP/1400). Das GM-Zählrohr wurde gasdicht in einem Plexiglasrohr verklebt und in das Gasflußsystem eingebaut. Die über das Zählrohr gemessenen Werte werden durch den

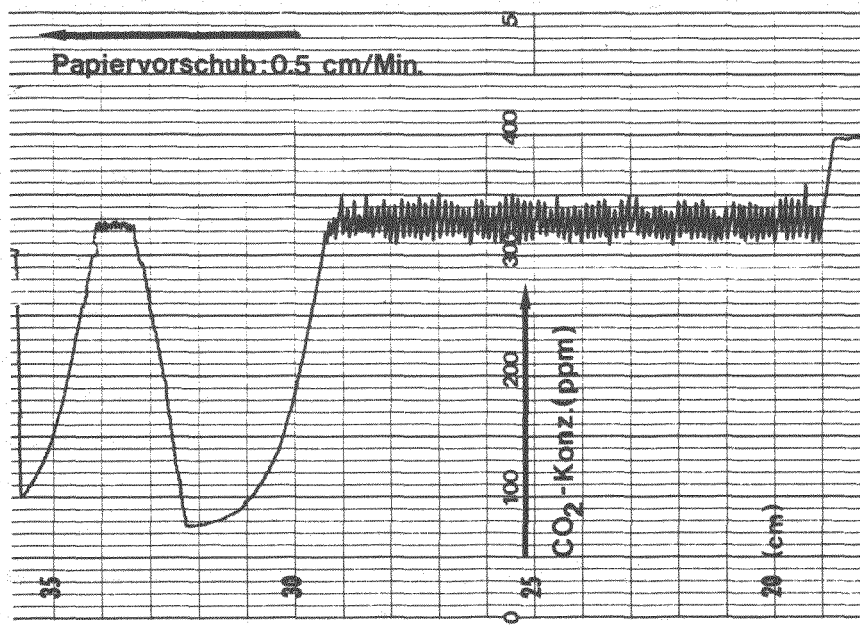


Abb. 7: Charakteristisches Schreiberdiagramm der CO₂-Konzentration im Gaskreislaufsystem bei Photosynthesemessungen nach dem Kompensationsprinzip.

Meßplatz (Ratemeter) integriert und mit einem Kompensationsschreiber (Linseis, Serie: L 660) laufend registriert.

An einem Bypass sind die Adapter von Schnellkupplungen (Swagelok, Serie QC) in der Weise angebracht, daß ein rasches Anflanschen eines gebogenen U-Rohres, an dessen Schenkelenden die Gegenstücke sitzen, möglich ist. Beim Arbeiten mit $^{11}\text{CO}_2$ dient dieses U-Rohr zum Überfrieren von $^{11}\text{CO}_2$ sowie als Transportbehälter von der Produktionsstätte zum Pflanzenlabor. Im Bereich der Schenkel ist je ein Kipphebelventil (Hoke, Serie 1500) angeschweißt, um ein Ausströmen des radioaktiven Gases beim Ab- und Anflanschen zu verhindern. Vor Versuchsbeginn wird das verschlossene U-Rohr mit einer Greifzange in eine spezielle Halterung gestellt, die auf einem Laborlift fixiert ist. Beim Hochdrehen der Hebebühne greifen die Schnellkupplungen ineinander und stellen eine absolut dichte Verbindung her. Nach Öffnen der Kipphebelventile und entsprechender Stellung der Magnetventile im Gaskreislauf ist das System betriebsbereit.

Vorversuche wurden in nicht klimatisierten Laborräumen durchgeführt.

Große Temperaturschwankungen zwischen $+19^{\circ}\text{C}$ und $+30^{\circ}\text{C}$ und eine niedrige Luftfeuchtigkeit von z.T. nur 20 % r.F. führten jedoch zu Schwierigkeiten bei der Adaption der Pflanzen an die Laborbedingungen. Deshalb wurden die weiteren Experimente in einer ca. $1,2\text{ m}^3$ großen Klimakammer aus Plexiglas gefahren. Hierzu wurde in der Kammer ein Gerüst aus Stativstangen ($\varnothing 12\text{ mm}$, V2A-Stahl) errichtet, das zur Befestigung von Luftleitblechen, Blattküvette und U-Rohr Manometer dient. Das Gefäß zur Aufnahme der Pflanzenwurzel sowie die ^{11}C -Meßvorrichtung in Form einer Bleiburg wurden auf dem Boden der Klimakammer installiert. Zwecks optimaler Belichtungsverhältnisse und Abschirmung von Fremdlicht sind der Boden und die Seitenwände der Kammer mit einem weißen Farbüberzug versehen. Zur besseren Klimatisierung sind die Außenwände mit Schaumstoffplatten (Armstrong, Armaflex) beklebt. Auf der Rückseite der Kammer befinden sich die Rohransätze (Innendurchmesser 12 cm) für den Anschluß eines externen Klimaaggregates (Vötsch, Typ: VR 10/300/S). Die Klimakammer mit den Maßen 100 cm x 120 cm x 100 cm besitzt auf der Frontseite eine große luftdicht verschließbare Öffnung zum Beschicken der Pflanzenversuche. Zusätzliche Ventilatoren zur Homogenisierung der Kammerluft sind nicht erforderlich.

Aus Strahlenschutzgründen steht die Klimakammer gegenüber der Außenatmosphäre unter einem leichten Unterdruck. Dieser ist regulierbar durch einen Schieber. Der Unterdruck wird hergestellt durch einen Schlauchanschluß an das im Gebäude vorhandene Lüftungssystem. Die Anzeige des Differenzdruckes (Klimakammer/Umgebung) erfolgt durch eine mit der Kammer verbundenen Ringwaage (Rixen, Typ: 60403).

Auf einem um die Klimakammer aus Lochprofileisen montierten Gerüst liegt vertikal variierbar die Beleuchtungsbrücke. Diese besteht aus einem stabilen Stahlrohrrahmen, an den die Beleuchtungskörper angeschraubt sind. Als eigentliche Lichtquelle dienen 22 Leuchtstoffröhren (Osram Warmton, Typ: L36W/31) mit einer Länge von je 120 cm. Zwecks besserer Lichtausnutzung wurden an den Seiten Lichtleitbleche angebracht. Für die Wärmeabführung sorgen 3 Axiallüfter (Etri-Aerex, Serie HP 114), die im seitlichen Lichtleitblech in Höhe der Leuchtstoffröhren eingelassen sind. Um eine zu starke Abkühlung und damit eine schlechtere Lichtausbeute zu verhindern, kann mit Hilfe eines Regeltrafos (Grundig, Typ: 59/RT4) die optimale Luftführung eingestellt werden. Die Belichtungsdauer ist mittels Zeitschaltuhren einstellbar. Der Übergang von der Licht- in die Dunkelphase und umgekehrt, erfolgt über eine Dämmerungsstufe.

Bei einem Abstand von 6 cm zwischen Lichtquelle und oberer Kammerabdeckung wird in Höhe der Versuchspflanzen eine Beleuchtungsstärke von ca $430 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gemessen.

Eine Stange, die seitlich an das die Beleuchtungsbrücke tragende Gerüst angeschraubt ist, nimmt die Meßplätze, IRGA, Schreiber und sonstigen Hilfseinrichtungen auf. Im oberen Teil der Stange wurde, abgeschlossen von einer Plexiglashaube, das auf der Platte fixierte Flußsystem installiert. Durch einen Anschluß an das Lüftungssystem wird auch dieser Teil der Applikationsvorrichtung unter leichtem Unterdruck gehalten.

4.2 $^{11}\text{CO}_2$ -Herstellung

Das Isotop ^{11}C wird im Kompaktzyklotron CV 28 der Kernforschungsanlage Jülich GmbH über die Reaktion $^{14}\text{N} (p, d) ^{11}\text{C}$ hergestellt. Hierzu wird Stickstoffgas unter einem Druck von 5 bar und einem Volumenstrom von 500 ml/min durch ein röhrenförmiges Target von 55 cm Länge und einem inneren Durchmesser von 4 cm geleitet. Der aus 2,5 mm dickem V2A-Stahl bestehende Zylinder hat auf der dem Zyklotron zugekehrten Seite ein Eintrittsfenster gleichen Materials mit einer Wandstärke von 0,6 mm. Der auf dieses Fenster gerichtete Protonenstrahl mit einer Energie von 20 MeV (Strahlstrom: $20 \mu\text{A}$) wird durch die im Target befindlichen Stickstoffmoleküle vollständig absorbiert. Durch im Stickstoffgas vorhandene Spuren von O_2 reagieren die entstehenden ^{11}C -Atome augenblicklich über heiße Atom- und Radikalreaktionen zu $^{11}\text{CO}_2$ und ^{11}CO . Die Relation des gebildeten $^{11}\text{CO}_2$ zum ^{11}CO ist abhängig von der Strahlendosis und dem Verhältnis von N_2 zu O_2 im Targetgas (STÖCKLIN, 1969). Unter den gegebenen Bedingungen liegen über 90 % der gemessenen Radioaktivität als $^{11}\text{CO}_2$ vor. Weniger als 10 % der gesamten Radioaktivität liegen in Form von ^{11}CO und $^{13}\text{N}_2$ vor (WEINREICH et al., 1975). Das ^{11}CO wird anschließend durch Überleiten des Gasstromes über einen erhitzten CuO-Katalysator zu $^{11}\text{CO}_2$ oxydiert. Das ^{11}C wird im on-line Verfahren produziert und fällt deshalb kontinuierlich an.

4.3 $^{11}\text{CO}_2$ -Separation

Die Separation des $^{11}\text{CO}_2$ im N_2 -Gasstrom erfolgt in einer Vakuumapparatur nach JAHNKE (1982) (Abb. 8). Hierzu wird der Gasstrom durch eine mit flüssigem Stickstoff auf -190°C abgekühlte Kühlschleife ge-

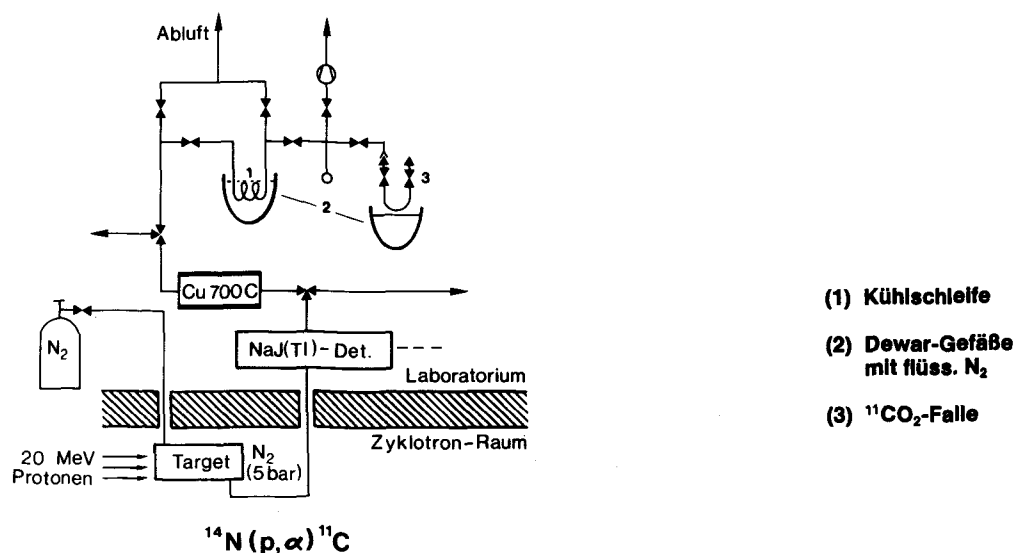


Abb. 8: Schematische Darstellung der Erzeugung, Abtrennung und Überführung von $^{11}\text{CO}_2$

leitet. Das CO_2 friert dabei vollständig an den Wänden aus. Ein in einer bestimmten Entfernung zur Kühlschleife fixiertes GM-Zählrohr zeigt über einen Monitor kontinuierlich die ansteigende Radioaktivität in der Kühlschleife an. Ist ausreichend Radioaktivität angesammelt, werden die Absperrventile geschlossen und der Gasstrom zu einem anderen Abnehmer umgeleitet. Anschließend wird ein Vakuum angelegt, so daß eventuell noch in der Kühlfalle befindliche Restmengen von $^{13}\text{N}_2$ -Gas abgesaugt werden. Bei einem genügend großen Unterdruck wird das Ventil zur Vakuumpumpe geschlossen, der Behälter mit dem flüssigen Stickstoff entfernt und die Kühlschleife mittels eines Gebläses erwärmt. Ein durch Schnellverschlüsse an die Vakuumapparatur angeflanshtes U-Rohr dient als Transportsystem für das $^{11}\text{CO}_2$. In diesen gleichfalls unter Unterdruck stehenden Teil der Apparatur wird anschließend das erwärmte $^{11}\text{CO}_2$ -Gas durch Ausfrieren übergeleitet. Dieser Vorgang läßt sich durch die schlagartige Abnahme der Radioak-

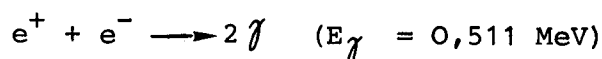
tivität in der Kühlschlange am Monitor verfolgen. Nach Überfrieren des $^{11}\text{CO}_2$ -Gases wird die Falle mit einer speziellen Zange abgenommen und in ein Curiemeter zwecks Bestimmung der genauen Radioaktivität überführt.

Da der Gasstrom, bedingt durch Verunreinigungen sowie Leckagen auch geringe Mengen an nicht radioaktivem CO_2 enthält, ist das übergefrorene $^{11}\text{CO}_2$ nicht ganz trägerfrei. Die spezifische Aktivität beträgt etwa $1,1 \times 10^9 \text{ Bq}/\mu\text{mol}$ ($30 \text{ mCi}/\mu\text{mol}$).

4.4 ^{11}C -Meßmethodik

Das Isotop ^{11}C ist ein Positronenstrahler. Durch Emission eines positiv geladenen Teilchens entsteht über die Zerfallsreaktion $^{11}\text{C} \rightarrow \beta^+ + ^{11}\text{B}$ das Element Bor.

Bei der Wechselwirkung der β^+ -Strahlung mit Materie reagieren die Positronen nach Verlust ihrer kinetischen Energie mit Elektronen.



Dabei entstehen zwei γ -Quanten, die in um 180° verschiedene Richtung abstrahlen. Die Energie hat den einer Elektronenmasse äquivalenten Betrag von $0,511 \text{ MeV}$ (Vernichtungsstrahlung).

Ziel der Untersuchungen war es, die Translokation ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte zur Wurzel zu verfolgen. Um eine vergleichende Betrachtung der Transportkinetiken bei verschiedenen Behandlungsmethoden anstellen zu können, wurden die sekundär entstehenden γ -Quanten zur Messung herangezogen.

Bei der Konstruktion der Meßanordnung war der finanzielle Rahmen der einschränkende Faktor. Da im Institut für Radioagronomie keine Erfahrungen bei der Anwendung des Isotops ^{11}C bezüglich der vorgegebenen Fragestellung vorlagen, sollten zunächst möglichst keine kostspieligen Neuanschaffungen elektronischer Geräte getätigt werden, die bei Nichterfüllung der in die Methode gesetzten Erwartungen später keine weitere Verwendung fänden. So wurden vornehmlich ältere, bereits in der KFA vorhandene Geräte genutzt. Unter diesem Gesichtspunkt wurde eine einfache Meßanordnung mit einem NaJ-Szintillationszähler (Bicron, 3M3:3P-x,) als Detektor gewählt. Die Messung von γ -Quanten mit anorganischen Kristallen - insbesondere NaJ - ist ein Standardmeßverfahren, das häufig angewandt wird, da die Zählausbeuten relativ hoch und um ein Vielfaches besser sind als die von Geiger-Müller Zählrohren. Die Bestandteile des verwendeten Szintillationszählers,

wie Kristall, Photokathode und Sekundärelektronenvervielfacher (SEV) sind zu einer Einheit zusammengefaßt und integral in einem chromplattierten Aluminiumgehäuse montiert. Im Kristall wird die Strahlung absorbiert und löst durch Anregungsprozesse Lichtquanten aus. Diese treffen auf die Photokathode und erzeugen dort Elektronen, die im SEV zu Impulsen von einigen mV verstärkt werden. Als weitere Komponenten der Meßseite dienen ein Vorverstärker (Eigenbau des Instituts für Kernphysik der KFA-Jülich), eine Hochspannungseinheit (Canberra, Mod.: 3002) und ein Hauptverstärker mit Einkanal-Diskriminator (Berthold, Typ: LB 2251). Die Erfassung der Meßdaten erfolgt in einem Scaler-Timer (Berthold, Typ: BF 2270-1). Der Detektor bildet nach Kombination mit dem Vorverstärker eine Einheit. Die nachfolgenden Geräte sind AEC-NIM Einschübe, die zum Betrieb einen Überrahmen (Wenzel-Elektronik, Typ: N-ÜR-6) mit den Spannungen ± 24 V, ± 12 V und ± 6 V benötigen.

Die Ausgabe der Daten übernimmt ein Paralleldrucker (Kienzle, Typ: D 44 EN). Die gewählten Meßintervalle betragen jeweils 1 Minute; die Steuerung erfolgt automatisch. Die Pausenzeit zwischen den Einzelmessungen ist vernachlässigbar ($2 \mu\text{s}$).

Die Auswertung der Meßergebnisse erfolgt mit Hilfe eines Computers (PDP 11/34-A). Die Daten werden über ein Graphik-Terminal (HP 2648) manuell eingelesen. Ein spezielles Programm korrigiert die Rohdaten vom Untergrund und Zerfall. Die Original- bzw. korrigierten Daten können von einem Plotter (HP 2631-G) als Zahlenkolonnen ausgedruckt oder als Kurven aufgezeichnet werden.

Bedingt durch ihr geringes Ionisationsvermögen haben γ -Quanten die höchste Reichweite der radioaktiven Strahlungsarten. Eine starke γ -Quanten aussendende Radioaktivitätsquelle wird somit eine zweite in der Nähe befindliche kleinere Quelle gleichen Ursprungs derart überlagern, daß eine isolierte Messung der von der kleineren Quelle ausgesandten γ -Quanten nicht möglich ist. Erst eine genügend große Abschirmung zwischen beiden läßt eine separate Messung zu. Dieser Sachverhalt liegt auch bei der Versuchsstellung vor. Das dem $^{11}\text{CO}_2$ -Gas ausgesetzte Blatt stellt während der gesamten Versuchsdauer die größte Radioaktivitätsquelle dar und erhöht den Meßuntergrund in der Umgebung. Aus Bilanzierungsversuchen mit $^{14}\text{CO}_2$ ging hervor, daß während der ersten 2 Stunden nach Pulsapplikation, je nach Behandlungsart mehr als 65 % der Radioaktivität im Blatt verblieben. Daher war der Bau einer geeigneten Bleischutzvorrichtung zwischen Applikationsort (erstes ausgewachsenes Fiederblatt einer Sojabohne) und Meßort (gesamte Wurzel) notwendig. Die

gewählte Bleiabschirmung hat die Form eines allseits geschlossenen Kastens mit den Maßen 950 mm (Länge) x 250 mm (Breite) x 290 mm (Höhe). Die Bodenplatte sowie die Seitenwände bestehen aus genormten Bleibausteinen (Typ: Harwell) mit einer Stärke von 50 mm. Die Bleiziegel des oberen Randes der Seitenteile sind auf ihrer Innenseite derart ausgespart, daß sich drei 20 mm dicke Bleiplatten als obere Abdeckung einsenken lassen. Eine vierte, größere Platte gleicher Dicke liegt oben auf und schließt mit den Seiten bündig ab.

Die Dimension der Abschirmung wurde unter der Annahme gewählt, daß zur Pulsbegasung ^{11}C -Radioaktivitäten bis zu 60 mCi notwendig seien (der Schwächungsfaktor K für eine 80 mm starke Bleischutzschicht bei einem breiten Strahlenbündel und einer Energie der Strahlung von 0,5 MeV beträgt ca. $3,5 \times 10^5$). Durch Optimierung der Meßtechnik konnte jedoch die eingesetzte Radioaktivität bis auf ca. 3,5 mCi ($1,3 \times 10^8$ Bq) herabgesetzt werden.

Die Bleiburg nimmt den Detektor mit Vorverstärker und die gesamte Wurzel der zu untersuchenden Pflanze auf. Die Platten der oberen Abdeckung sind durch seitlich versetztes bzw. schräges Schneiden in ein größeres und ein kleineres Stück zerteilt. In der Mitte dieser Schnittflächen wurde über eine Bohrung eine Stengeldurchführung ($\varnothing$ 5 mm) geschaffen (Abb. 9). Durch diese sehr umfassende Bleischutzvorrichtung ist sichergestellt, daß nur solche Strahlung vom

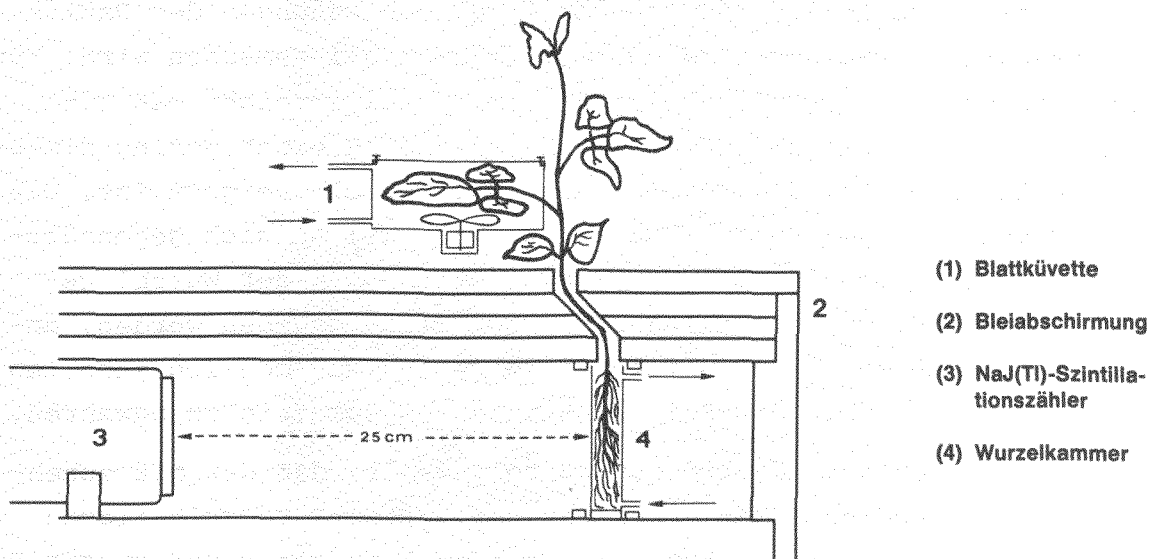


Abb. 9: Aufbau der Meßanordnung zur kontinuierlichen Erfassung des Eintransports ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzel.

Detektor gemessen wird, die auch innerhalb der Bleiburg ihren Ursprung hat. Die leichte Versetzung (10 mm) der Stengeldurchführung sorgt auch bei fortschreitender Radioaktivität im Stengelbereich für einen niedrigen Untergrund. Die Zerschneidung der oberen Abdeckung erlaubt durch Abheben der kleineren Plattenteile ein einfaches Auswechseln der Pflanzen. Unterhalb der Stengeldurchführung ist Platz für eine Wurzelkammer. An diese Kammer wurden folgende Anforderungen gestellt:

1. Anschlüsse für ein strömendes Nährmedium.
2. Fixierung der Küvette mit ihrer Frontseite in einem vorgegebenen Abstand zum Detektor. Durch diese räumliche Anordnung wird die geringste Absorption der γ -Quanten erreicht, die in gerader Richtung zum Detektor projizieren.
3. Eine unter meßgeometrischen Gesichtspunkten dimensionierte Form der Küvette.

Die angewandte Meßmethode beruht auf einem Relativverfahren. Man vergleicht die jeweils unter verschiedenen Bedingungen erhaltenen ^{11}C -Verlagerungsprofile mit vorher ermittelten Standardprofilen. Grundlage für die Anwendbarkeit dieses Verfahrens ist, daß die geometrischen Verhältnisse bei allen Experimenten möglichst gleichartig und genau reproduzierbar sind. Das bedeutet unter anderem gleiche Form und Größe der zu vergleichenden radioaktiven Quellen, sowie gleiche Relativlage von Quelle und Detektor zueinander. Nur so ist sichergestellt, daß von der in alle Richtungen des Raumes ausgesandten Strahlung immer der gleiche Anteil gemessen wird. Für die Messung der ^{11}C -Radioaktivität der Wurzel erreicht man eine konstante Geometrie am besten durch Verwendung einer gering dimensionierten Küvette, die zur Aufnahme der Wurzel geeignet ist. Die Konstruktion dieser Wurzelküvette ist von zwei an sich gegensätzlichen Gesichtspunkten bestimmt: einerseits soll der Wurzel genügend Raum für eine ungehinderte Entwicklung gegeben werden, andererseits muß das Küvettenvolumen so gering wie möglich gehalten werden, um eine über die Zeit konstante Meßgeometrie zu bewahren.

Die Abmessungen der Küvette wurden so gewählt, daß der mit zunehmendem Alter bedingte Massenzuwachs der Wurzel Berücksichtigung findet. Die Wurzelkammer ist scheibenförmig angelegt und zwecks Beschickung nach oben hin offen (Abb. 10). Der Inhalt beträgt ca. 100 cm^3 . Die Dicke der Wurzelküvette wurde auf 20 mm festgelegt,

um den durch Absorption der Strahlung im Nährmedium hervorgerufenen Meßfehler gering zu halten. Nach SAUERMANN (1961) werden bei einer Schichtdicke von 28 cm Wasser 50 % der einfallenden γ -Quanten (bei Annahme eines breiten Strahlenbündels und einer Energie der γ -Strahlen von 0,5 MeV) durch Ionisationsvorgänge absorbiert.

Die durch die individuelle Wurzelentfaltung bedingte Inhomogenität der Radioaktivitätsquelle ist zu vernachlässigen. Markierte und dann separierte Wurzeln, die mehrmals hintereinander in die Wurzelkammer transplantiert und gemessen wurden, zeigten keine Unterschiede in ihren Zählraten.

Der Abstand von 25 cm zwischen Detektor und Wurzelküvette wurde empirisch als günstig ermittelt. Bedingt durch die Distanz Detektor-Stengeldurchführung (ebenfalls 25 cm) wird im Stengelbereich lokalisierte Aktivität nicht erfaßt.

Die Meßausbeute, bezogen auf die Aktivität eines punktförmigen ^{22}Na Standard-Strahlers, beträgt 1,0 %.

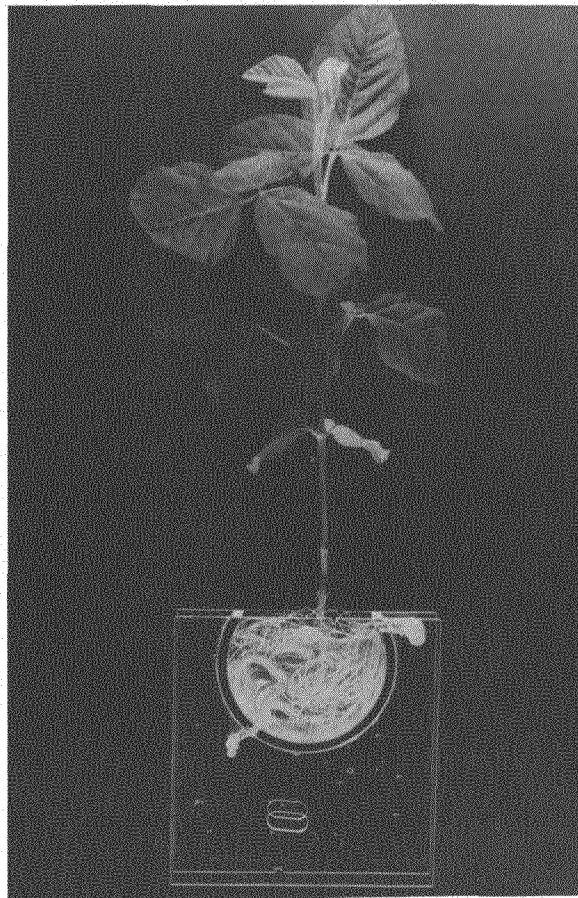


Abb. 10: Wurzelkammer aus Plexiglas mit Anschlüssen für ein strömendes Nährmedium.

Die geringen Ausmaße der Küvette und damit das für die Wurzel verfügbare Nährlösungsdepot von nur einigen Kubikzentimetern Volumen, erfordern einen stetigen Zufluß frischer Nährlösung. Dieses wird erreicht über den unteren Anschlußstutzen. Mittels einer Schlauchpumpe (Meredos, Typ: SP-GS) kann stufenlos regulierbar die Nährlösung aus einem außerhalb der Klimakammer befindlichen Vorratsbehälter in die Küvette gepumpt werden. Durch einen am oberen Küvettenrand angebrachten Abfluß wird mit Hilfe einer Vakuumpumpe (wegen Meniskenbildung) überschüssige Nährlösung abgesaugt. Dieses System erlaubt den kontrollierten Zufluß verschiedener Nährmedien und eine gezielte Untersuchung der verbrauchten Nährlösung auf etwaige Wurzelexsudate. Für eine optimale Durchlüftung sorgt eine von oben in die Küvette gesenkte luftdurchströmte Kapillare.

4.5 Probenaufbereitung und Radioaktivitätsmessung ^{14}C -markierter Pflanzen

Die Pflanzen wurden nach Abschluß der Behandlungen fraktioniert und schockgefroren. Anschließend erfolgte die Gefriertrocknung des Pflanzenmaterials. Pflanzenteile mit hoher ^{14}C -Aktivität wurden gemahlen. Zur Veraschung in einem Sample Oxidizer (Packard, Mod.: 306) wurden Aliquote von 10 mg Substanz eingewogen, mit Cellulose (500 mg) versetzt und zu festen Pillen gepreßt. Pflanzenmaterial mit geringem ^{14}C -Anteil wurde direkt eingewogen und pilliert.

Die Radioaktivitätsmessungen wurden in einem Flüssigkeits-Szintillationspektrometer (Packard, Mod.: 460 C) vorgenommen. Die Quenchkorrektur erfolgte mit einem externen Standard. Vor Beginn der Messung wurden die fertigen Proben bis zum Abklingen der Chemolumineszenz im Dunkeln bei $+4^{\circ}\text{C}$ aufbewahrt. Das Szintillatorgemisch für die Veraschung bestand aus 9 ml Carbosorb (Packard) und 12 ml Permafluor (Packard).

Bei der Radioaktivitätsbestimmung wäßriger Proben wurden 5 ml als Aliquot entnommen, mit 10 ml Instagel (Packard) versetzt und anschließend gemessen.

4.6 Messung der Netto-Photosyntheseraten

Die Konstruktion des Markierungssystems erlaubte unabhängig von der $^{11}\text{CO}_2$ - bzw. $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation die Ermittlung der Photosyntheseraten nach dem Kompensationsprinzip. Die CO_2 -Konzentration wurde bei diesem

Verfahren während der Meßdauer annähernd konstant gehalten. Die pro Zeiteinheit ersetzte Menge an Kohlendioxid wurde ermittelt aus der pro Zeiteinheit t_n gemessenen Anzahl n der hubweise mit einem Generator erzeugten Portionen m_1 . Die verbrauchte CO_2 -Menge wurde auf die Blattfläche bezogen ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Die Assimilationsflächenbestimmung erfolgte jeweils 1-2 Tage vor Versuchsbeginn. Hierzu wurden die Blätter der zu behandelnden Pflanzen photokopiert. Die Photokopien der Blätter wurden mit einem Planimeter abgefahren und die Flächen errechnet.

4.7 Pflanzenmaterial und Anzucht

Als Pflanzenmaterial dienten Sojabohnen (*Glycine max* (L.) Merr.) der unterschiedlich salzempfindlichen Varietäten "Lee" und "Jackson". Die Keimung der Samen erfolgte in Vermikulit bei einer Temperatur von ca. 25°C und einer relativen Luftfeuchte von ca. 85 %. Nach dem Keimvorgang (5 Tage) wurden die Pflanzen in Gefäße mit belüfteter Nährlösung überführt. Die Pflanzen standen ab diesem Zeitpunkt in einem Anzuchtraum. Die Beleuchtung erfolgte mit Reflektor-Leuchtstoffröhren (Sylvania; grow-lux, cool-white, white). In Pflanzenhöhe betrug die Beleuchtungsstärke während der 16stündigen Photoperiode $280 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Die Temperatur während der Beleuchtungsphase lag zwischen 22 und 25°C . Bei Beginn der Dunkelphase erfolgte eine Temperaturabsenkung auf ca. 15 bis 17°C . Die relative Feuchte erreichte bei eingeschalteter Beleuchtung Werte zwischen 30 und 60 %, und während der Dunkelperiode 60 bis 90 %. Die Nährlösungen wurden in wöchentlichem Rhythmus erneuert.

Im Laufe der Entwicklung wurden die Pflanzen auf Einheitlichkeit selektiert. Die Keimblätter und sich entwickelnde Seitentriebe wurden entfernt. Um für die Versuche stets Pflanzenmaterial gleichen Entwicklungsstandes vorrätig zu haben, wurde wöchentlich neu ausgesät.

Zwecks Akklimatisation an die Versuchsbedingungen wurden die Pflanzen jeweils 6 Tage vor Beginn der Experimente in die Klimakammer des Aktiv-Labors überführt (CHATTERTON und SILVIUS, 1980 a/b). Dabei wurden die Pflanzen einzeln in belüftbare Erlenmeyer-Kolben (1,5 l) gesetzt, in denen sie mittels einer Schaumgummimanschette gehalten wurden.

Tabelle 1: Zusammensetzung der Nährlösung in Anlehnung an EPSTEIN (1972):

Salz	Konzentration	
KNO ₃	1,2 mM	
Ca(NO ₃) ₂	0,8 mM	
NH ₄ H ₂ PO ₄	0,2 mM	Makronährstoffe
(NH ₄) ₂ HPO ₄	0,2 mM	
MgSO ₄	0,2 mM	
FeH ₂ -EDTA	4 /uM	
MnSO ₄ x H ₂ O	0,4 /uM	
CuSO ₄ x 5H ₂ O	0,1 /uM	
ZnSO ₄ x 7H ₂ O	0,4 /uM	Mikronährstoffe
H ₃ BO ₃	6,3 /uM	
Na ₂ MoO ₄ x 2H ₂ O	0,1 /uM	
KCl	10,0 /uM	

Die Nährlösung hatte einen pH-Wert von 6,3.

Die für die ¹¹C-Versuche vorgesehenen Pflanzen kamen direkt in die Wurzelküvette, damit möglicherweise auftretende Wurzelverletzungen bis zum Versuchsbeginn ausheilen konnten. Die Beleuchtungsstärke betrug in Pflanzenhöhe 430 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Vor Beginn und am Ende der Photoperiode (16 Stunden) stand eine 30 minütige Dämmungsphase. Während der Photoperiode lag die Temperatur bei $23 \pm 1^\circ\text{C}$ und die relative Luftfeuchte bei $60 \pm 3 \%$. In der Dunkelphase erfolgte eine Temperaturabsenkung auf $18 \pm 1^\circ\text{C}$ bei Erhöhung der Luftfeuchte auf $80 \pm 3 \%$.

5. Versuchsauswertung

5.1 Allgemeine Auswertung

Bei den ^{11}C -Translokationsstudien wurde von Beginn der Pulsmarkierung (Zeitpunkt t_0) bis zum Ende des Experimentes (Zeitpunkt t_n) fortlaufend die Radioaktivität in der Wurzel gemessen. Als Meßintervalldauer wurde 1 Minute gewählt, so daß bei einem 4 Stunden dauernden Experiment 240 Meßdaten anfielen. Für eine Auswertung war die Korrektur dieser Rohdaten erforderlich. Die notwendigen Rechenoperationen wurden mit Hilfe eines Computerprogramms durchgeführt. Die Korrekturen beinhalteten im einzelnen:

1. Berücksichtigung des Untergrundes

Aufgrund der extremen Bleiabschirmung von Wurzel und Detektor wirkte sich die Nähe der ^{11}C -Quelle nicht auf die Zählraten aus. Die Nullrate konnte deshalb während der gesamten Versuchsdauer als konstant angesehen werden. Unter den gegebenen Bedingungen variierte der Nulleffekt zwischen 230 und 300 Impulsen/min.

2. Berücksichtigung der Halbwertszeit

Gemäß der Halbwertszeit des Isotops ^{11}C (20,3 min) mußten die Meßwerte korrigiert werden. Die Versuche wurden in der Regel bis zum 12fachen der Halbwertszeit ausgedehnt. Bei den später am Tag durchgeführten Experimenten war es jeweils notwendig, die vom Experiment zuvor stammende Restaktivität zu berücksichtigen.

$$A_{\text{Korr.}} = \frac{A_n}{0,5^{\frac{t_n}{T_{1/2}}}}$$

A_n = Meßwert zum Zeitpunkt t_n

$T_{1/2}$ = Halbwertszeit (20,3 Min)

t_n = Zeit in Minuten nach Beginn der Pulsmarkierung.

3. Glättung

Mit zunehmender Experimentdauer nimmt der Ausdruck $0,5^{\frac{t_n}{T_{1/2}}}$ zur Eliminierung des durch die Halbwertszeit bedingten Aktivitätsabfalls immer geringere Werte an. Dies führt in steigendem Maße zu einer Streuung in der Zählstatistik. Um starke Schwankungen auszugleichen, wurden durch ein spezielles

Computerprogramm (binominal-weighted five point smooth) die vom Zerfall bereinigten Werte geglättet.

4. Eine Totzeitkorrektur brauchte angesichts der gemessenen Werte des Aktivitätsabfalls nicht vorgenommen werden. Die Differenz zwischen dem gradlinigen Verlauf der Zerfallskurve und den gemessenen Werten (entspricht der Zahl nicht gezählter Impulse) war im gewählten Meßbereich vernachlässigbar.

Wegen der Vielzahl der Einzeldaten wurden die Ergebnisse der ^{11}C -Translokationsversuche in graphischen Darstellungen wiedergegeben. Die korrigierten Zählraten in Abhängigkeit von der Translokationszeit ergaben die Zeitprofile der Akkumulationsraten. Als weitere Form der graphischen Darstellung wurden die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten angegeben (1. Ableitung).

Bei den ^{14}C -Bilanzierungsversuchen wurden wegen der unterschiedlichen Blattflächen sehr stark variierende Mengen an ^{14}C vom Source-Blatt fixiert. Um trotzdem einen Vergleich der ^{14}C -Verteilungsmuster zwischen den Einzelpflanzen vornehmen zu können, war eine Umrechnung der Analysendaten notwendig. Die Mengen an ^{14}C in den einzelnen Pflanzenfraktionen wurden deshalb als Prozentzahlen der insgesamt wiedergefundenen Radioaktivität angegeben.

5.2 Statistische Auswertung

Bei den Kurzzeitkinetiken mit dem Kohlenstoffisotop ^{11}C war aufgrund der Fehlstellen innerhalb der Einzelpflanzenversuche eine Nivellierung der genetisch bedingten Variabilität nur unter Vorbehalt möglich. Daher erschien eine statistische Auswertung dieser Versuche wenig sinnvoll.

Die ^{14}C -Bilanzierungsversuche wiesen je Versuchsglied 4 oder mehr Wiederholungen auf. Sämtliche Wiederholungen eines Versuchsgliedes wurden zu Mittelwerten zusammengefaßt. Eine Prüfung der Differenz zweier Mittelwerte wurde mit dem t-Test nach Student vorgenommen.

Mit Hilfe der linearen multiplen Regressionsanalyse sollte die Art des Zusammenhangs zwischen den einzelnen Merkmalen, wie Photosyntheserate (^{14}C -Verteilung) (Z), Salzstreßhöhe (X) und Salzstreßdauer

(Y) untersucht werden. Ziel war es, aus den Beobachtungen Z_i für die vorgegebenen Werte X_i und Y_i eine funktionale Beziehung zwischen Z , X und Y zu finden, die es ermöglicht, aus beliebigen Werten der unabhängigen Einflußgrößen X und Y die jeweils abhängige Zielgröße Z zu schätzen. Die dreidimensionalen graphischen Darstellungen werden beschrieben von der Funktion:

$$Z = a + b_1 X + b_2 Y + b_3 X^2 + b_4 Y^2 + b_5 XY$$

wobei X die Höhe der Salzbehandlung und Y die Dauer der Salzbehandlung darstellen. Anschließend wurden zwecks Sortenvergleichs analoge Regressionsmodelle auf ihre Übereinstimmung überprüft. Als Testgröße wurde folgende Beziehung gewählt:

$$\frac{(SQ_M - SQ) (n_1 + n_2 - 2m)}{m \cdot SQ} \quad F_m; n_1 + n_2 - 2n$$

m = Anzahl der Parameter n = Anzahl der Wertetripel

$SQ_1 + SQ_2 = SQ$ 1 = Modell "Lee"; 2 = Modell "Jackson"

SQ_M = Summe der Abweichungsquadrate beider Modelle in einer Regression.

Die Berechnung zur Regressionsanalyse wurde mittels des Programms RLMUL aus der Programmbibliothek IMSL durchgeführt. " α " gibt die Fehlerwahrscheinlichkeit der ersten Art für die durchgeführten Tests an. Im Verlauf dieser Arbeit wurden zur Vereinfachung statt der Fehlerwahrscheinlichkeit 5 %, 1 % und 0,1 % die Synonyme *, **, *** angegeben.

6. Ergebnisse

6.1 Versuche zur Blatt-Wurzeltranslokation mit dem Kohlenstoffisotop ^{11}C

6.1.1 Konzeption und Durchführung

In diesen Versuchen, in deren Verlauf sich auch die eigens gebaute Applikations- und Meßvorrichtung zu bewähren hatte, sollten Kurzzeitkinetiken zum Blatt-Wurzeltransport zweier Sojabohnensorten unter besonderer Berücksichtigung von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß erstellt werden. Die Produktion des $^{11}\text{CO}_2$ fand, bedingt durch die Anforderungen des Instituts für Medizin, unregelmäßig an Dienstagen und Freitagen zu unterschiedlichen und vorher nicht festgelegten Zeiten statt. Die Produktionsdauer betrug maximal 4 Stunden am Tag. Die gesamte Versuchsplanung mußte diesem begrenzten technischen Rahmen angepaßt werden. Daraus folgte, daß maximal zwei vollständige Pulsmarkierungsexperimente am Tag durchgeführt werden konnten. Pulsmarkierungen zu gleichbleibenden Tageszeiten waren nicht möglich. Bedingt durch die Unregelmäßigkeit der $^{11}\text{CO}_2$ -Produktion an den dafür vorgesehenen Tagen, konnten die über mehrere Tage andauernden Versuche zum Teil nur unvollständig durchgeführt werden. Im günstigsten Fall ließen sich im Abstand von 3 bzw. 4 Tagen jeweils 2 Pulsmarkierungen pro Tag (Dienstag/Freitag) mit einer anschließenden Meßperiode von ca. 4 Stunden realisieren.

Als Pflanzenmaterial dienten die unterschiedlich salzempfindlichen Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson". Bei Versuchsbeginn befanden sich die Pflanzen im Entwicklungsstadium V 2 (FEHR et al., 1971). Als Source-Blatt bzw. Applikationsorgan wurde das älteste Fiederblatt gewählt, das zu diesem Zeitpunkt bereits seine maximale Größe erreicht hatte.

Die Einzelpflanzen wurden jeweils über einen Zeitraum von 8 Tagen auf ihre Netto-Photosyntheseleistung und ihren Assimilattransport zur Wurzel untersucht. Um den Einfluß zunehmenden Alters auf die Blatt-Wurzeltranslokation festzustellen, wurden Kontrollpflanzen ohne Besalzung des Nährmediums über diesen Versuchszeitraum zu den $^{11}\text{CO}_2$ -Produktionsterminen pulsmarkiert und gemessen. Für die Versuche mit Salzbehandlungen wurden 3 verschieden hohe Salzkonzentrationen (60, 90 und 120 mmol NaCl) des Nährmediums gewählt. Bei diesen Experimenten erfolgte die frühe Pulsmarkierung des ersten Versuchstages (Zeitprofil A) in nichtbesalzter Nährlösung. Diese Messung der Blatt-Wurzeltranslokation diente als Bezugsbasis für die nachfolgenden, durch Salzstreß mehr oder weniger beeinflussen

Translokationskinetiken. 30 Minuten vor der späten Pulsmarkierung des ersten Tages (Zeitprofil B) wurden die Pflanzen schockartig der jeweiligen Salzkonzentration ausgesetzt. Sie verblieben dann bis zum Ende des Versuchs (nach 8 Tagen) in besalzter Nährlösung. An den darauf folgenden $^{11}\text{CO}_2$ -Produktionstagen fanden Pulsmarkierungen in gleicher Weise statt. Für jedes Versuchsglied wurden mindestens 2 Parallelversuche ausgewertet.

Tab. 2: Versuchsplan zur Durchführung der Translokationsstudien mit dem Kohlenstoffisotop ^{11}C

Versuchsglieder	1	2	3	4
Behandlung	0 mmol	60 mmol	90 mmol	120 mmol (NaCl)
Versuchszeitraum in Tagen	Pulsmarkie- rungen	Kontroll- versuch	Versuche mit unterschiedlich hohem Salzstreß	
1 Fr./Di. früh spät	+ +		unbesalzt (Kontrolle) Besalzung 30 min. vor Beginn der Pulsmarkierung	
2				
3				
4 Di./Fr. früh	+		Pflanze steht 3 bzw. 4 Tage unter	
5 spät	+		Salzstreß	
6				
7				
8 Fr./Di. früh spät	+ +		Pflanze steht 7 Tage unter Salzstreß	

Der Versuchsplan gilt in gleichem Maße für die Sorten "Lee" und "Jackson".

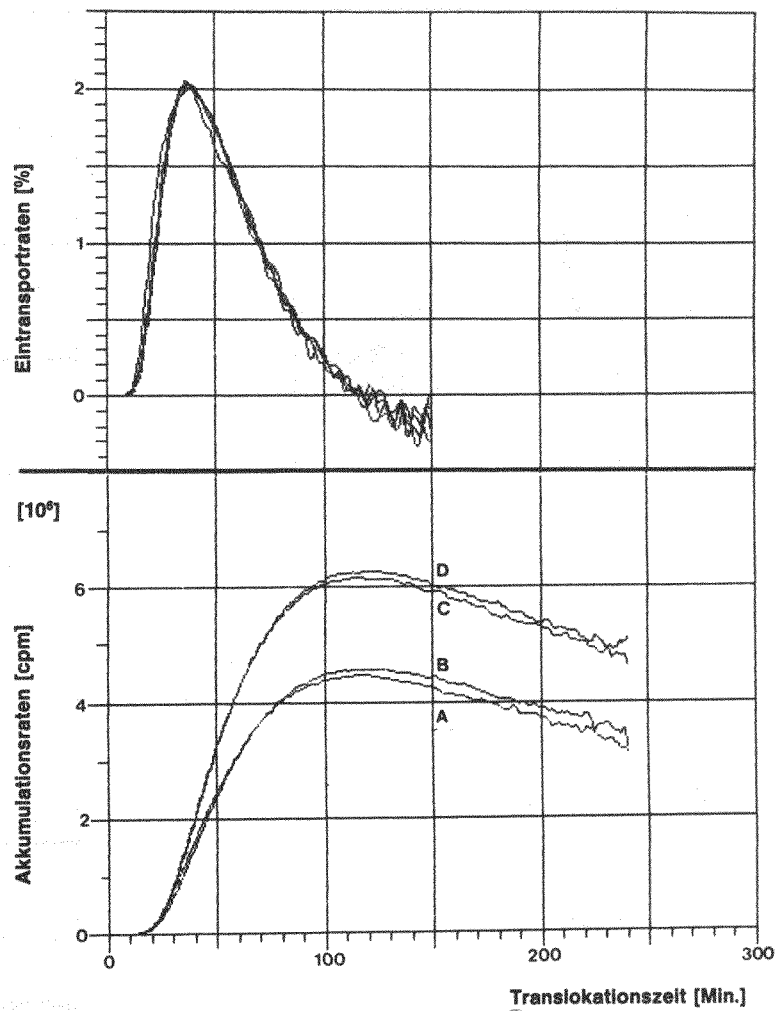
Um einen relativen Vergleich des Eintransportes markierter Assimilate in die Wurzel bei verschiedenen Behandlungen vornehmen zu können, wurde den Pflanzen bei sämtlichen Pulsmarkierungen stets die gleiche Menge an $^{11}\text{CO}_2$ angeboten. Wegen der unterschiedlich hohen Photosyntheseraten, bedingt durch individuelle Blattflächen und Salzbehandlung, wurde das Source-Blatt so lange im geschlossenen System der $^{11}\text{CO}_2$ haltigen Luft ausgesetzt, bis nur noch eine bestimmte, bei allen Versuchen gleiche CO_2 -Konzentration im Flußsystem vorherrschte. Die Konzentration, bei der die Pulsmarkierung

unterbrochen wurde, lag oberhalb des CO_2 -Kompensationspunktes, der bei stärkstem Salzstreß gemessen wurde. Diese Konzentration wurde in Vorversuchen ermittelt und lag bei 100 ppm CO_2 . Nach jeder Pulsmarkierung wurde nicht radioaktive Kammerluft über das Blatt geleitet. Messungen der Netto-Photosyntheseraten, soweit durchgeführt, fanden immer einige Minuten vor Beginn der Pulsmarkierungen statt. Während der gesamten Versuchsdauer verblieb das Source-Blatt in der Blattküvette, die senkrecht zur Lichteinstrahlung fixiert war. Um eine Beschattung durch jüngere Blätter zu verhindern, wurden diese durch ein Plexiglasschild zur Seite gedrückt.

6.1.2 Einfluß von Tageszeit und Pflanzenalter auf die Dynamik des Eintransports ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee"

Bereits etwa 10 - 15 Minuten nach Beginn einer Pulsmarkierung ließ sich erste Radioaktivität im Wurzelbereich nachweisen. Nach weiteren 5 - 10 Minuten nahm die ^{11}C -Menge zunächst langsam, dann aber rapide zu. Der Anstieg der in der Wurzel akkumulierten ^{11}C -Radioaktivität zeigte einen fast linearen Verlauf (Abb. 11 bis 15). An diesen Abschnitt schloß sich eine Übergangsphase mit einer sich stetig verringernden Akkumulationsrate an. Je nach Individualität und Alter der Pflanzen flachten die Zeitprofile nach 1 - 1,5 Stunden ab und erreichten bei etwa 2 - 2,5 Stunden ab Beginn der Pulsmarkierung die größten Zählraten. An diesem Punkt der maximalen Kurvenhöhe hielten sich der Zufluß von markierten Photosyntheseprodukten und der Verlust an Radioaktivität aus dem Wurzelbereich die Waage. Im Anschluß an diese Übergangsphase zeigten die Profile bis gegen Ende des Experimentes nach ca. 4 Stunden eine mehr oder minder fallende Tendenz. Die Abnahme ^{11}C -markierter Metaboliten im Wurzelbereich überstieg die Rate des Eintransports aus den oberirdischen Pflanzenteilen. Die am Versuchsende gemessene Radioaktivitätsabnahme betrug bis zu 35 % der maximal in der Wurzel ermittelten ^{11}C -Menge (Abb. 11 - 15). Einschränkend sei allerdings bemerkt, daß einige Versuchspflanzen (beider Sorten) leicht abweichende Verlaufsformen der Zeitprofile zeigten. Der Punkt maximaler Zählraten wurde erst später erreicht (Abb. 17, 31, 33) und teils verblieben die korrigierten Zählraten bis zum Ende des Experimentes auf konstantem Niveau. Eine Erklärung für dieses unterschiedliche und nicht zuzuordnende Verhalten kann nicht gegeben werden. Sporadisch durch-

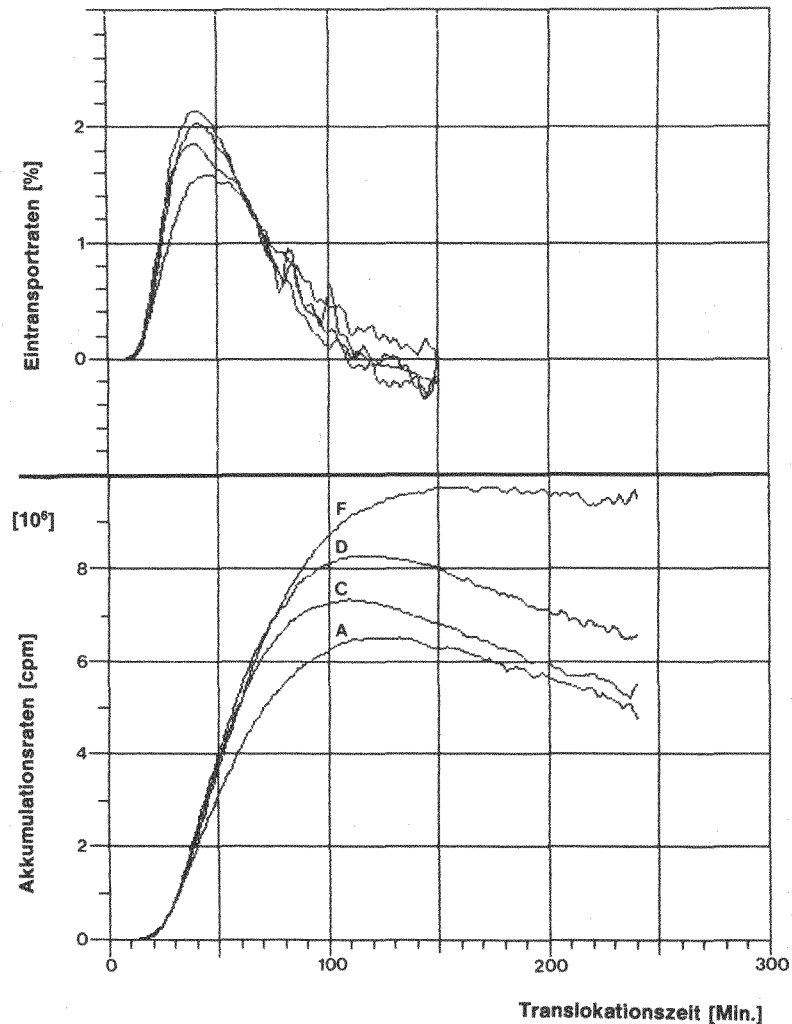
Abb. 11: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{11}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



A: 1. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 11,5 h nach Beginn der Photoperiode
C: 4. Tag; Pulsmarkierung 5,0 h nach Beginn der Photoperiode
D: 4. Tag; Pulsmarkierung 9,5 h nach Beginn der Photoperiode
E: 8. Tag; -----
F: 8. Tag; -----

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

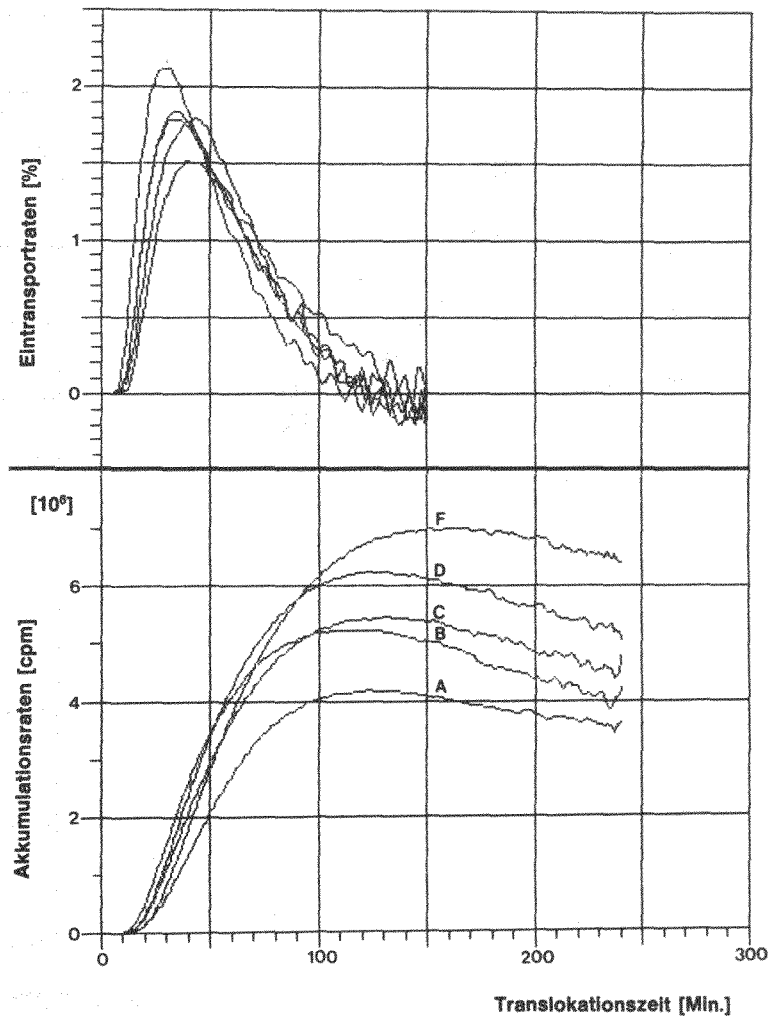
Abb. 12: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



A: 1. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode
 B: 1. Tag; -----
 C: 4. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode
 D: 4. Tag; Pulsmarkierung 9,5 h nach Beginn der Photoperiode
 E: 8. Tag; -----
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung 10,5 h nach Beginn der Photoperiode

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

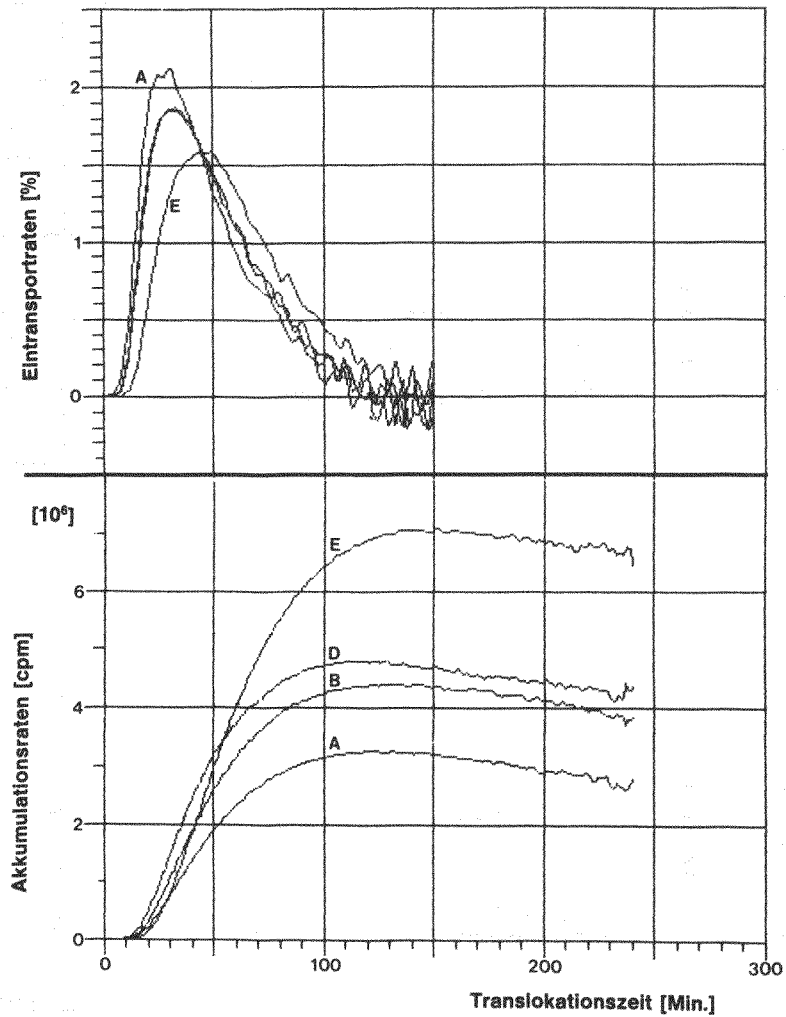
Abb. 13: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



- A: 1. Tag; Pulsmarkierung 7,5 h nach Beginn der Photoperiode
- B: 1. Tag; Pulsmarkierung 11,5 h nach Beginn der Photoperiode
- C: 4. Tag; Pulsmarkierung 5,0 h nach Beginn der Photoperiode
- D: 4. Tag; Pulsmarkierung 9,0 h nach Beginn der Photoperiode
- E: 8. Tag; -----
- F: 8. Tag; Pulsmarkierung 9,0 h nach Beginn der Photoperiode

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

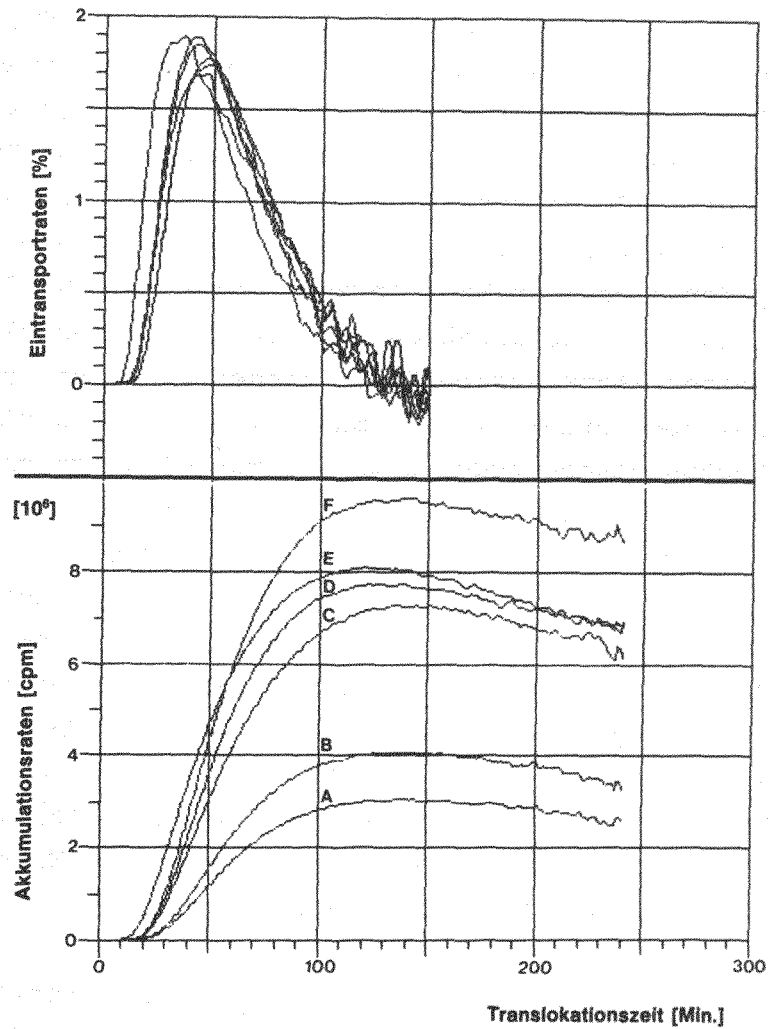
Abb. 14: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



NPR [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]		
A: 1. Tag; Pulsmarkierung	3,0 h nach Beginn der Photoperiode	20,1
B: 1. Tag; Pulsmarkierung	7,5 h nach Beginn der Photoperiode	18,6
C: 4. Tag; -----	11,5 h	21,1
D: 4. Tag; Pulsmarkierung	8,5 h nach Beginn der Photoperiode	17,0
E: 8. Tag; Pulsmarkierung	6,0 h nach Beginn der Photoperiode	20,0
F: 8. Tag; -----	11,0 h	16,0

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 15: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



	NPR [$\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode	26,7
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 9,0 h nach Beginn der Photoperiode	25,5
C: 4. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	26,1
D: 4. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode	25,5
E: 8. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	25,3
F: 8. Tag; Pulsmarkierung 11,0 h nach Beginn der Photoperiode	22,1

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

geführte Eichmessungen mit in Barytwasser ausgefällten $^{11}\text{CO}_2$ als Meßstandard zeigten keine Abweichungen von den theoretisch zu erwartenden Zählraten.

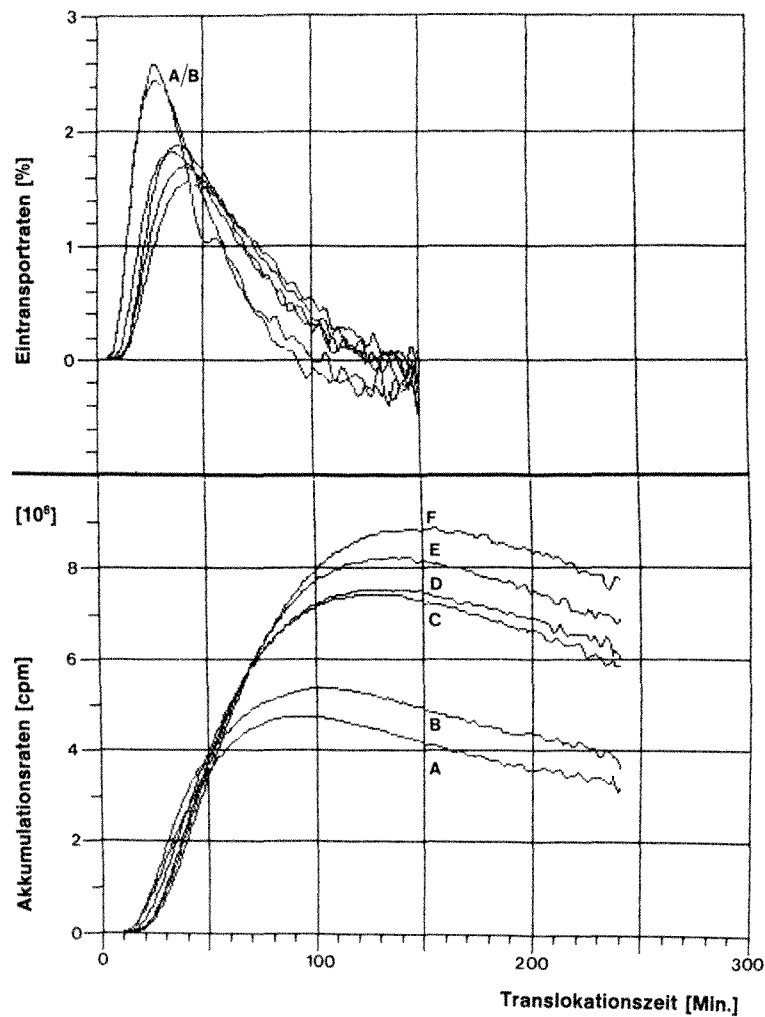
Die Zeitprofile des Eintransports ^{11}C -markierter Assimilate in die Wurzel gaben sehr deutlich den Kurzzeitcharakter der nur wenige Minuten andauernden Pulsmarkierung wieder (Abb. 11 - 15). Ein Teil der von den Blättern fixierten ^{11}C -Radioaktivität wurde innerhalb kurzer Zeit exportiert (mobiler Blattpool) und in Form eines wandernden Radioaktivitätspulses in die Wurzel transloziert. Diese Pulse können beschrieben werden durch den Beginn des Radioaktivitätsanstiegs zum Zeitpunkt t , die Verlaufsform des Pulses, die maximale Pulshöhe und die Stellung der einzelnen Profile zueinander. Die Verlaufsformen dieser Pulse hatten eine annähernd gleichförmige Gestalt mit einem mehr oder weniger stark ausgeprägten Zieheffekt (Tailing). Die volle Peakhöhe, gleichbedeutend mit der maximalen Rate des Eintransports markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzel wurde ca. 35 - 45 Minuten ab Beginn der Pulsmarkierung erreicht. Nach etwa 2 - 2,5 Stunden war der überwiegende Teil der kurzfristig mobilen und nicht zwischengelagerten ^{11}C -Radioaktivität aus dem photosynthetisch aktiven Gewebe exportiert und zur Wurzel verlagert worden. Zum Zeitpunkt des Schnittpunktes mit der Null-Linie war die Eintransportrate ^{11}C -markierter Assimilate gleich der von der Wurzel abgegebenen Radioaktivitätsrate. Messungen des strömenden Nährmediums zeigten während der gesamten Experimentdauer nur Spuren von Radioaktivität, so daß der zum Teil recht drastische Radioaktivitätsabfall im Wurzelbereich nicht mit Wurzelexsudation erklärt werden kann.

Vergleicht man die Zeitprofile der Akkumulationsraten, die am gleichen Versuchstag an ein und derselben Pflanze zu unterschiedlichen Zeiten nach Beginn der Photoperiode ermittelt wurden, so ist ersichtlich, daß die später am Tag gemessenen Profile über denen des frühen Zeitpunktes lagen (Abb. 11 bis 15). Die Form der zu verschiedenen Tageszeiten ermittelten Kurvenverläufe war annähernd identisch. Die peakförmigen Zeitprofile des Eintransports markierter Photosyntheseprodukte waren nahezu deckungsgleich. Eine durch den Tagesgang bewirkte Verzögerung oder Beschleunigung der Blatt-Wurzeltranslokation fand nicht statt. Bei gleicher Form des einwandernden Radioaktivitätspulses wurde zu späteren Tageszeiten eine erhöhte Eintransportmenge markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzel nachgewiesen. Dieses Verhalten wurde zu allen untersuchten Wachstumsstadien (V 2,

V3, V 4) deutlich. Auch die parallel zu den Pulsmarkierungszeitpunkten durchgeführten Messungen der Netto-Photosyntheseraten zeigten tageszeitabhängige Schwankungen (Abb. 14, 15). Die zum späten Markierungstermin eines jeden Versuchstages ermittelten Netto-Photosyntheseraten waren geringer als die der frühen Termine. Hieraus ist abzuleiten, daß trotz abnehmender photosynthetischer Leistung in der zweiten Tageshälfte größere Mengen des assimilierten $^{11}\text{CO}_2$ zur Wurzel verlagert wurden. Aufgrund der genetischen Variabilität des Pflanzenmaterials unterlagen die durch die Tageszeit bedingten Zuwächse im Assimilat-Wurzeltransport einer weiten Streuung. So wurden jeweils 2 Stunden nach Beginn der Pulsmarkierungen durch die spätere Tageszeit bedingten Zuwächse im Blatt-Wurzel-Transport zwischen 2 und 34 % gemessen.

Einen ebenso deutlichen Einfluß auf den Assimilatfluß zur Wurzel übte das Alter der Pflanzen aus (Abb. 11 bis 15). Bereits der Übergang vom Wachstumsstadium V 2 zu V 3, entsprechend einem Altersunterschied von 3 bis 4 Tagen, bewirkte eine Zunahme des Transportes radioaktiv markierter Photosyntheseprodukte zur Wurzel (Profile AB - CD). In gleichem Maße war eine Steigerung der Blatt-Wurzeltranslokation zwischen dem Stadium V 3 und V 4 zu beobachten (Profile CD - EF). Eine eindeutige, durch das Alter der Pflanze hervorgerufene zeitliche Verzögerung des Verlagerungsvorganges wurde nicht festgestellt. Die peakförmigen Zeitprofile des Eintransportes der ^{11}C -Radioaktivität zeigten bei gleichen Versuchsbedingungen eine große Variationsbreite. Sie waren entweder über den Versuchszeitraum deckungsgleich (Abb. 11), hatten unterschiedliche Peakhöhen (Abb. 12) oder waren zeitlich leicht versetzt (Abb. 13, 14, 15). Die maximalen Zuwachsraten an Radioaktivität pro Zeiteinheit (1 Minute) lagen zwischen 1,5 - 2,2 % der insgesamt innerhalb der Meßzeit in der Wurzel akkumulierten ^{11}C -Radioaktivität. Ähnlich den tageszeitlichen Verläufen zeigten auch die durch das Alter bedingten Zuwächse im Transport markierter Assimilate zur Wurzel starke Schwankungen. Die Steigerungsraten von einem Wachstumsstadium auf das folgende betrugen bis über 100 %. Die parallel durchgeführten Messungen der Netto-Photosyntheseraten ließen, abgesehen von leichten Schwankungen, keine Abhängigkeit vom Alter der Blätter bzw. vom jeweiligen Wachstumsstadium (Abb. 14, 15) erkennen.

Abb. 16: Einfluß von Salinität (60 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{11}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

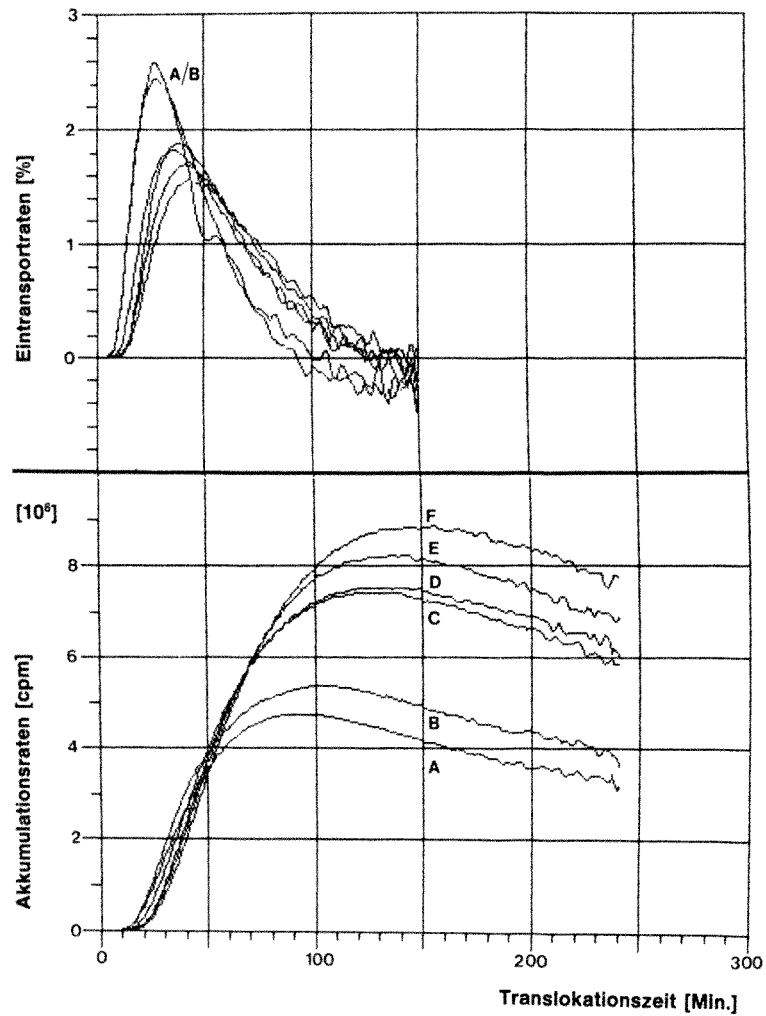


A: 1. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode
 B: 1. Tag; Pulsmarkierung 10,0 h nach Beginn der Photoperiode
 C: 5. Tag; Pulsmarkierung 6,0 h nach Beginn der Photoperiode
 D: 5. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode
 E: 8. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung 9,5 h nach Beginn der Photoperiode

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 16: Einfluß von Salinität (60 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

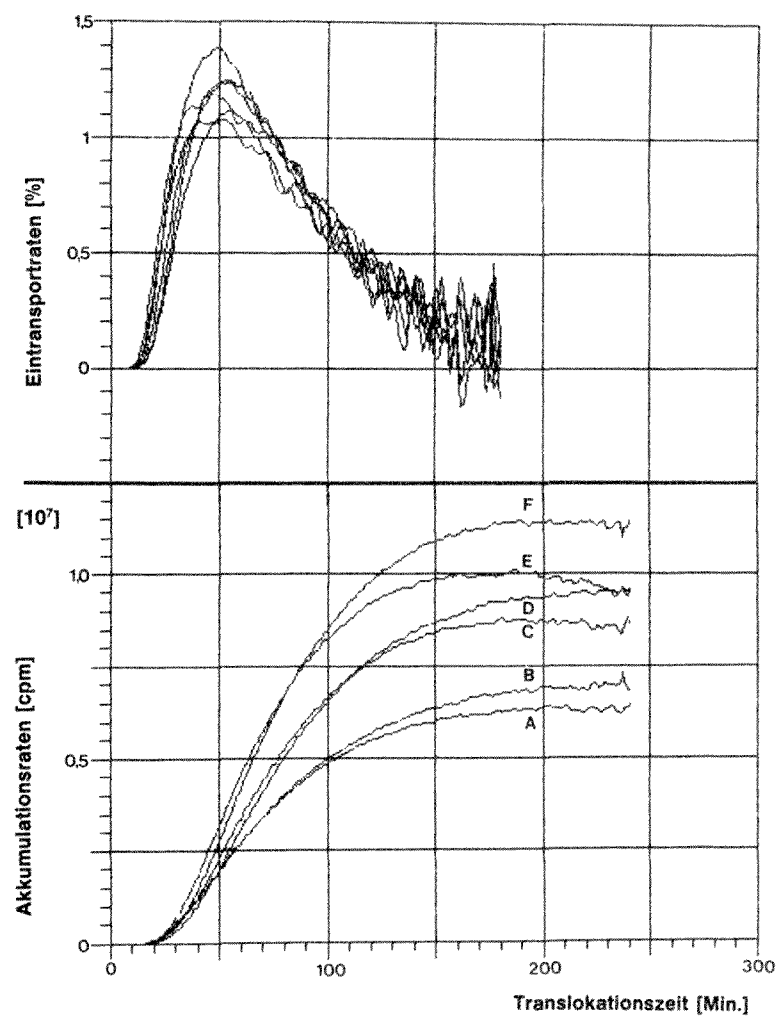


A: 1. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode
 B: 1. Tag; Pulsmarkierung 10,0 h nach Beginn der Photoperiode
 C: 5. Tag; Pulsmarkierung 6,0 h nach Beginn der Photoperiode
 D: 5. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode
 E: 8. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung 9,5 h nach Beginn der Photoperiode

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 17: Einfluß von Salinität (60 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{11}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



	NPR [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 7,0 h nach Beginn der Photoperiode	28,4
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 11,5 h nach Beginn der Photoperiode	25,2
C: 5. Tag; Pulsmarkierung 8,5 h nach Beginn der Photoperiode	24,2
D: 5. Tag; Pulsmarkierung 13,0 h nach Beginn der Photoperiode	23,3
E: 8. Tag; Pulsmarkierung 7,0 h nach Beginn der Photoperiode	21,0
F: 8. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode	17,2

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

6.1.3 Einfluß von verschieden hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Dynamik des Eintransportes ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee"

6.1.3.1 Moderater Salzstreß (60 mmol NaCl)

Eine Salzkonzentration von 60 mmol NaCl im Nährmedium schien sich nicht auf die Menge der zur Wurzel translozierten ^{11}C -Radioaktivität auszuwirken (Abb. 16, 17). Ein kurzfristiger schockartiger Streßzustand verursachte keine meßbaren Reaktionen der Blatt-Wurzeltranslokation (Profile A - B). Wie bei nichtgestreßten Pflanzen bestand ein tageszeitabhängiges Verhalten des Transportes radioaktiv markierter Photosyntheseprodukte zur Wurzel. Bei den später am Tag durchgeführten Pulsmarkierungsversuchen wurden größere Mengen an Radioaktivität zur Wurzel transloziert. Auch langanhaltender Dauerstreß von bis zu 7 Tagen führte nicht zu einer Veränderung der Assimilatverlagerung zur Wurzel. Auch bei dieser Salzbelastung war mit zunehmendem Alter eine Steigerung des Transports radioaktiver Photosyntheseprodukte zur Wurzel zu beobachten. Waren bei einer Versuchspflanze (Abb. 17) sämtliche Zeitprofile des Eintransportes zeitgleich, so wurde bei der anderen Pflanze (Abb. 16) deutlich, daß länger andauernder Salzstreß eine leichte Zeitverzögerung der einwandernden Radioaktivitätspeaks verursachte. Diese Peaks waren flacher und zeigten ein langsames Abklingen der Eintransportraten (Tailing). Im Gegensatz zur durch den Salzstreß scheinbar nicht oder nur leicht beeinflussten Blatt-Wurzeltranslokation nahm die Netto-Photosyntheserate mit anhaltendem Streß merklich ab (Abb. 17).

6.1.3.2 Mittelstarker Salzstreß (90 mmol NaCl)

Eine Salzkonzentration von 90 mmol NaCl im Nährmedium wirkte sich dagegen schon sehr deutlich auf die Blatt-Wurzeltranslokation aus (Abb. 18 - 21). Alle Versuchspflanzen zeigten nach plötzlichem Salzschock, 30 Minuten vor Beginn der Pulsmarkierung angelegt, einen starken Rückgang der ^{11}C -Einlagerung in die Wurzel. Die Zeitprofile der Akkumulationsraten (Profil B) lagen weit unterhalb, anstatt wie bei den Versuchen ohne Salzstreß oberhalb des einige Stunden zuvor durchgeführten Kontrollversuchs (Profil A). So wurden 2 Stunden nach Beginn der Pulsmarkierung, bezogen auf den entsprechenden Kontrollversuch zwischen 18 und 32 % weniger an ^{11}C -markierten Assimilaten zur Wurzel verlagert. Neben dieser mengenmäßigen Beein-

Abb. 18: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

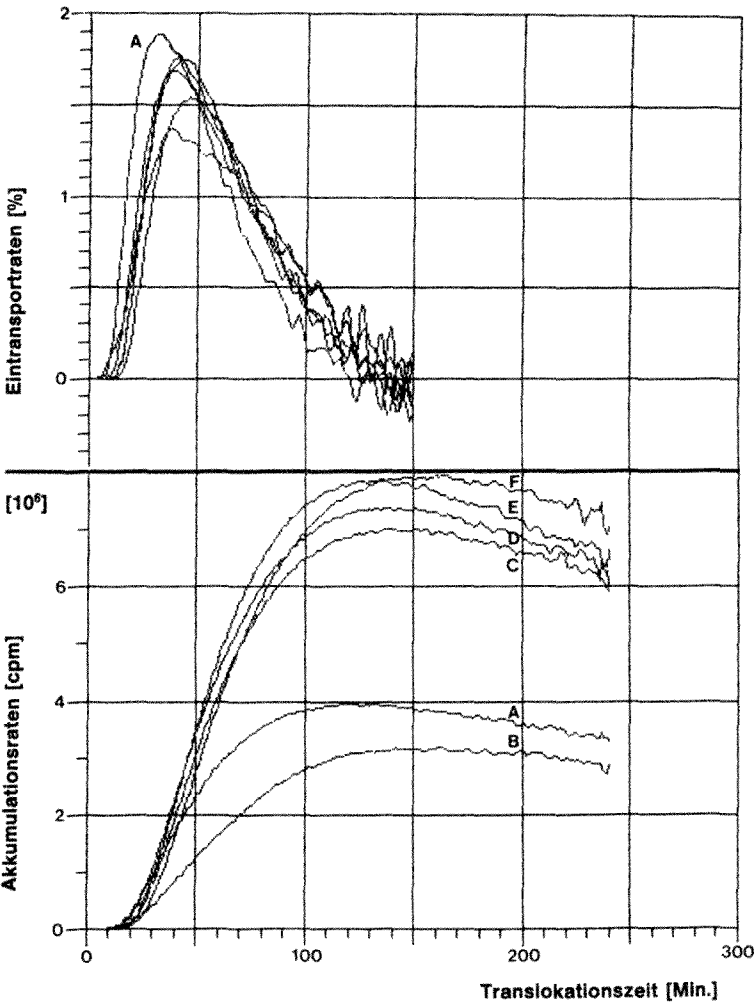
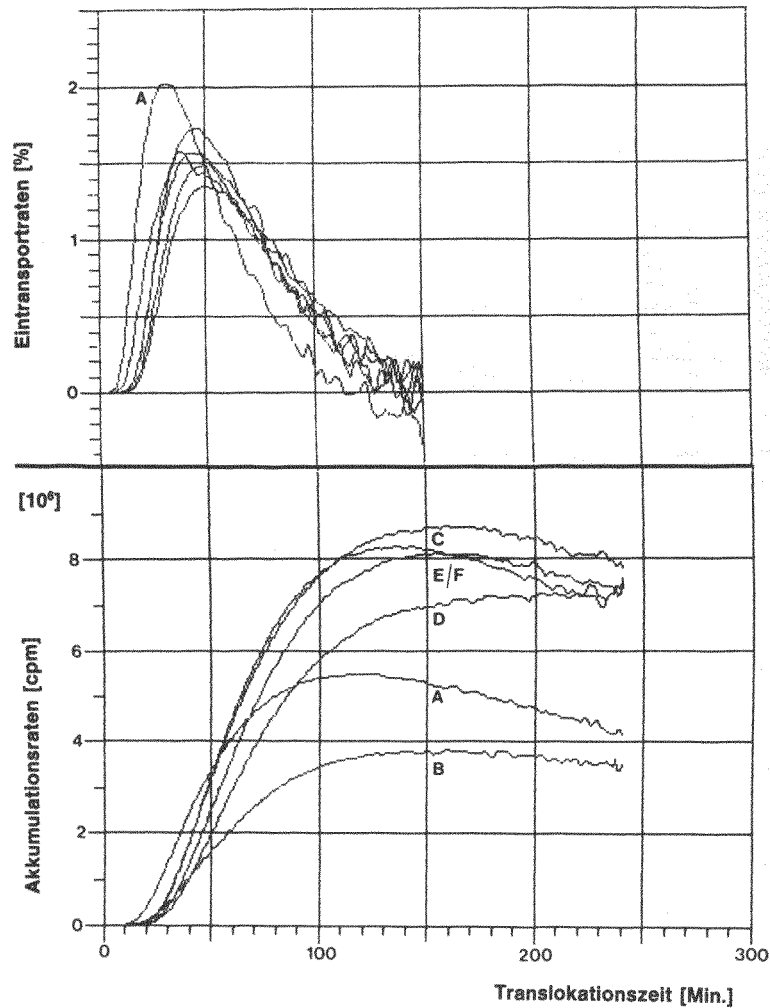


Abb. 19: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

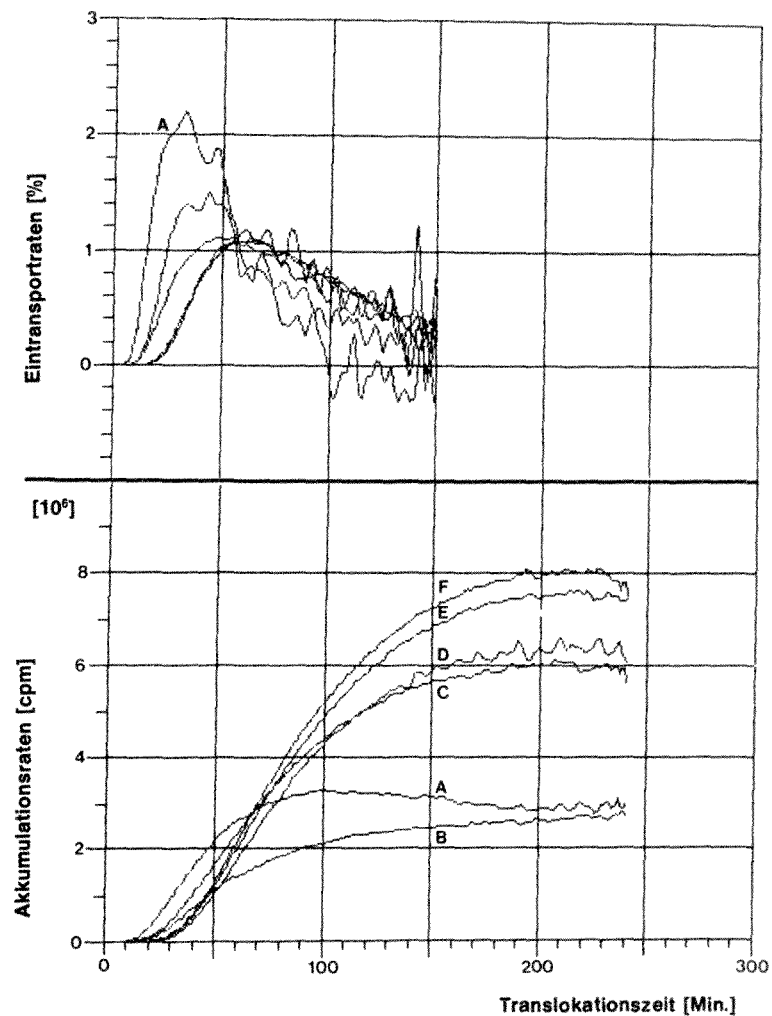


A: 1. Tag; Pulsmarkierung 5,5 h nach Beginn der Photoperiode
 B: 1. Tag; Pulsmarkierung 10,5 h nach Beginn der Photoperiode
 C: 5. Tag; Pulsmarkierung 7,5 h nach Beginn der Photoperiode
 D: 5. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode
 E: 8. Tag; Pulsmarkierung 5,0 h nach Beginn der Photoperiode
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung 9,0 h nach Beginn der Photoperiode

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 20: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

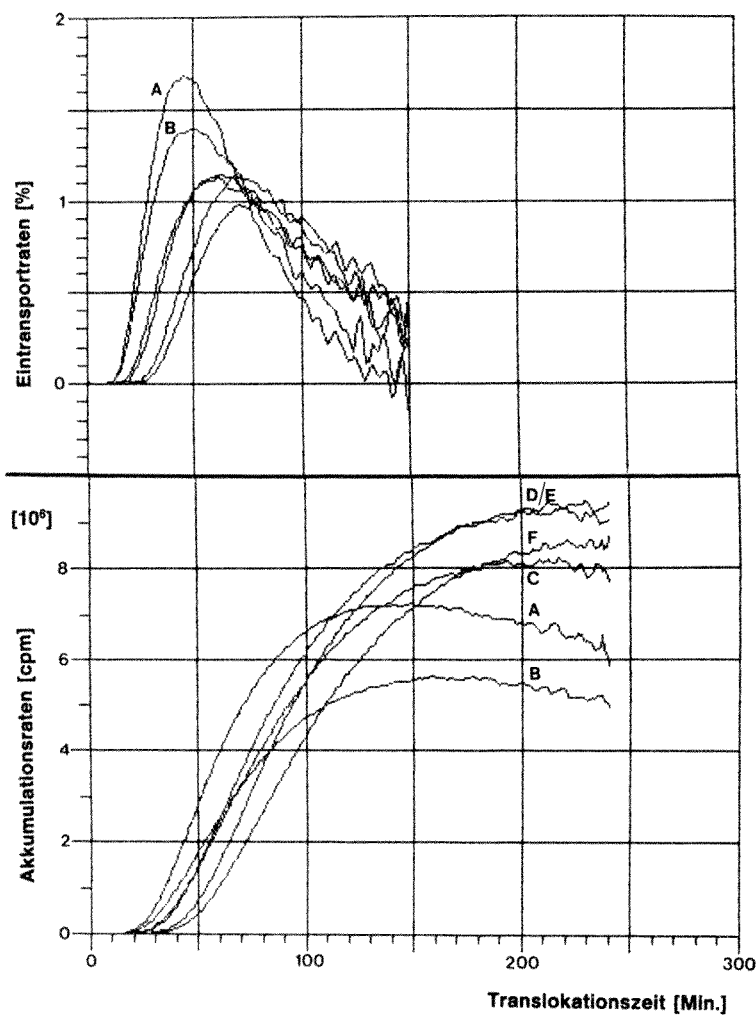


	NPR [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 7,5 h nach Beginn der Photoperiode	24,4
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode	23,7
C: 4. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	18,3
D: 4. Tag; Pulsmarkierung 11,0 h nach Beginn der Photoperiode	15,3
E: 8. Tag; Pulsmarkierung 7,0 h nach Beginn der Photoperiode	10,5
F: 8. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode	6,4

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 21: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



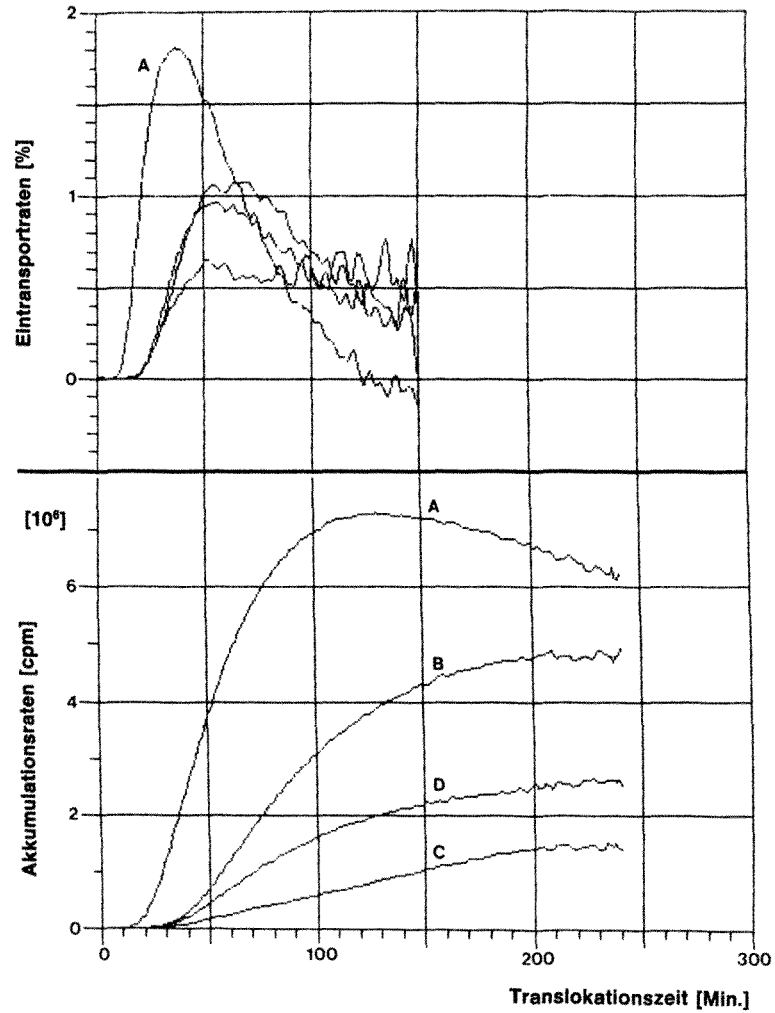
		NPR
		[mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A:	1. Tag; Pulsmarkierung 2,0 h nach Beginn der Photoperiode	24,2
B:	1. Tag; Pulsmarkierung 7,0 h nach Beginn der Photoperiode	25,7
C:	4. Tag; Pulsmarkierung 5,0 h nach Beginn der Photoperiode	8,3
D:	4. Tag; Pulsmarkierung 9,5 h nach Beginn der Photoperiode	8,3
E:	8. Tag; Pulsmarkierung 8,5 h nach Beginn der Photoperiode	3,5
F:	8. Tag; Pulsmarkierung 13,0 h nach Beginn der Photoperiode	2,4
Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.		
Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.		

trächtigung trat auch noch eine leichte Verzögerung im Transport radioaktiver Verbindungen zur Wurzel auf. Der Beginn des Eintreffens erster Radioaktivität im Wurzelbereich war bis zu 5 Minuten verspätet. Weitgehend unbeeinflusst durch kurzfristig einwirkende Salzkonzentrationen schien die Photosynthese zu sein (Abb. 20, 21). Bei 3 - 4 Tage andauerndem Salzstreß reagierten die Sojabohnen allerdings schon mit einer deutlichen Verminderung der Netto-Photosyntheseraten. Eine Verlängerung des Salzstresses auf 7 Tage verringerte die photosynthetische Leistung nochmals beträchtlich (Abb. 20, 21). Dies weist darauf hin, daß neben der Höhe der Salzkonzentration auch die Einwirkungsdauer einen wesentlichen Einfluß auf die Netto-Photosyntheserate ausübte. Der zeitliche Ablauf des Eintransports markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzel war bei einigen Pflanzen nach längerem Streßzustand deutlich verzögert (Abb. 19, 20, 21). Die Sojabohnen der Sorte "Lee" reagierten recht unterschiedlich mit ihrem Translokationsverhalten auf Salzstreß. Offensichtlich liefen je nach Salzempfindlichkeit der Einzelpflanzen die Transportprozesse mit unterschiedlicher Dynamik ab. So konnte bei einer Pflanze (Abb. 18) unter gleichen Bedingungen keine Verzögerung des Eintransportes markierter Assimilate in die Wurzel gemessen werden. Die beobachtete Verzögerung an den anderen Versuchspflanzen (Abb. 19, 20, 21) bewirkte in der ersten Zeit nach Beginn der Pulsmarkierung deutlich geringere Gehalte an in die Wurzel translozierter Radioaktivität als bei den Kontrollen (Profile A). Doch zeigten alle nach mehreren Tagen Streßeinwirkung gemessenen Zeitprofile der Akkumulationsraten (Profile C, D, E, F) insgesamt höhere Kurvenmaxima als die Kontrollversuche (Profile A). Die anfangs durch den schockartigen Salzstreß induzierte Verringerung der Blatt-Wurzeltranslokation schien zum Teil aufgehoben zu sein. Bei einigen Pflanzen ließ sich allerdings nach andauerndem Salzstreß kein tageszeitabhängiges bzw. altersabhängiges Translokationsverhalten erkennen (Abb. 19, 21), wie es bei den nicht gestreßten Pflanzen stets beobachtet wurde (Abb. 11 bis 15).

6.1.3.3 Starker Salzstreß (120 mmol NaCl)

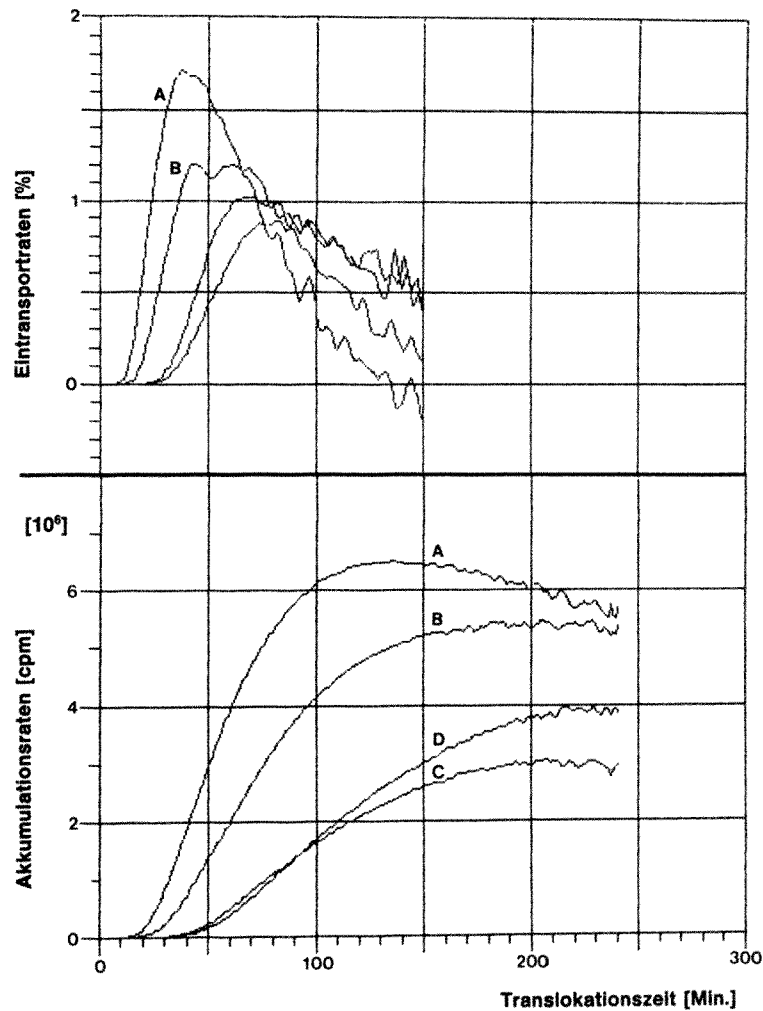
Wie schon bei einer Salzkonzentration von 90 mmol NaCl zog ein 30 Minuten andauernder Salzstreß mit 120 mmol NaCl im Nährmedium eine starke Depression und Verzögerung im Transport radioaktiv markierter Assimilate zur Wurzel nach sich (Profile B). So wurden jeweils 2

Abb. 22: Einfluß von Salinität (120 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{11}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



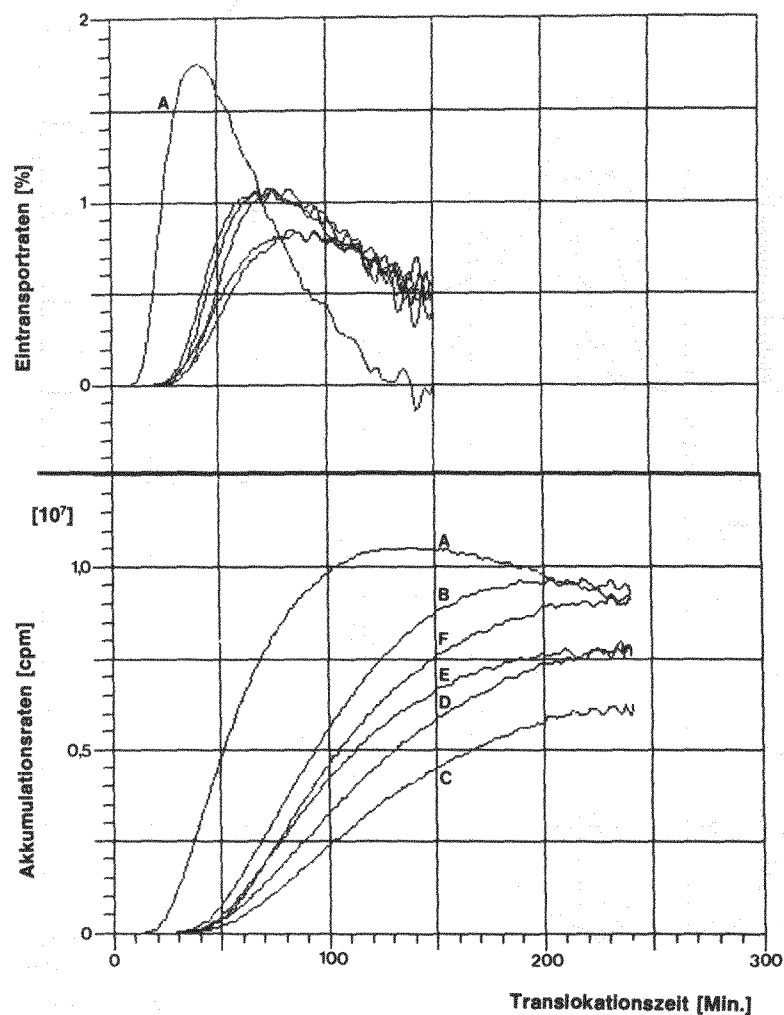
	NPR [mg CO_2 dm $^{-2}$ h $^{-1}$]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 6,0 h nach Beginn der Photoperiode	23,8
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 10,0 h nach Beginn der Photoperiode	23,3
C: 5. Tag; Pulsmarkierung 8,0 h nach Beginn der Photoperiode	5,2
D: 5. Tag; Pulsmarkierung 13,0 h nach Beginn der Photoperiode	4,2
E: 8. Tag; -----	
F: 8. Tag; -----	
Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.	
Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.	

Abb. 23: Einfluß von Salinität (120 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



	NPR [mg CO_2 dm $^{-2}$ h $^{-1}$]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 5,5 h nach Beginn der Photoperiode	25,6
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 10,5 h nach Beginn der Photoperiode	24,9
C: 5. Tag; Pulsmarkierung 7,0 h nach Beginn der Photoperiode	5,2
D: 5. Tag; Pulsmarkierung 11,5 h nach Beginn der Photoperiode	3,3
E: 8. Tag; -----	
F: 8. Tag; -----	
Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.	
Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.	

Abb. 24: Einfluß von Salinität (120 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



NPR	
[mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]	
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 7,5 h nach Beginn der Photoperiode	24,3
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 12,5 h nach Beginn der Photoperiode	22,2
C: 4. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode	5,8
D: 4. Tag; Pulsmarkierung 10,0 h nach Beginn der Photoperiode	4,5
E: 8. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	7,9
F: 8. Tag; Pulsmarkierung 11,0 h nach Beginn der Photoperiode	5,2

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Stunden nach Beginn der Pulsmarkierung, bezogen auf den Kontrollversuch (Profil A), einer jeden Pflanze zwischen 27 und 49 % weniger an radioaktiv markierten Photosyntheseprodukten in die Wurzel transloziert (Abb. 22, 23, 24). Auch die zeitliche Verzögerung des Eintransports in die Wurzel trat noch deutlicher in Erscheinung als bei einer Salzkonzentration von 90 mmol NaCl. Trotz der starken Salzbehandlung zeigten die Pflanzen zu diesem Zeitpunkt noch keine Reaktion in ihrer Photosyntheseleistung. Dagegen war nach 3 - 4 Tagen andauerndem Streßzustand die Netto-Photosyntheserate bis auf 10 % des Ausgangswertes abgesunken. Im Gegensatz zu den Versuchen mit geringerer Salzkonzentration schien sich die Pflanze diesen hohen Salzkonzentrationen nur noch bedingt anpassen zu können.

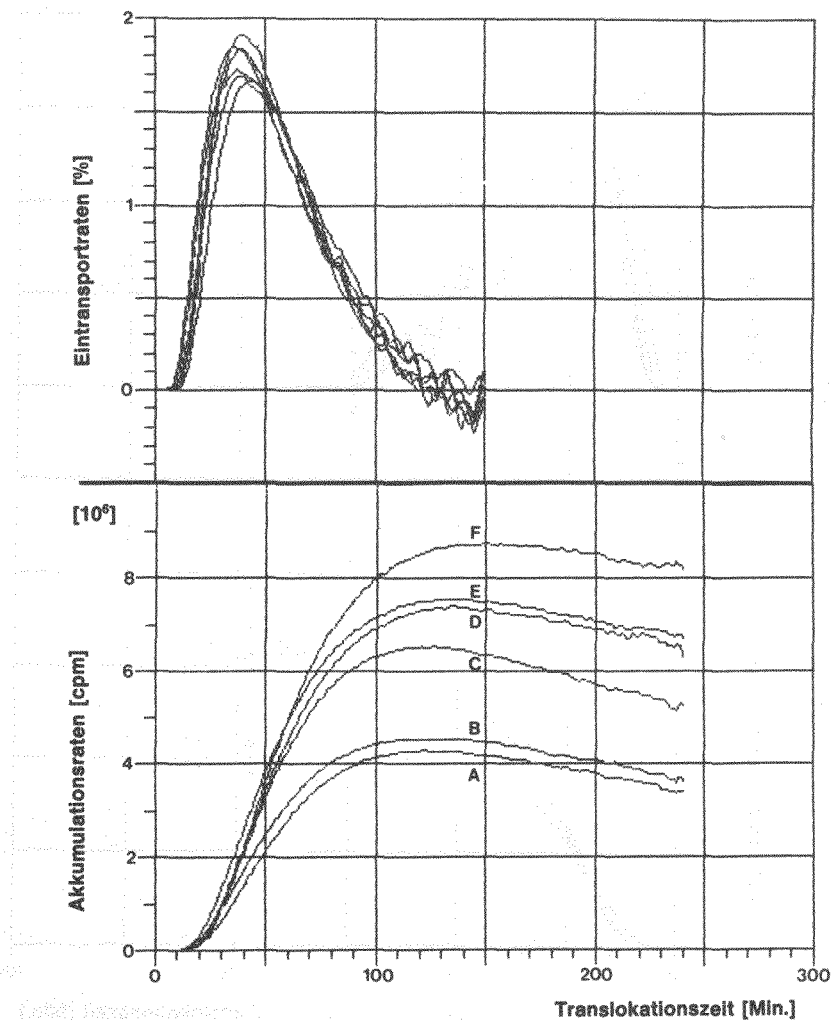
Permanenter Salzstreß bewirkte eine drastische Reduzierung der zur Wurzel verlagerten ^{11}C -Radioaktivität. Sämtliche Kurvenverläufe der Zeitprofile lagen unterhalb vom Profil (A) des Kontrollversuchs. Die Zeitprofile der Eintransportraten zeigten eine starke Verzögerung. Das Eintreffen erster ^{11}C -Radioaktivität im Wurzelbereich war bis zu 20 Minuten verspätet. Lagen die maximalen Zuwächse der Eintransportraten in Prozent der insgesamt zur Wurzel translozierten ^{11}C -Menge bei nicht gestreßten Pflanzen zwischen 1,5 - 2,2 % pro Minute, so lagen sie unter den gegebenen Bedingungen nur noch bei ca. 1 % pro Zeiteinheit. Nach Erreichen der maximalen Peakhöhe nahmen die Eintransportraten nur sehr langsam wieder ab. Die Peaks zeigten ein ausgeprägtes Tailing. Der weitere Abfall der Eintransportraten konnte nicht verfolgt werden, da wegen der kurzen Halbwertszeit des ^{11}C -Isotops die Zählstatistik mit zunehmender Versuchszeit schlechter wurde, und deshalb die pro Minute ermittelten Eintransportraten extrem streuten. Es ist aber an den gezeigten Profilen (Abb. 22, 23, 24) durch Extrapolation gut erkennbar, daß eine Annäherung an die Null-Linie erst nach ca. 200 Minuten ab Beginn der Pulsmarkierung erreicht wird. Dieser Zeitpunkt, an welchem die Rate des Eintransports markierter Assimilate in die Wurzel gleich dem Verlust an ^{11}C -Radioaktivität aus der Wurzel ist, lag bei den nichtgestreßten Pflanzen zwischen 110 und 150 Minuten (Abb. 11 bis 15). Ein tageszeitabhängiges Verhalten war trotz der hohen Salzkonzentrationen gut zu erkennen. Die später am Tag gemessenen Zeitprofile der Akkumulationsraten lagen höher bzw. die zur Wurzel translozierten Mengen an markierten Photosyntheseprodukten waren umfangreicher. Bei 2 von 3 Versuchspflanzen waren nach 5 Tagen Salzbehandlung die ältesten Fiederblätter so stark geschädigt, daß die Photosynthese und somit

eine $^{11}\text{CO}_2$ -Fixierung unterbunden war (Abb. 22, 23). Lediglich bei einer Pflanze konnte die gesamte Versuchsdauer von 8 Tagen eingehalten werden (Abb. 24). Diese Pflanze zeigte sogar nach dreitätigem permanenten Streß eine leichte Erholung. Sowohl die Photosyntheserate als auch die zur Wurzel translozierte Menge an Radioaktivität stieg wieder leicht an.

6.1.3.4 Gegenüberstellung und größenordnungsmäßiger Vergleich der Zeitprofile bei unterschiedlich hohem Salzstreß

Die genetische Variabilität des untersuchten Pflanzenmaterials äußerte sich nicht nur in morphologischer Hinsicht, wie unterschiedlicher Blattgröße oder Blattstellung, sondern auch in physiologischen Prozessen wie einer breiten Streuung des Transportverhaltens von Assimilaten. So wurden zwischen Zeitprofilen gleicher Behandlungen verschiedener Einzelpflanzen Differenzen in den maximalen Zählraten um den Faktor 3 gemessen. Wollte man daher einen direkten Vergleich der Auswirkungen von Salzstreß auf die Transportkinetiken vornehmen, mußte der Anteil der genetisch bedingten an der Gesamtvariabilität eliminiert werden. Eine Mittelung aller Zeitprofile gleicher Behandlungen war aber wegen der Lückenhaftigkeit der Einzelpflanzenversuche nicht ohne weiteres möglich. Um eine Verfälschung der Relationen zwischen den Transportprofilen verschiedener Behandlungen zu vermeiden, wurden deshalb nur komplette oder zumindest über zwei Versuchstermine laufende Experimente zur Berechnung herangezogen. Da die resultierenden Zeitprofile aus einer Mittelung entsprechender Zeitprofile von zum Teil nicht kompletter Einzelversuche erfolgte, wurde auf eine statistische Berechnung der Daten verzichtet. In Abb. 25, 26, 27, 28 sind die gemittelten Zeitprofile der Einzelpflanzenversuche gleicher Behandlungen dargestellt. Um einen zahlenmäßigen Vergleich der Profile bei verschiedenen Behandlungen zu erreichen, wurde das erste Zeitprofil (A) des ersten Versuchstages (Kontrollversuch) als Bezugsbasis herangezogen. Dabei wurde der Bereich maximaler Kurvenhöhe bei nichtgestreßten Pflanzen (120 Minuten nach Beginn der Pulsmarkierung) als Vergleichszeit festgesetzt. Die zu diesem Zeitpunkt durch die Salzbehandlungen bewirkten Abnahmen im Transport von ^{11}C -Radioaktivität zur Wurzel konnten nun in Prozent ausgedrückt werden (Abb. 29). Wurden bei nicht gestreßten Pflanzen vom Wachstumsstadium V 2 zu V 3 Zunahmen im Assimilat-Wurzeltransport um ca.

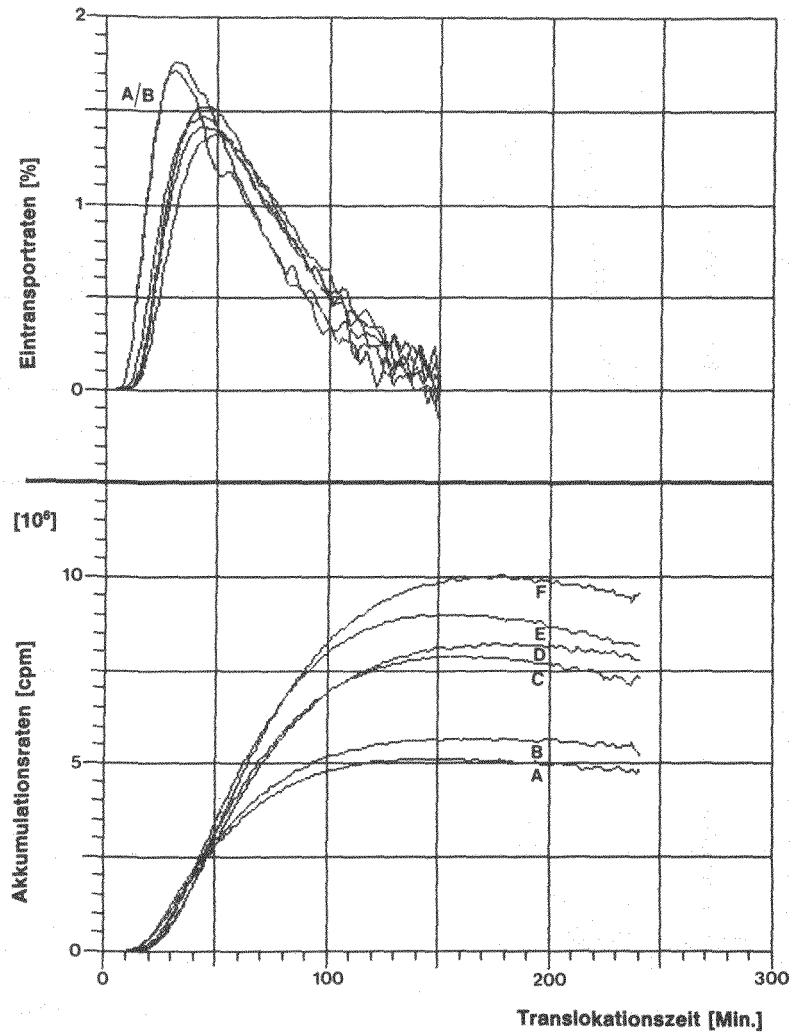
Abb. 25: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4. (gemittelte Zeitprofile).



- A: 1. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 B: 1. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin
 C: 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 D: 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin
 E: 8. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 26: Einfluß von Salinität (60 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4. (gemittelte Zeitprofile).

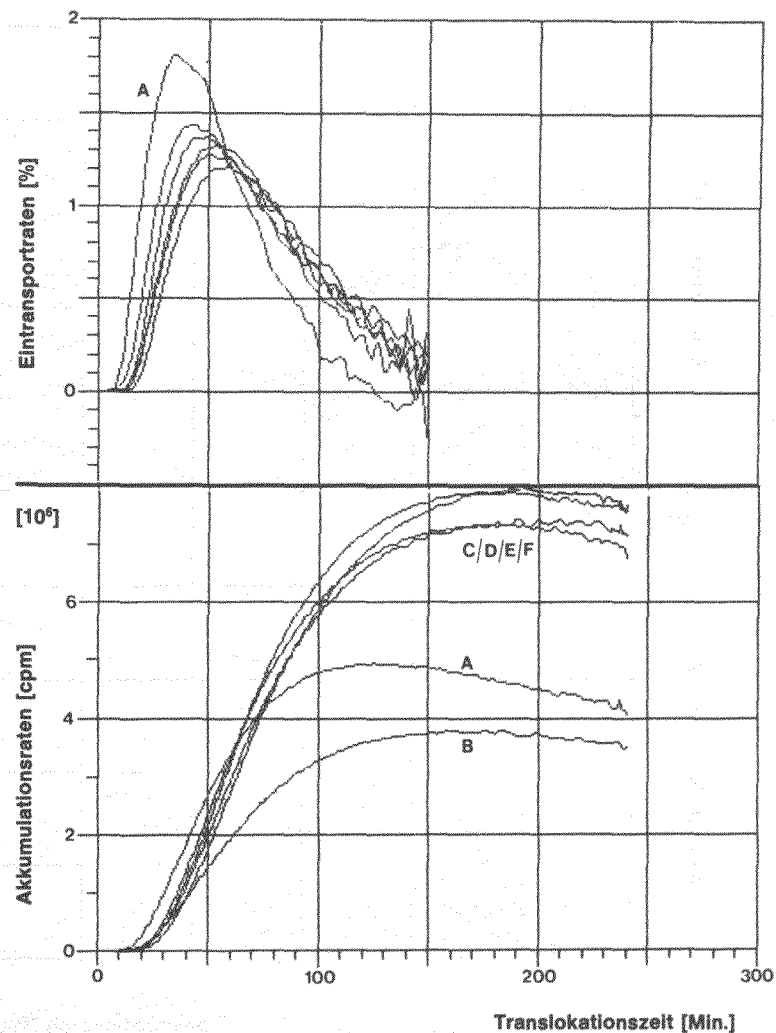


- | | |
|----|--|
| A: | 1. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| B: | 1. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin |
| C: | 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| D: | 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin |
| E: | 8. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| F: | 8. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin. |

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 27: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4. (gemittelte Zeitprofile).

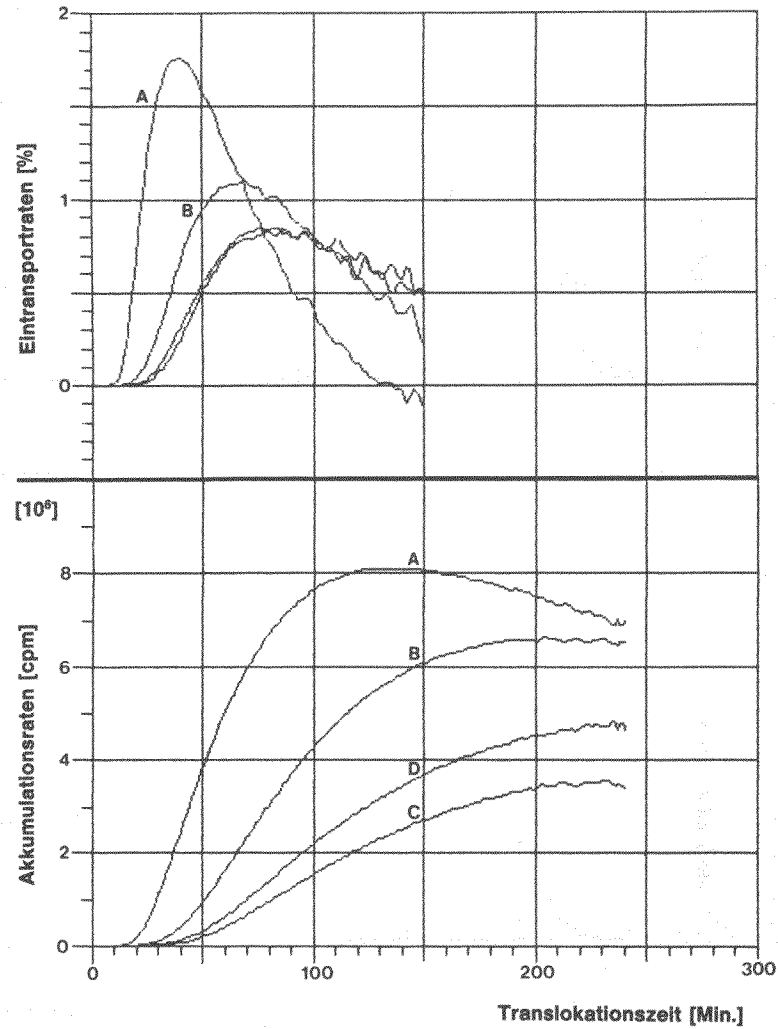


A: 1. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 B: 1. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin
 C: 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 D: 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin
 E: 8. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin.

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 28: Einfluß von Salinität (120 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Lee" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4. (gemittelte Zeitprofile).

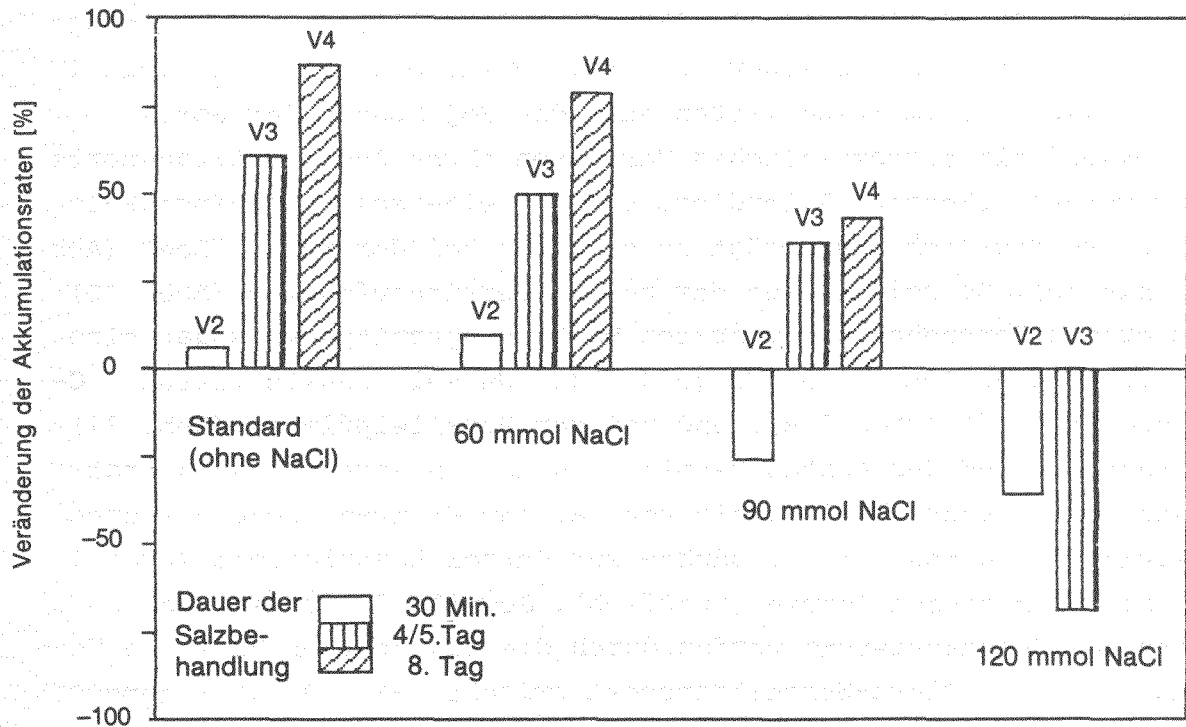


A: 1. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 B: 1. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin
 C: 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 D: 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin
 E: 8. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin.

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 29: Mittlere Akkumulationsraten markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte „Lee“ in Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen (Wachstumsstadien V2 bis V4) und unterschiedlich starkem Salzstreß. Meßzeitpunkt: 120 Minuten nach Beginn der Pulsmarkierung.



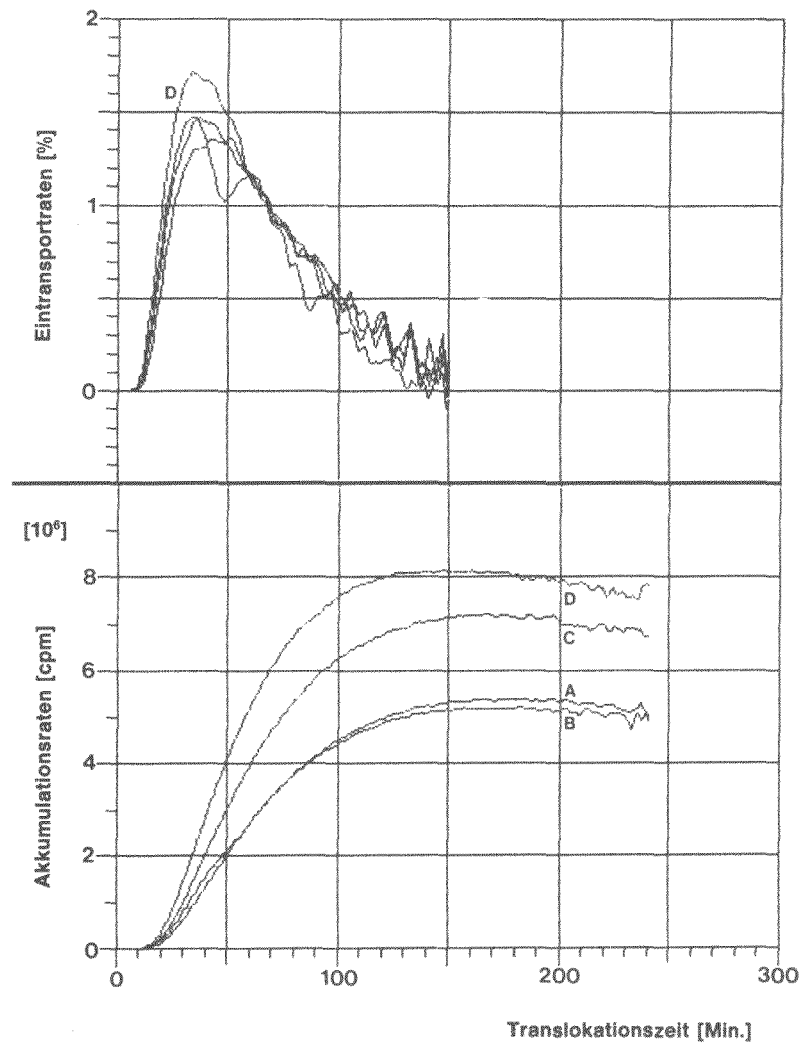
60 % gemessen, lagen die Zunahmen bei mittelstarkem Salzstreß (90 mmol NaCl) nur noch bei 36 %. Bei sehr starkem Salzstreß (120 mmol NaCl) wurden nach 3 - 4 Tagen ca. 70 % weniger an Radioaktivität zur Wurzel transloziert als bei der Kontrollmessung im Stadium V 2. Ein Altersunterschied von 7 Tagen (Wachstumsstadium V 2 bis V 4) äußerte sich bei nichtgestreßten Pflanzen in einer Zunahme des Eintransportes um ca. 87 %. Wurde die Pflanze in dieser Zeit einer Salzbehandlung von 90 mmol NaCl ausgesetzt, betrug die Zunahme nur noch 43 %. Der Einfluß einer Salzkonzentration von 60 mmol NaCl im Nährmedium zeigte keine Wirkung auf die Menge des Eintransports markierter Assimilate in die Wurzel.

6.1.4 Einfluß von Tageszeit und Pflanzenalter auf die Dynamik des Eintransports ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson"

Die Kurvenformen der Zeitprofile von der Sorte "Jackson" (Abb. 30, 31) unterschieden sich nicht wesentlich in ihrem Verlauf von denen der Sorte "Lee" (Abb. 11 bis 15). Eine detaillierte Beschreibung der Charakteristika solcher Zeitprofile wurde bereits in Kapitel 6.1.2 gegeben. Im Trend ließen auch die Sojabohnen der Sorte "Jackson" ein tageszeitliches Verhalten ihres Assimilattransports zur Wurzel erkennen. Allerdings scheint eine solche Abhängigkeit nicht so deutlich ausgeprägt zu sein wie bei der Sorte "Lee" (Abb. 11 bis 15). So zeigte eine der beiden Versuchspflanzen (Abb. 30) am ersten Versuchstag zum späten Markierungszeitpunkt sogar eine leichte Reduktion in der Menge der zur Wurzel translozierten ^{11}C -Radioaktivität (Profil B), und bei der Paralleelpflanze (Abb. 31) wurden während des späten Termins des achten Versuchstages erst nach einer Translokationszeit von ca. 150 Minuten größere Mengen markierter Photosyntheseprodukte zur Wurzel transloziert (Profil F) als beim frühen Termin (Profil E). Jeweils 2 Stunden nach Beginn der Pulsmarkierung wurden durch die Tageszeiten bedingte Veränderungen im Blatt-Wurzeltransport zwischen -1 und +18 % gemessen. Ähnlich der Sorte "Lee" konnte auch bei der Sorte "Jackson" ein deutlicher Alterseinfluß auf den Assimilattransport zur Wurzel beobachtet werden. Mit zunehmendem Alter wurden unter den gegebenen Bedingungen größere Mengen der vom 1. Fiederblatt aufgenommenen ^{11}C -Radioaktivität zur Wurzel transloziert. Die maximale Steigerungsrate von einem auf das folgende Wachstumsstadium betrug bis zu 50 % (Abb. 31).

Die Zeitprofile des Eintransports radioaktiv markierter Photosyntheseprodukte waren zeitgleich und wiesen keine Abhängigkeit von der Tageszeit oder dem Alter der Pflanzen auf. Auch die Netto-Photosyntheseraten zeigten keine Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen. Die zum späten Markierungstermin eines jeden Versuchstages durchgeführten Messungen waren gleich denen des frühen Termins oder lagen leicht darunter.

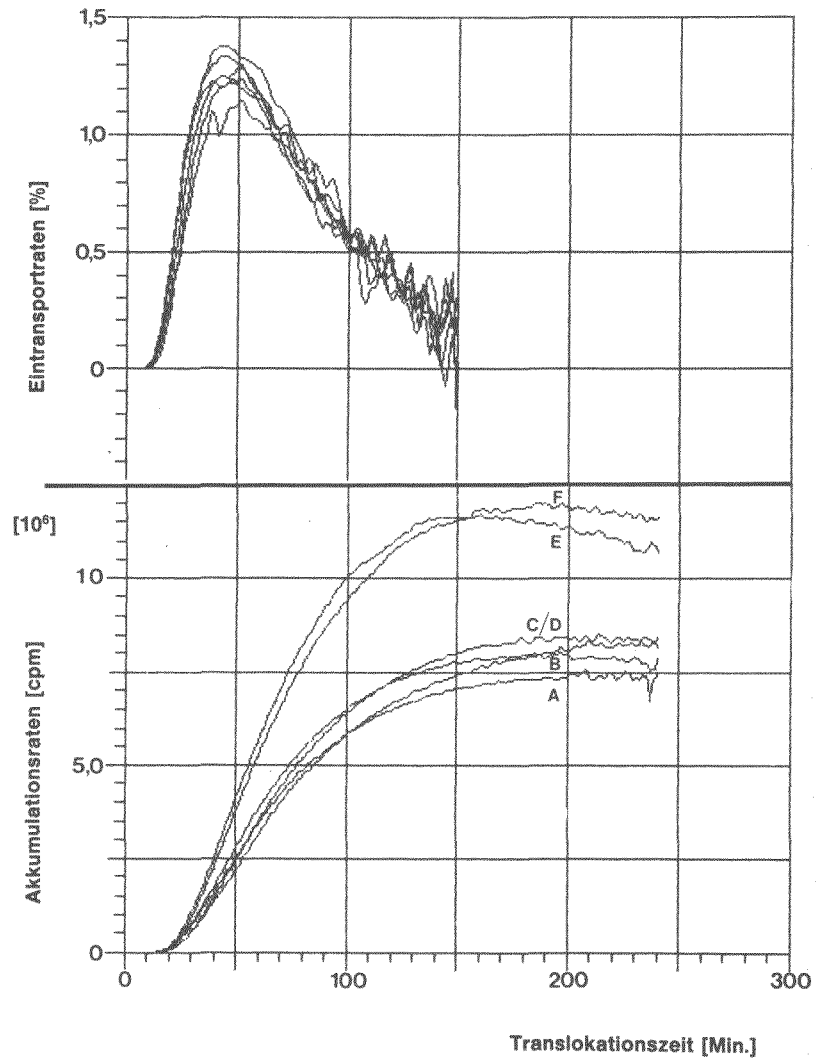
Abb. 30: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



		NPR
		[mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung	6,5 h nach Beginn der Photoperiode	25,5
B: 1. Tag; Pulsmarkierung	11,0 h nach Beginn der Photoperiode	25,5
C: 5. Tag; Pulsmarkierung	7,5 h nach Beginn der Photoperiode	23,4
D: 5. Tag; Pulsmarkierung	11,5 h nach Beginn der Photoperiode	22,5
E: 8. Tag; -----	6,0 h	21,0
F: 8. Tag; -----	11,0 h	20,1

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 31: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



	NPR [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 8,0 h nach Beginn der Photoperiode	24,6
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 12,5 h nach Beginn der Photoperiode	23,1
C: 4. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode	23,1
D: 4. Tag; Pulsmarkierung 9,5 h nach Beginn der Photoperiode	17,9
E: 8. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	23,1
F: 8. Tag; Pulsmarkierung 11,5 h nach Beginn der Photoperiode	23,1

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

6.1.5 Einfluß von verschieden hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Dynamik des Eintransports ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson"

6.1.5.1 Moderater Salzstreß (60 mmol NaCl)

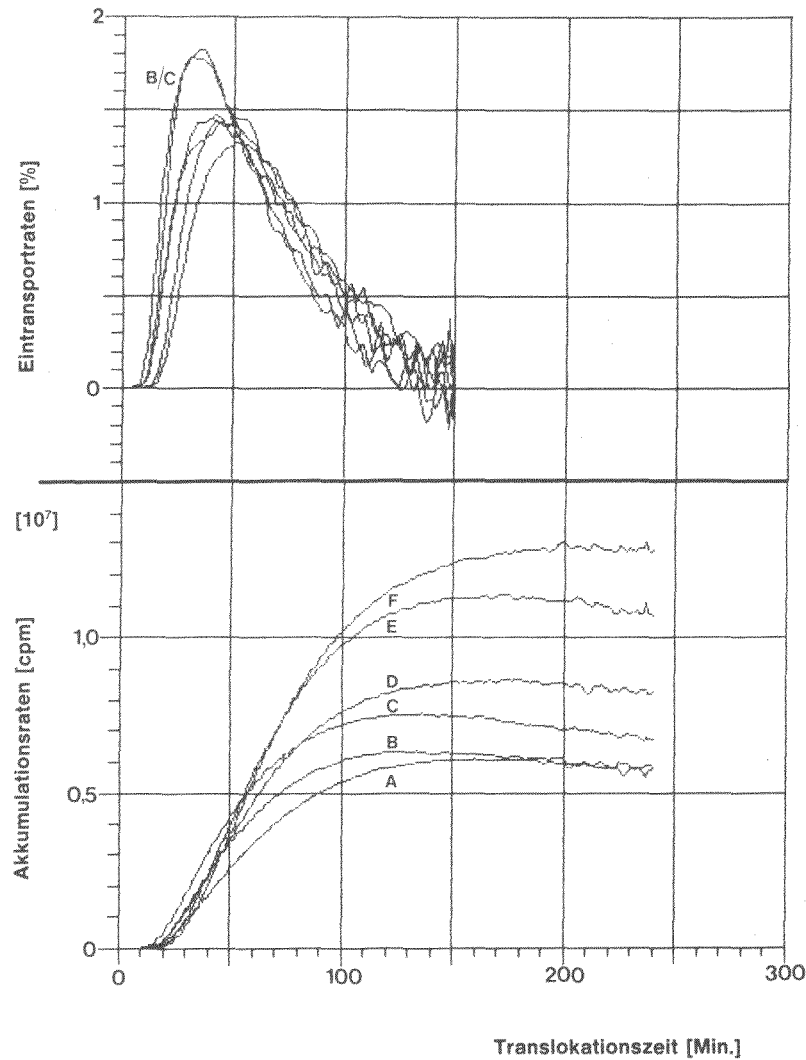
Die beiden Versuchspflanzen zeigten bei einer Salzkonzentration von 60 mmol NaCl im Nährmedium eine größere genetische Streubreite in ihrem Translokationsverhalten als die Sorte "Lee" (Abb. 16, 17). Schien die Blatt-Wurzeltranslokation einer Pflanze (Abb. 32) durch die Salzbehandlung eher gefördert als gehemmt, so zeigte sich bei der anderen Versuchspflanze schon ein negativer Effekt auf den Eintransport markierter Assimilate in die Wurzel (Abb. 33). Der Eintransport in die Wurzel war durch die Salzbehandlung um einige Minuten verzögert, wodurch in der ersten Zeit nach Beginn der Pulsmarkierung geringere Mengen an ^{11}C -Radioaktivität in der Wurzel gemessen wurden. Die Netto-Photosyntheseraten nahmen mit der Dauer der Salzbehandlung stetig ab (Abb. 32).

6.1.5.2 Mittelstarker Salzstreß (90 mmol NaCl)

Eine Salzkonzentration von 90 mmol NaCl in der Nährlösung ließ bei der Sorte "Jackson" (Abb. 34, 35, 36) eine ausgeprägtere Wirkung auf das Translokationsgeschehen erkennen als bei der Sorte "Lee" (Abb. 18, 19, 20, 21). Ein 30 minütiger Salzstreß äußerte sich neben einer mehr oder weniger starken Zeitverzögerung in einer, bezogen auf den jeweiligen Kontrollversuch (Profil A), 45 bis 54 prozentigen Abnahme der Verlagerung radioaktiv markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzel. Die Zeitprofile zeigten bei mehreren Tage andauerndem Streßzustand eine große Variationsbreite. Lagen die Zeitprofile der Akkumulationsraten bei einer Versuchspflanze sämtlich unterhalb des Zeitprofils der Kontrolle (Abb. 34), so überschritt bei den beiden anderen Versuchspflanzen die zur Wurzel translozierte ^{11}C -Radioaktivität im Verlaufe der Versuchsdauer den Wert der Kontrolle (Abb. 35, 36). Ein eindeutiges tageszeitliches bzw. altersabhängiges Verhalten der Zeitprofile der Akkumulationsraten war nach mehreren Tagen Dauerstreß nicht mehr feststellbar.

Kurzfristiger Salzstreß hatte, ebenso wie bei den Sojabohnen der Sorte "Lee", keinen Einfluß auf die Netto-Photosyntheserate (Abb. 34, 35, 36). Mit der Dauer der Salzbehandlung nahm allerdings die Photosyntheserate stufenweise ab. Abgesehen von einer Messung (Abb.

Abb. 32: Einfluß von Salinität (60 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit $^{11}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

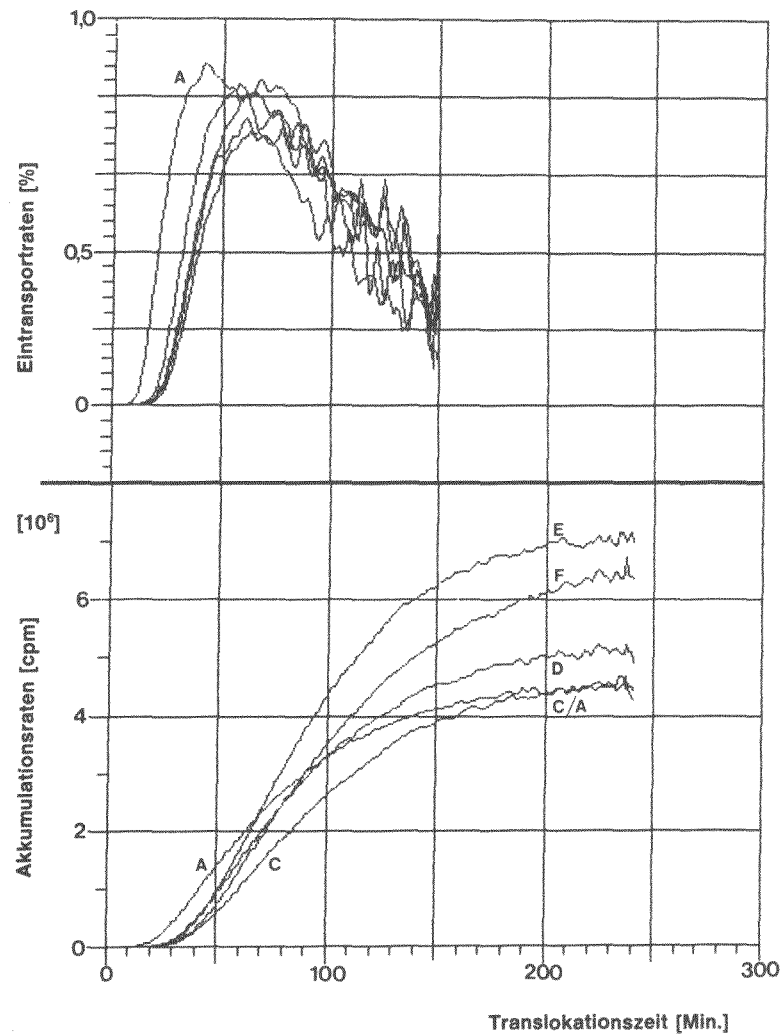


	NPR [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 4,5 h nach Beginn der Photoperiode	24,2
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 11,5 h nach Beginn der Photoperiode	22,9
C: 4. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	17,0
D: 4. Tag; Pulsmarkierung 11,0 h nach Beginn der Photoperiode	17,6
E: 8. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	14,7
F: 8. Tag; Pulsmarkierung 11,0 h nach Beginn der Photoperiode	10,3

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.
--

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.
--

Abb. 33: Einfluß von Salinität (60 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

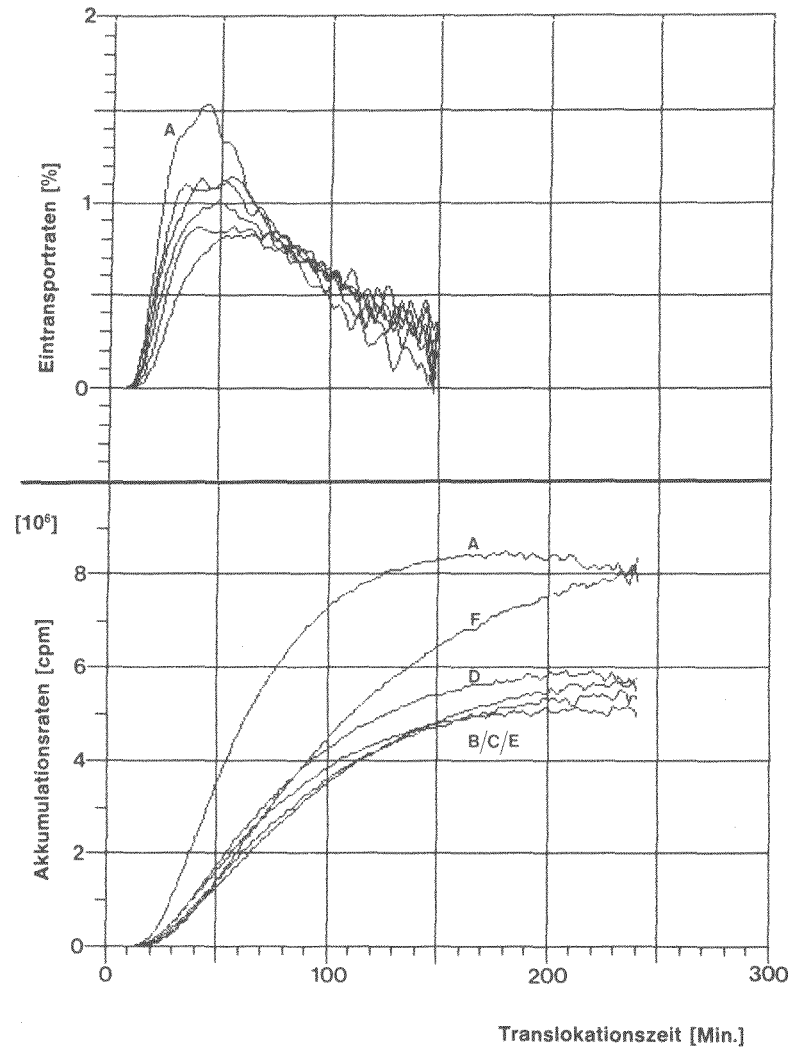


A: 1. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode
 B: 1. Tag; -----
 C: 5. Tag; Pulsmarkierung 5,0 h nach Beginn der Photoperiode
 D: 5. Tag; Pulsmarkierung 9,0 h nach Beginn der Photoperiode
 E: 8. Tag; Pulsmarkierung 7,5 h nach Beginn der Photoperiode
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 34: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

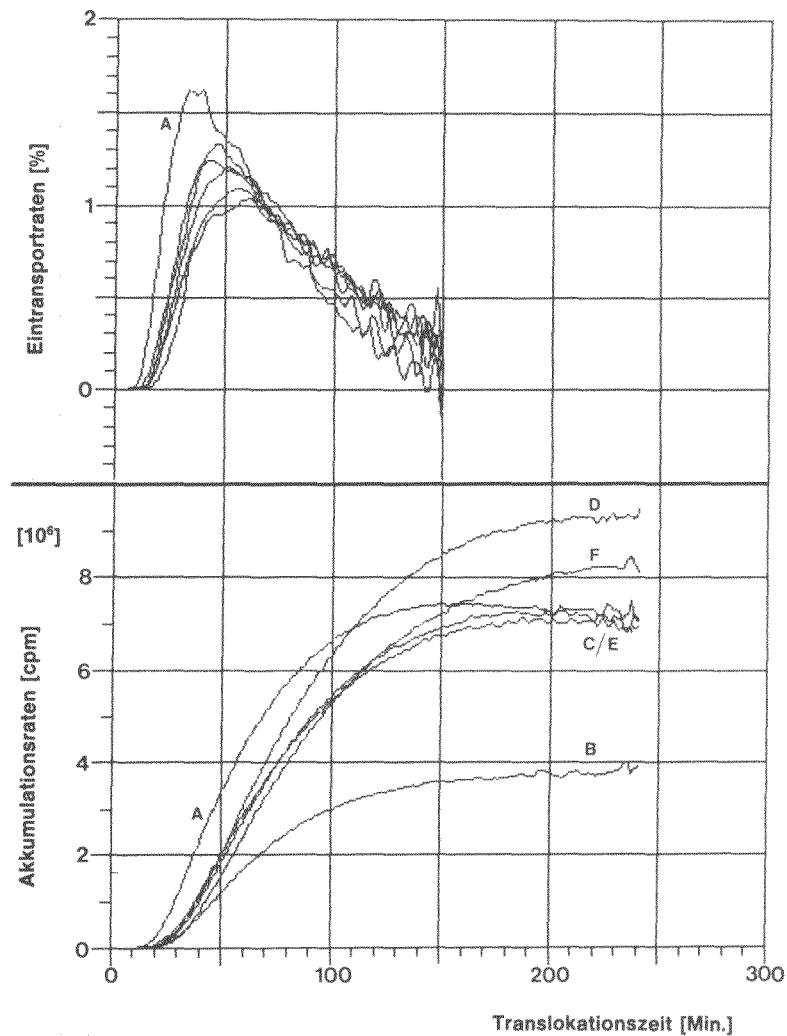


	NPR [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 8,5 h nach Beginn der Photoperiode	23,6
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 13,0 h nach Beginn der Photoperiode	23,6
C: 4. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	11,4
D: 4. Tag; Pulsmarkierung 10,5 h nach Beginn der Photoperiode	8,8
E: 8. Tag; Pulsmarkierung 7,5 h nach Beginn der Photoperiode	8,1
F: 8. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode	6,5

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 35: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4.

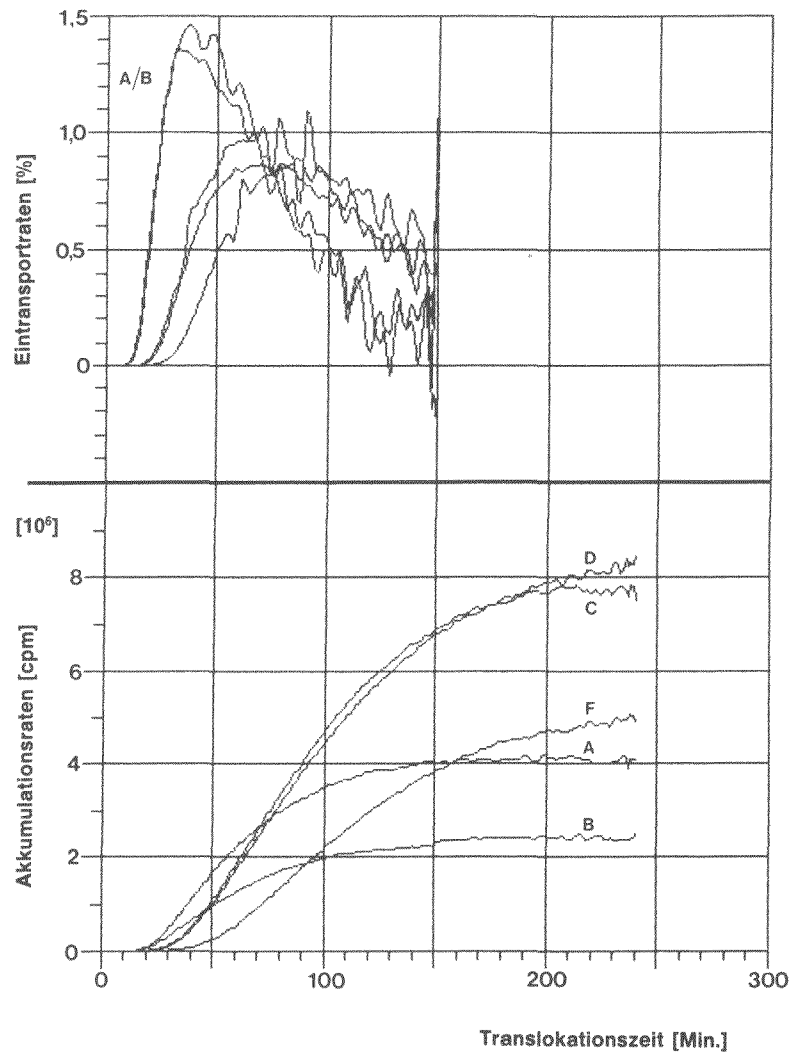


	NPR [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A: 1. Tag; Pulsmarkierung 3,0 h nach Beginn der Photoperiode	23,4
B: 1. Tag; Pulsmarkierung 8,0 h nach Beginn der Photoperiode	23,1
C: 4. Tag; Pulsmarkierung 7,5 h nach Beginn der Photoperiode	15,8
D: 4. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode	14,0
E: 8. Tag; Pulsmarkierung 7,5 h nach Beginn der Photoperiode	9,1
F: 8. Tag; Pulsmarkierung 11,5 h nach Beginn der Photoperiode	7,1

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 36: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4.



		NPR [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]
A:	1. Tag; Pulsmarkierung 6,5 h nach Beginn der Photoperiode	22,5
B:	1. Tag; Pulsmarkierung 13,0 h nach Beginn der Photoperiode	21,4
C:	5. Tag; Pulsmarkierung 7,0 h nach Beginn der Photoperiode	10,0
D:	5. Tag; Pulsmarkierung 12,0 h nach Beginn der Photoperiode	14,4
E:	8. Tag; ----- 5,0 h	6,8
F:	8. Tag; Pulsmarkierung 8,5 h nach Beginn der Photoperiode	5,8

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

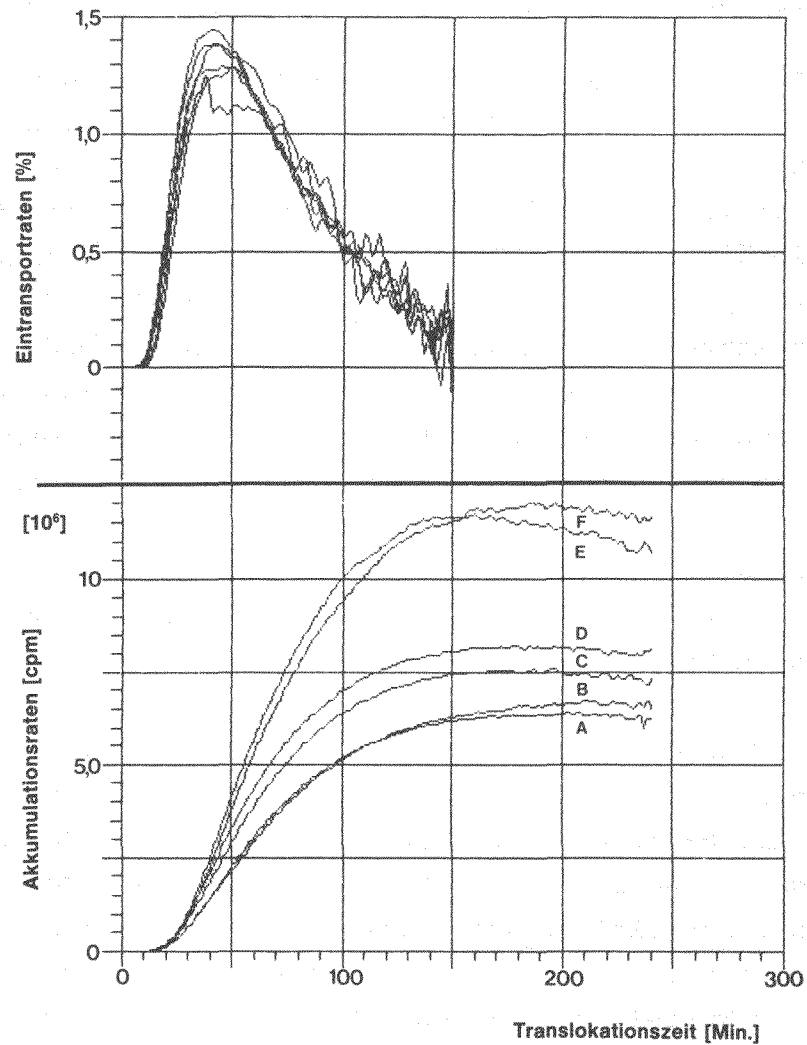
Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

36) war deutlich eine tageszeitlich bedingte Abhängigkeit der Netto-Photosyntheseraten zu allen Zeitpunkten zu erkennen.

6.1.5.3 Gegenüberstellung und größenordnungsmäßiger Vergleich der Zeitprofile bei unterschiedlich hohem Salzstreß

Entsprechend dem bei der Sorte "Lee" angewandten Modus (Kapitel 6.1.3.4) wurden auch bei der Sorte "Jackson" die Zeitprofile gleicher Behandlungen gemittelt. Wegen des Fehlens bzw. wegen der geringen Anzahl von Parallelversuchen können die gemittelten Zeitprofile allerdings nur als Tendenz einer Salzstreßwirkung auf den Assimilattransport gewertet werden. Die gemittelten Zeitprofile der Einzelpflanzenversuche gleicher Behandlungen wurden in den Abb. 37, 38 und 39 wiedergegeben. Um eine Gegenüberstellung mit den Resultaten aus den Versuchen mit der Sorte "Lee" zu ermöglichen, wurde auch in diesem Falle die Zeit 2 Stunden nach Beginn der Pulsmarkierung als Vergleichszeitpunkt festgesetzt. Als Bezugsbasis diente jeweils das erste Zeitprofil (A) des ersten Versuchstages (Kontrolle). Veränderungen im Umfang der Blatt-Wurzeltranslokation wurden in Prozent ausgedrückt. Ein Altersunterschied von 3 - 4 Tagen (Wachstumsstadium V 2 bis V 3) bewirkte eine Zunahme an zur Wurzel translozierter ^{11}C -Radioaktivität um ca. 27 %, eine Altersdifferenz von 7 Tagen (Wachstumsstadium V 2 bis V 4) einen Zuwachs um ca. 88 %. Ein direkter Vergleich dieser Zahlenwerte mit den Ergebnissen der Sorte "Lee" erschien aus dargelegten Gründen (zu wenig Parallelversuche, keine Statistik) nicht sinnvoll. Wohl aber lassen die Ergebnisse den Schluß zu, daß der Assimilattransport zur Wurzel nach gleichem Muster abläuft, und keinem sortenspezifischen Verhalten unterliegt. Eine Salzkonzentration von 60 mmol NaCl im Nährmedium zeigte wie bei der Sorte "Lee" keine merkliche Auswirkung auf den Transport ^{11}C -markierter Assimilate in die Wurzel. Deutlicher jedoch (s. Kapitel 6.1.3.4) wirkte sich eine Salzkonzentration von 90 mmol NaCl auf den Assimilattransport aus. Die aus 3 Einzelpflanzenversuchen hervorgegangenen resultierenden Zeitprofile zeigten folgendes Bild: bereits kurzfristiger Salzstreß äußerte sich in einer um ca. 50 prozentigen Reduktion der Einlagerung markierter Photosyntheseprodukte in der Wurzel. Länger andauernder Salzstreß verringerte, relativ zur Kontrollmessung, die zur Wurzel translozierte Menge an ^{11}C -Radioaktivität um 9 - 19 %. Ein Vergleich mit den Resultaten der Sorte "Lee" läßt

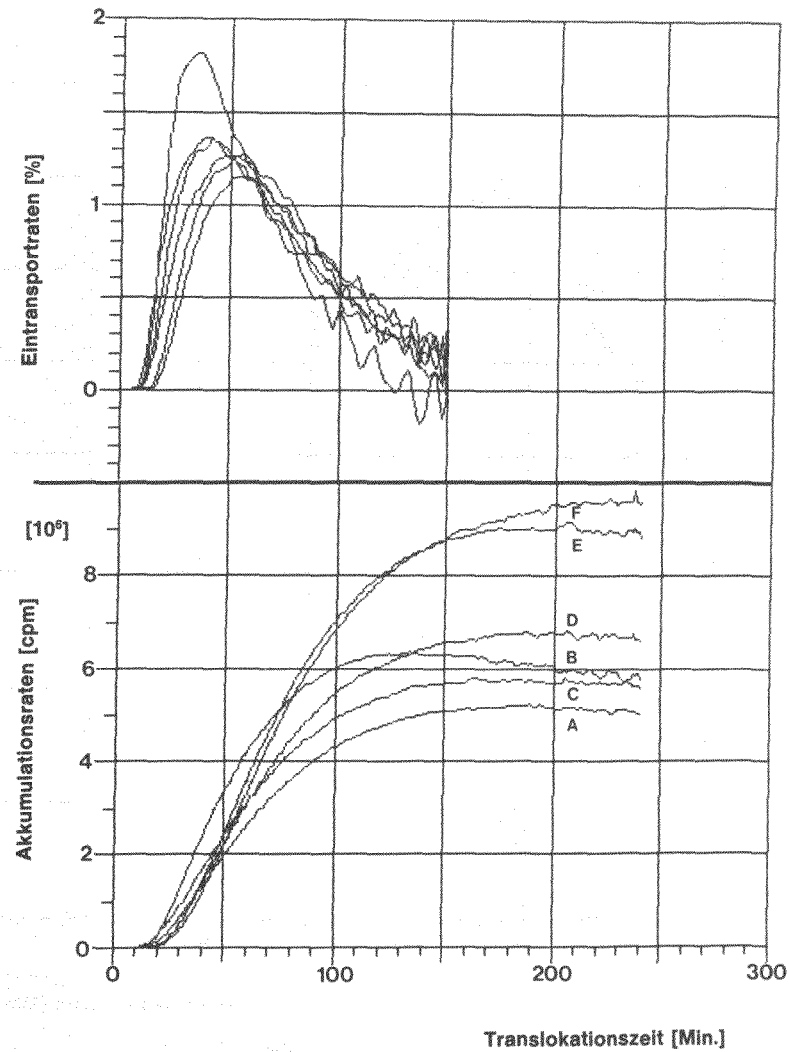
Abb. 37: Einfluß von Alter und Tageszeit auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4 (gemittelte Zeitprofile).



- | | |
|----|--|
| A: | 1. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| B: | 1. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin |
| C: | 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| D: | 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin |
| E: | 8. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| F: | 8. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin |

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 38: Einfluß von Salinität (60 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit $^{14}\text{CO}_2$ in den Wachstumsstadien V2 bis V4 (gemittelte Zeitprofile).

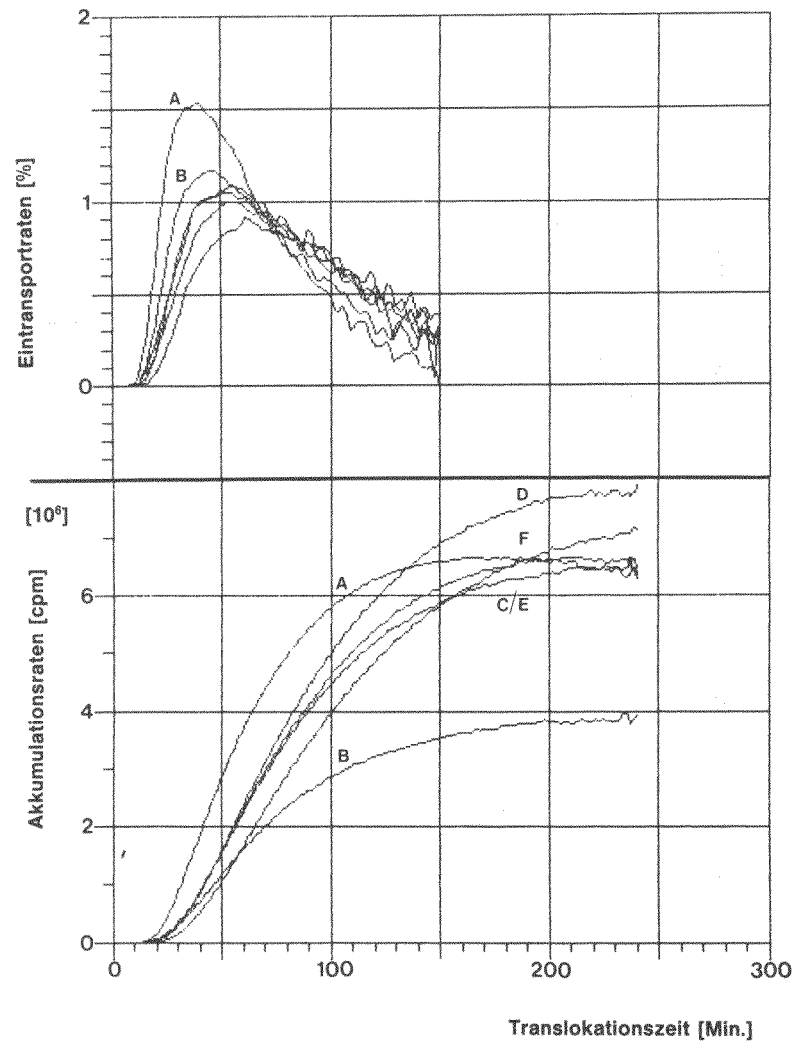


- | | |
|----|--|
| A: | 1. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| B: | 1. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin |
| C: | 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| D: | 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin |
| E: | 8. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin |
| F: | 8. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin. |

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 39: Einfluß von Salinität (90 mmol NaCl) auf den Eintransport bzw. die Akkumulation markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach Pulsmarkierung mit ^{14}C in den Wachstumsstadien V2 bis V4 (gemittelte Zeitprofile).

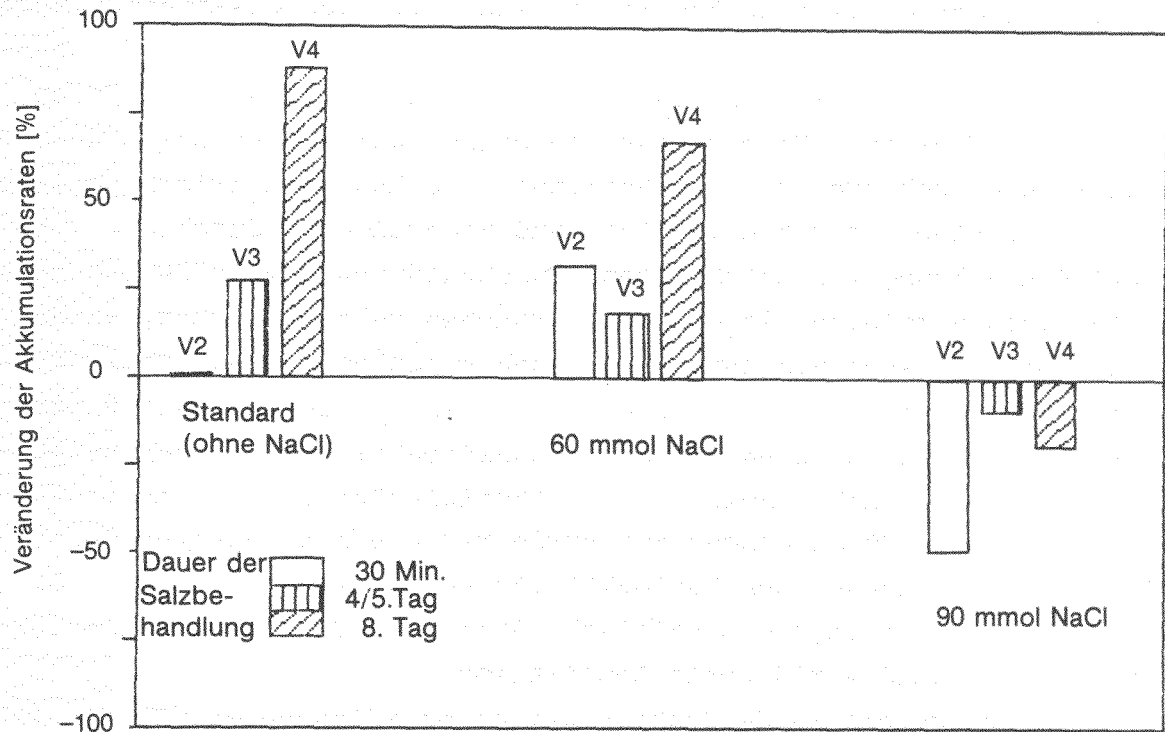


A: 1. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 B: 1. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin
 C: 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 D: 4/5. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin
 E: 8. Tag; Pulsmarkierung zum frühen Termin
 F: 8. Tag; Pulsmarkierung zum späten Termin.

Besatzungszeitpunkt: 30 Min. vor Beginn des Versuches B.

Die Eintransportraten geben die Differenzen der Zählraten aufeinanderfolgender Meßintervalle in Prozentzahlen der maximal in der Wurzel gemessenen Zählraten an.

Abb. 40: Mittlere Akkumulationsraten markierter Photosyntheseprodukte in Wurzeln von Sojabohnen der Sorte „Jackson“ in Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen (Wachstumsstadien V2 bis V4) und unterschiedlich starkem Salzstreß. Meßzeitpunkt: 120 Minuten nach Beginn der Pulsmarkierung.



vermuten, daß lediglich höhere Salzkonzentrationen im Wurzelraum ein sortentypisches Verhalten induzieren. So ist bei 90 mmol NaCl der Assimilattransport in die Wurzel der Sorte "Jackson" deutlicher beeinträchtigt als bei der Sorte "Lee". Dieses wurde bestärkt durch Versuche mit Salzkonzentrationen von 120 mmol NaCl in der Nährlösung. Zeigte die Sorte "Lee" bei dieser Salzkonzentration noch eine meßbare $^{11}\text{CO}_2$ -Fixierung und anschließende Translokation dieser radioaktiv markierten Assimilate in die Wurzel, so war bei der Sorte "Jackson" die Photosynthese und damit auch die Translokation von Assimilaten unterbunden.

6.2 Bilanzierungsversuche mit dem Kohlenstoffisotop ^{14}C

6.2.1 Konzeption und Durchführung

In diesem Versuch sollte der Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Netto-Photosyntheseraten und die Verteilung der gebildeten Assimilate innerhalb der gesamten Pflanze, einschließlich der Wurzelexsudation ermittelt werden. Als Pflanzenmaterial dienten analog zu den ^{11}C -Versuchen die Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson". Eine weitere Intention war, im Anschluß an diese Arbeit Untersuchungen zum Biochemismus, wie Analysen zwischengelagerter Photosyntheseprodukte in Blatt und Stengel oder durch Streß beeinflusste Bildung von Metaboliten, durchzuführen. Um größenordnungsmäßig einen Vergleich mit den ^{11}C -Versuchen zu ermöglichen, wurde auch dieser Versuch als Kurzzeitversuch ausgelegt. Diese Zielvorstellungen hatten zur Folge, die Pflanze sehr hoch radioaktiv markieren zu müssen, um eine meßbare ^{14}C -Radioaktivität in den Metaboliten (Zucker, Stärke, Aminosäuren, Abszisinsäure) wiederzufinden. Aus Gründen des Strahlenschutzes sowie wegen einer besseren Quantifizierung der zugegebenen Radioaktivitätsmengen erschien es daher sinnvoll, eine geringere spezifische Aktivität des Gasgemisches über eine entsprechend verlängerte Applikationszeit auszugleichen. Die Pulsmarkierungszeit wurde deshalb bei allen Pflanzen auf 30 Minuten ausgedehnt. Unmittelbar vor jeder Pulsmarkierung erfolgte eine Spülung des Flußsystems mit CO_2 -freier Luft. Anschließend wurde kontinuierlich Kohlendioxid mit konstanter spezifischer Aktivität ($3,9 \times 10^8 \text{ Bq g}^{-1}\text{C}$) im CO_2 -Generator entwickelt und dem Blatt zugeführt. Ähnlich den ^{11}C -Versuchen wurde am Ende einer jeden Markierungszeit der Pflanze erlaubt, das CO_2 im geschlossenen System bis zu einer bestimmten Konzentration zu entleeren (100 ppm CO_2). Anschließend wurde das Blatt aus der Blattkuvette entnommen. Nach einer Translokationszeit von 100 Minuten wurde die Pflanze fraktioniert und aufgearbeitet. Es erfolgte eine Aufteilung in: Wurzel, Stengel, Primärblätter, 1. Fiederblatt, 2. Fiederblatt, 3. Fiederblatt, 4. Fiederblatt und Apex.

Analog den ^{11}C -Experimenten waren die Pflanzen verschieden hohem (0, 60, 90, 120 mmol NaCl) und lange andauerndem (30 min., 4 Tage, 8 Tage) Salzstreß ausgesetzt. Um etwaige Alterseinflüsse zu eliminieren, wurden Pflanzen im Wachstumsstadium V 4 (30 min. Salzstreßdauer), V 3 (4 Tage Salzstreßdauer) und V 2 (8 Tage Salzstreßdauer) besalzt. Auf diese Weise konnten sämtliche Varianten des Salzstreßversuchs im gleichen Wachstumsstadium (V 4) beerntet wer-

den. Die Versuchspflanzen wurden in der Zeit zwischen der 4. und 7. Stunde nach Beginn der Photoperiode markiert. Maximal zwei Pulsmarkierungen erfolgten pro Tag.

Tab. 3: Versuchsplan zur Durchführung der ^{14}C -Bilanzierungen zur Assimilatverteilung in der Pflanze

Versuchsglied	Behandlung	Anzahl der Wiederholungen	
		"Lee"	"Jackson"
1	Kontrolle (unbesalzt)	6	5
2	60 mmol NaCl Streßdauer 30 min.	4	4
3	60 mmol NaCl Streßdauer 4 Tage	5	5
4	60 mmol NaCl Streßdauer 8 Tage	5	6
5	90 mmol NaCl Streßdauer 30 min.	4	4
6	90 mmol NaCl Streßdauer 4 Tage	4	4
7	90 mmol NaCl Streßdauer 8 Tage	4	4
8	120 mmol NaCl Streßdauer 30 min.	4	n.d.
9	120 mmol NaCl Streßdauer 4 Tage	4	4
10	120 mmol NaCl Streßdauer 8 Tage	6	4

n.d. = nicht durchgeführt

Der Versuch wurde mit 86 Einzelpflanzen durchgeführt. Davon konnten wegen z.T. starker Salzsadwirkung nur 76 Pflanzen mit $^{14}\text{CO}_2$ über 30 Minuten pulsmarkiert werden. Die mittlere Wiederfindungsrate der eingesetzten Radioaktivität betrug $98,6 \pm 3,9 \%$.

In einem Vorversuch wurde zunächst der Einfluß zunehmenden Alters auf die Photosynthese und Assimilatverteilung untersucht. Zu diesem Zweck wurden Pflanzen der Entwicklungsstadien V 2 und V 4 dem beschriebenen Markierungsmodus unterworfen.

Im Verlauf der Untersuchungen stellte sich auch die Frage, ob die Blattstellung bei salzgestreßten Pflanzen einen Einfluß auf den Assimilattransport ausübt. Hierzu wurde analog zum Versuchsglied 6 ein ergänzender Versuch durchgeführt. Jedoch wurde in Abänderung zur bisherigen Behandlungsweise das Source-Blatt bis zum Ende der Translokationszeit in der Küvette belassen, die 90° zur einfallenden Strahlung ausgerichtet war. Ebenso wurde eine Beschattung durch jüngere Blätter verhindert.

6.2.2 Einfluß zunehmenden Alters auf die Netto-Photosyntheseraten (NPR) des 1. Fiederblattes und die Assimilatverteilung in den Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson"

In Anlehnung an die ^{14}C -Versuche erstreckten sich die Messungen bei beiden Sojabohnensorten vom Wachstumsstadium V 2 bis V 4. Dies entsprach einem ungefähren Alter der Pflanzen von 3 bis 4 Wochen. Die Netto-Photosyntheseraten waren während dieses Zeitraumes bei beiden Sorten relativ konstant. Die Werte lagen zwischen 23 und 25 $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Die untersuchten Blätter (ältestes Fiederblatt) waren zum Versuchsbeginn längst ausgewachsen und zeigten während der ca. 1 wöchigen Versuchsperiode keine altersabhängigen Schwankungen in ihrer Photosyntheseleistung (Tab. 4).

Die Exportraten an radioaktiv markierten Assimilaten aus dem Blatt ließen ebenfalls keine Abhängigkeit vom jeweiligen Wachstumsstadium erkennen (Tab. 5). Sie lagen zwischen 31 % und 21 % der insgesamt wiedergefundenen ^{14}C -Menge. Festzustellen bleibt allerdings, daß die Sorte "Lee" während des frühen Wachstumsstadiums signifikant mehr ^{14}C -markierte Verbindungen aus dem Blatt exportierte als die Sorte "Jackson".

Der überwiegende Teil der aus dem ältesten Fiederblatt exportierten Radioaktivität wurde in Richtung Wurzel transloziert. Dieses gilt in gleichem Maße für beide Sorten als auch für die unterschiedlichen Wachstumsstadien. Signifikante Veränderungen des Wurzelimports in Abhängigkeit vom Alter wurden nicht gemessen (Tab. 4). Andererseits wurde deutlich, daß bei den jüngeren Pflanzen in größerem Maße radioaktiv markierte Photosyntheseprodukte in akropetaler Richtung verlagert wurden als bei den älteren Pflanzen. Wurden im Wachstumsstadium V 2, bezogen auf die Gesamtradioaktivität, zwischen 1,9 und 3,4 % im Apex akkumuliert, waren es im Stadium V 4 nur noch 0,4 bis 0,7 % (Tab. 4). In den Primärblättern der Pflanzen wurden nur Spuren an Radioaktivität gefunden ($< 0,01$ %). Die in den ausgewachsenen Fiederblättern gemessene ^{14}C -Radioaktivität betrug in allen Fällen weniger als 1 %.

Bezieht man die ^{14}C -Gehalte der einzelnen Pflanzenteile lediglich auf den Anteil der aus dem Blatt exportierten Menge an ^{14}C -markierten Photosyntheseprodukten, wird die altersabhängige Verteilungsänderung des Assimilatstromes noch deutlicher. Mit zunehmendem Alter nahm die Radioaktivität im Apex von 11 bzw. 9 % auf weniger als 3 % ab. Proportional dazu wurde ein leichter Anstieg der zur Wurzel verlagerten Radioaktivität sichtbar (Tab. 5).

Tab. 4: Netto-Photosyntheseraten ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) und ^{14}C -Radioaktivitätsverteilung nach Pulsmarkierung des 1. Fiederblattes in den einzelnen Pflanzenfraktionen der Sorten "Lee" und "Jackson" in den Wachstumsstadien V2 und V4 (Gesamtradioaktivität = 100 %). Pulsmarkierungszeit: 30 Min. Translokationszeit: 100 Min.

Sorte	Lee		Jackson	
Stadium	V2	V4	V2	V4
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
Netto-Photo-syntheseraten	24,63 $\pm$ 0,70	23,77 $\pm$ 1,41	24,99 $\pm$ 1,37	24,06 $\pm$ 0,89
1. Trif.	69,31* $\pm$ 5,10	74,08 $\pm$ 5,83	79,14* $\pm$ 5,19	78,70 $\pm$ 4,76
2. Trif.	0,17* $\pm$ 0,10	0,04* $\pm$ 0,03	0,08** $\pm$ 0,06	<0,01**
3. Trif.	0,39 $\pm$ 0,40	0,12 $\pm$ 0,05	0,64 $\pm$ 0,98	0,08 $\pm$ 0,10
4. Trif.	-	0,19 $\pm$ 0,21	-	0,08 $\pm$ 0,07
5. Trif.	-	{0,73*** $\pm$ 0,54	1,94** $\pm$ 1,03	{0,42** $\pm$ 0,53
Apex	3,39*** $\pm$ 1,16			
Pr.bl.	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
Stengel	7,79** $\pm$ 0,71	7,44 $\pm$ 2,00	6,08** $\pm$ 0,98	5,44 $\pm$ 1,50
Wurzel	18,65* $\pm$ 3,92	17,23 $\pm$ 4,26	11,87* $\pm$ 4,42	15,06 $\pm$ 3,49
Nährlösung	0,31* $\pm$ 0,10	0,17* $\pm$ 0,08	0,23 $\pm$ 0,29	0,20 $\pm$ 0,10
n	4	6	8	5

*Signifikanzen zwischen gleichen Wachstumsstadien verschiedener Sorten.

*Signifikanzen zwischen Wachstumsstadien der gleichen Sorte.

Tab. 5: ^{14}C -Exportraten aus dem 1. Fiederblatt und Radioaktivitätsverteilung in den restlichen Pflanzenfraktionen der Sorten "Lee" und "Jackson" in den Wachstumsstadien V2 und V4 (Exportierte Radioaktivität = 100 %).
Pulsmarkierungszeit: 30 Min. Translokationszeit: 100 Min.

Sorte	Lee		Jackson	
Stadium	V2	V4	V2	V4
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
Exportraten	$30,69^* \pm 5,10$	$25,92 \pm 5,83$	$20,86^* \pm 5,19$	$21,30 \pm 4,76$
2. Trif.	$0,53 \pm 0,31$	$0,19 \pm 0,15$	$0,41^* \pm 0,31$	$0,07^* \pm 0,08$
3. Trif.	$1,18 \pm 1,16$	$0,49 \pm 0,30$	$3,08 \pm 4,34$	$0,31 \pm 0,34$
4. Trif.	-	$0,70 \pm 0,66$	-	$0,39 \pm 0,21$
5. Trif.	-	$\{2,70^{**} \pm 1,91$	$9,20^{**} \pm 4,65$	$\{1,85^{**} \pm 2,05$
Apex	$10,97^{**} \pm 3,26$			
Pr.bl.	$0,05 \pm 0,03$	$0,06 \pm 0,04$	$0,09 \pm 0,08$	$0,02 \pm 0,01$
Stengel	$25,75 \pm 3,47$	$28,70 \pm 5,35$	$30,06 \pm 6,51$	$25,68 \pm 4,81$
Wurzel	$60,48 \pm 4,51$	$66,54 \pm 6,48$	$56,19^{**} \pm 9,87$	$70,76^{**} \pm 6,45$
Nährlösung	$1,05 \pm 0,47$	$0,64 \pm 0,21$	$0,97 \pm 1,07$	$0,90 \pm 0,44$
n	4	6	8	5

* Signifikanzen zwischen gleichen Wachstumsstadien verschiedener Sorten.

* Signifikanzen zwischen Wachstumsstadien der gleichen Sorte.

6.2.3 Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Netto-Photosyntheseraten (NPR) des 1. Fiederblattes der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson"

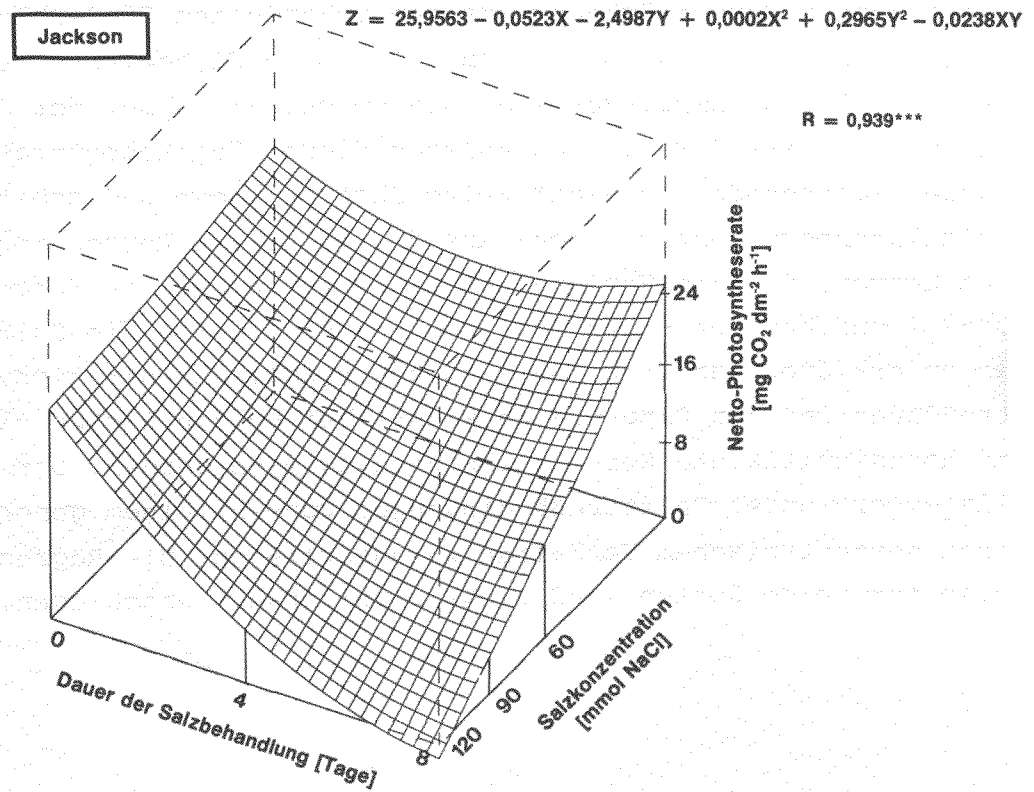
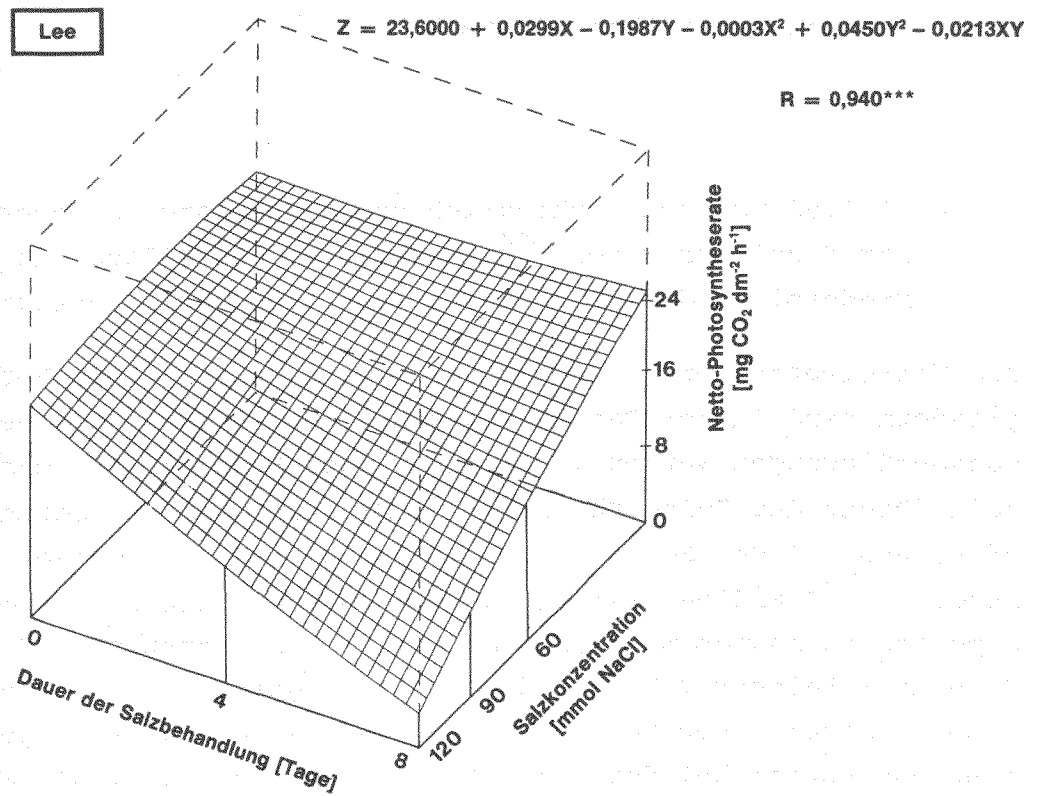
Die Mittelwerte der Netto-Photosyntheseraten von den einzelnen Versuchsgliedern sind in der Tab. 6 aufgeführt. Die NPR, gemessen am ältesten ausgewachsenen Fiederblatt während des Wachstumsstadiums V 4, lagen für beide Sorten mit ca. $24 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ gleichhoch. Bei kurzfristigem Salzstreß reagierten beide Sorten mit einer geringfügigen, nicht signifikanten Reduktion der NPR. Bei anhaltendem Salzstreß wiesen die Pflanzen im Vergleich zur Kontrolle ohne NaCl in der Nährlösung jedoch deutlich geringere NPR auf.

Ein 4 Tage andauernder Salzstreß zeigte bei beiden Sorten mit ansteigender Salzkonzentration eine stufenweise Reduktion der NPR. Bei der Sorte "Lee" äußerte sich eine Salzkonzentration von 120 mmol NaCl in der Nährlösung in einer um ca. 48 % verringerten NPR. Die NPR der Sorte "Jackson" war nach 4 tägigem Dauerstreß erheblich stärker beeinträchtigt. Eine Konzentration von 120 mmol NaCl bewirkte bereits nach dieser Zeit so starke Salzs Schäden am ältesten Fiederblatt, daß keine Netto-Photosyntheserate mehr gemessen werden konnte. Erste Schadsymptome an den Blättern traten schon nach 2 - 3 Tagen in Erscheinung. Jüngere Blätter blieben klein, wiesen eine auffällige Gelbgrünfärbung auf und rollten sich z.T. leicht ein. Ältere Blätter hingen starr herunter und zeigten an den Rändern braune Nekrosen, die mit zunehmender Salzstreßdauer zum Blattzentrum fortschritten. Bei Salzkonzentrationen von 60 und 90 mmol NaCl in der Nährlösung waren sortentypische Unterschiede nicht ohne weiteres zu erkennen. Erst bei 120 mmol NaCl zeigte das älteste Fiederblatt der Sorte "Jackson" deutlichere Schadsymptome als das der Sorte "Lee". Nekrosen waren über das ganze Blatt verteilt und die ältesten Blätter fielen nach 3 bis 4 Tagen ab. Eine Streßdauer von 8 Tagen verursachte bei beiden Sorten nochmals eine deutlich geringere NPR. So war die NPR der Sorte "Lee" bei einer Salzkonzentration von 120 mmol um ca. 90 % reduziert. Mit Hilfe der linearen multiplen Regressionsanalyse wurden die Zusammenhänge der Merkmale "Salzkonzentration, Dauer der Salzbehandlung und Netto-Photosyntheserate" erfaßt (Abb. 41). Dabei wurde deutlich, daß eine enge korrelative Beziehung zwischen Salzkonzentration, Dauer der Salzbehandlung und NPR besteht. Die Variabilität der NPR (Z-Achse) konnte in den Modellen beider Sorten zu je 88 % durch die Art der Salzbehandlung erklärt werden. Aus der konkaven bzw. konvexen Form der Netzflächen in Verbindung mit ihrer

Tab. 6: Netto-Photosyntheseraten des 1. Fiederblattes ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von der Stärke und Dauer der Salzbehandlung.

	unbesalzt $\bar{x}$ s	60 mmol NaCl $\bar{x}$ s	90 mmol NaCl $\bar{x}$ s	120 mmol NaCl $\bar{x}$ s
"Lee"				
Kontrolle	23,77 $\pm$ 1,41			
Streßdauer 30 min		23,93 $\pm$ 1,98	21,80 $\pm$ 3,27	22,78 $\pm$ 2,03
Streßdauer 4 Tage		17,60 $\pm$ 3,58	13,50 $\pm$ 5,94	12,50 $\pm$ 1,44
Streßdauer 8 Tage		16,95 $\pm$ 2,52	11,50 $\pm$ 6,32	2,48 $\pm$ 2,27
"Jackson"				
Kontrolle	24,06 $\pm$ 0,89			
Streßdauer 30 min		22,78 $\pm$ 2,19	21,24 $\pm$ 2,26	—
Streßdauer 4 Tage		13,03 $\pm$ 3,75	10,55 $\pm$ 4,88	0
Streßdauer 8 Tage		8,15 $\pm$ 1,20	8,63 $\pm$ 4,35	0

Abb. 41: Die Netto-Photosyntheseraten des 1. Fiederblattes der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Salzbehandlung.



Stellung im Raum ließ sich ein sortentypisches Verhalten erkennen. So wird deutlich, daß die Sorte "Jackson" zeitiger und empfindlicher in ihrer Photosyntheseleistung auf Salzstreß reagiert. Der Unterschied der Regressionsmodelle für die Sorten "Lee" und "Jackson" ist hoch signifikant (***).

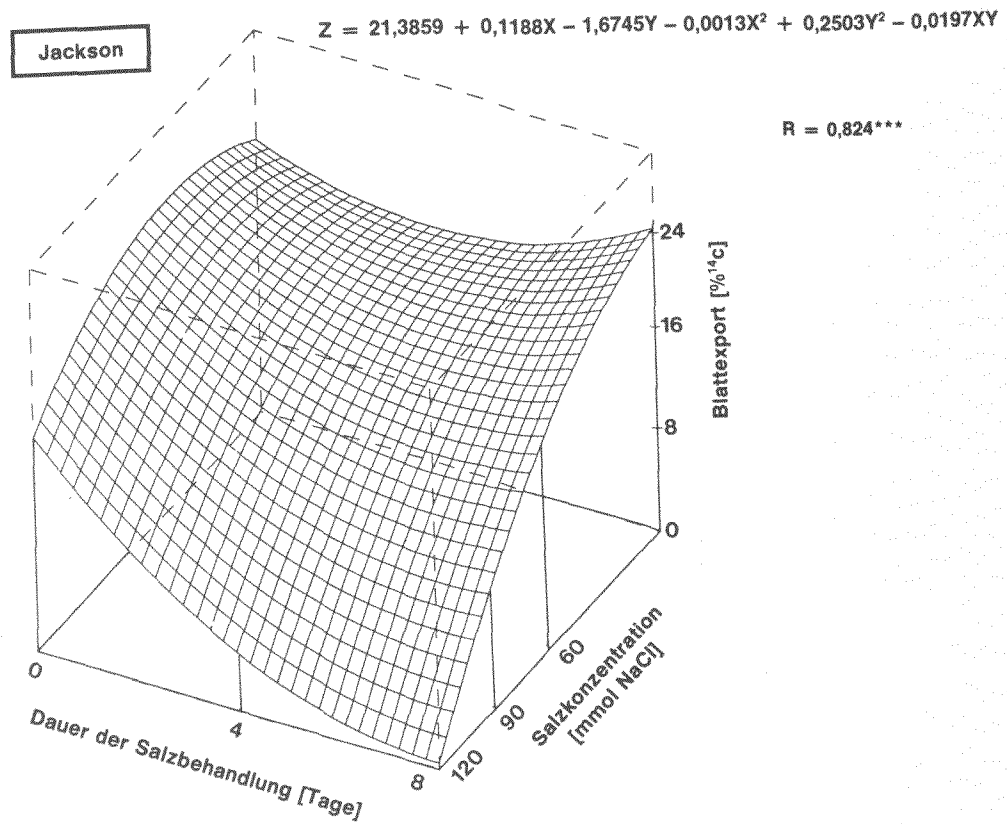
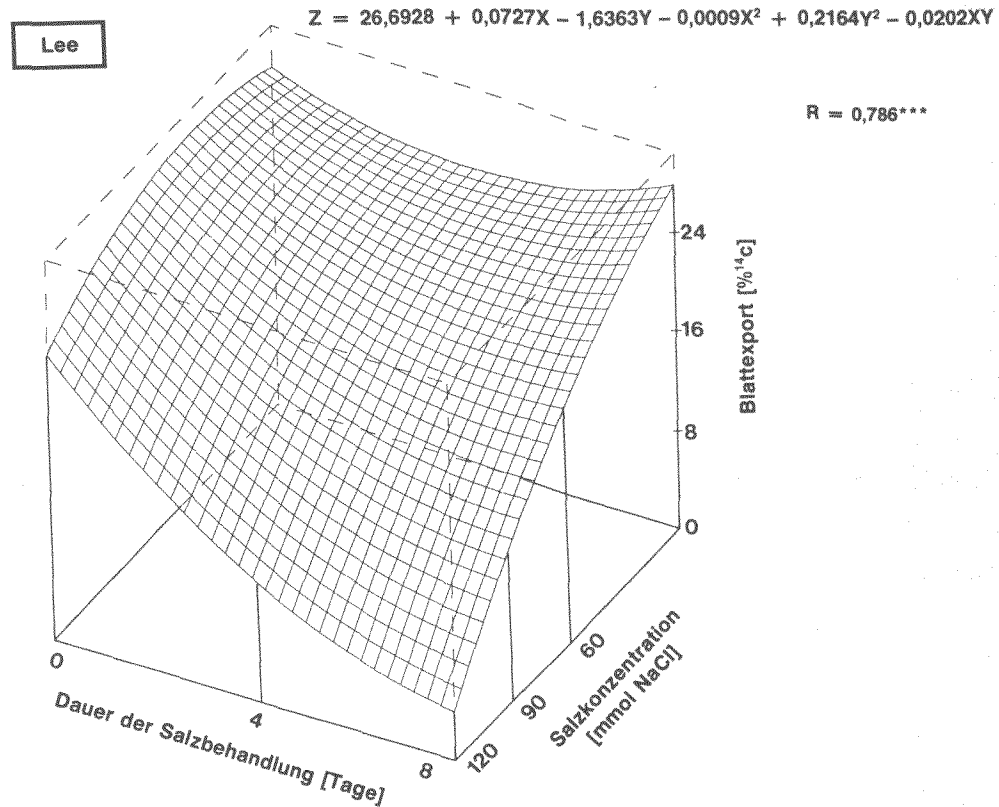
6.2.4 Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauernden Salzstreß auf den Export ^{14}C -markierter Assimilate aus dem 1. Fiederblatt der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson"

Die Mittelwerte der ^{14}C -Exportraten von den einzelnen Versuchsgliedern sind in der Tab. 7 angegeben. Unter den gegebenen Versuchsbedingungen wurden 100 Minuten nach Ende der Pulsmarkierungszeit (Dauer der Pulsmarkierung: 30 Minuten) bei der Sorte "Lee" ca. 26 %, und bei der Sorte "Jackson" ca. 21 % der insgesamt wiedergefundenen ^{14}C -Radioaktivität aus dem Source-Blatt exportiert. Die Exportraten nahmen mit zunehmender Salzkonzentration und länger andauerndem Salzstreß bei beiden Sorten signifikant ab. Ebenso zeigte eine 30 Minuten vor Pulsmarkierung angelegte schockartige Salzbehandlung sowohl bei der Sorte "Lee" (120 mmol NaCl) als auch bei der Sorte "Jackson" (90 mmol NaCl) einen leichten, allerdings nicht signifikanten Exportrückgang aus dem behandelten Fiederblatt. Ein 8 Tage andauernder Salzstreß von 120 mmol NaCl bewirkte bei der Sorte "Lee" eine Exportverminderung um ca. 81 %. Bei der Sorte "Jackson" war bereits 4 Tage nach Anlegen dieser Salzkonzentration wegen starker Salzs Schäden am Blatt keine Photosynthese und somit auch kein Assimilatexport mehr möglich. Aus der multiplen Regressionsanalyse geht hervor, daß die Varianz der Exportraten bei der Sorte "Lee" zu 62 % und bei der Sorte "Jackson" zu 68 % durch die Salzbehandlungen zu erklären war (Abb. 42). Zwischen Salzkonzentration, Salzstreßdauer und den Exportraten konnte bei beiden Sorten eine enge und hochsignifikante Korrelation nachgewiesen werden. Der Assimilatexport unter Salzstreßbedingungen scheint einem generellen, nicht sortentypischem Verhalten zu unterliegen. Die Regressionsmodelle für beide Sorten sind nicht signifikant verschieden.

Tab. 7: ^{14}C -Exportraten nach Pulsmarkierung des 1. Fiederblattes der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von der Stärke und Dauer der Salzbehandlung.
(Gesamtradioaktivität = 100 %)
Pulsmarkierungszeit: 30 Min. Translokationszeit: 100 Min.

	unbesalzt $\bar{x}$ s	60 mmol NaCl $\bar{x}$ s	90 mmol NaCl $\bar{x}$ s	120 mmol NaCl $\bar{x}$ s
"Lee"				
Kontrolle	25,92 $\pm$ 5,83			
Streßdauer 30 min		28,23 $\pm$ 7,19	28,15 $\pm$ 5,43	18,64 $\pm$ 6,93
Streßdauer 4 Tage		20,69 $\pm$ 8,16	14,23 $\pm$ 1,04	6,65 $\pm$ 2,80
Streßdauer 8 Tage		19,93 $\pm$ 8,78	11,51 $\pm$ 4,62	4,97 $\pm$ 4,10
"Jackson"				
Kontrolle	21,30 $\pm$ 4,76			
Streßdauer 30 min		24,99 $\pm$ 1,05	17,72 $\pm$ 5,87	—
Streßdauer 4 Tage		17,49 $\pm$ 6,98	11,61 $\pm$ 3,15	0
Streßdauer 8 Tage		18,17 $\pm$ 5,06	11,93 $\pm$ 2,35	0

Abb. 42: Der Export ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte aus dem 1. Fiederblatt der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Salzbehandlung.



6.2.5 Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Verteilung ^{14}C -markierter Assimilate aus dem 1. Fiederblatt der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson"

Die Mittelwerte der in den einzelnen Pflanzenfraktionen gemessenen ^{14}C -Aktivitäten in Prozent der Gesamtaktivität sind für sämtliche Versuchsglieder beider Sorten aus den Tab. 8, 9, 10, 11, 12 ersichtlich. Ähnlich nicht gestreßten Pflanzen des Wachstumsstadiums V 4 bildete auch unter Salzstreßbedingungen die Wurzel das größte Attraktionszentrum für Assimilate. Allerdings zeigte der ^{14}C -Eintransport in die Wurzel eine starke Abhängigkeit vom Ausmaß und der Dauer der NaCl-Behandlung. Eine signifikante Wirkung kurzfristigen Salzstress konnte nur bei der höchsten Salzkonzentration nachgewiesen werden. So wurde die Einlagerung markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzel der Sorte "Lee" unter den vorliegenden experimentellen Bedingungen um ca. 40 % reduziert (Tab. 10). Die Regressionsmodelle zu den beiden Sorten wiesen enge korrelative Beziehungen zwischen den Salzbehandlungen und dem Import markierter Photosyntheseprodukte zur Wurzel auf. Ein sortentypisches Verhalten der durch die Salzbehandlung veränderten ^{14}C -Einlagerungsraten konnte anhand der Modelle nicht festgestellt werden (Abb. 44).

Auch die Gehalte an ^{14}C im Stengelbereich nahmen, bezogen auf die insgesamt wiedergefundene Menge an ^{14}C , mit zunehmendem Salzstreß ab. Die Variabilität der ^{14}C -Gehalte im Stengel, die durch das Modell erklärt wird, lag bei 42 % ("Lee") und 54 % ("Jackson") der Gesamtvariabilität. Der Abhängigkeitsgrad der ^{14}C -Gehalte im gesamten Stengelbereich von der Art der Salzbehandlung war in der gleichen Größenordnung wie der in der Wurzel. Sortentypische Unterschiede wurden nicht gefunden (Abb. 43).

Der Import an markierten Photosyntheseprodukten in den Apex schien ebenfalls unter Salzstreßbedingungen negativ beeinflusst worden zu sein (Abb. 45). Der Zusammenhang zwischen Einlagerung ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte im Apex und der Art der Salzbehandlung war wesentlich schwächer ausgeprägt als beim Stengel und der Wurzel. So ließ sich in diesem Fall der Anteil der durch die Salzbehandlung bedingten Variabilität an der Gesamtvariabilität der ^{14}C -Einlagerungsraten nur noch mit einem Bestimmtheitsmaß von 12 - 15 % erklären. Eine statistische Absicherung der Beziehung durch das Regressionsmodell war allerdings nur bei der Sorte "Lee" gegeben.

Tab. 8: Verteilung der ^{14}C -Radioaktivität in Sojabohnen der Sorte "Lee" nach einer 30-minütigen Pulsmarkierung des 1. Fiederblattes mit $^{14}\text{CO}_2$ in Abhängigkeit von unterschiedlich langer Dauer der Salzbehandlung (Salzkonzentration = 60 mmol NaCl).
Gesamtradioaktivität = 100 %
Translokationszeit: 100 Min.

	Dauer der Salzbehandlung			
	Kontrolle ohne NaCl	30 min.	4 Tage	8 Tage
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
1. Trif.	74,08 $\pm$ 5,83	71,77 $\pm$ 7,19	79,31 $\pm$ 8,16	80,07 $\pm$ 8,78
2. Trif.	0,04 $\pm$ 0,03	0,08 $\pm$ 0,05	0,03 $\pm$ 0,03	0,03 $\pm$ 0,02
3. Trif.	0,12 $\pm$ 0,05	0,21 $\pm$ 0,09	0,05 $\pm$ 0,04	0,06 $\pm$ 0,03
4. Trif.	0,19 $\pm$ 0,21	0,54 $\pm$ 0,80	0,02 $\pm$ 0,01	0,03 $\pm$ 0,01
5. Trif.	{ 0,73 $\pm$ 0,54	{ 1,92 $\pm$ 2,78	{ 0,50 $\pm$ 0,65	{ 0,17 $\pm$ 0,22
Apex				
Pr.bl.	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
Stengel	7,44 $\pm$ 2,00	8,97 $\pm$ 4,25	5,45 $\pm$ 2,36	5,41 $\pm$ 2,25
Wurzel	17,23 $\pm$ 4,26	16,34 $\pm$ 6,90	14,48 $\pm$ 5,81	14,06 $\pm$ 6,33
Nährlösung	0,17 $\pm$ 0,08	0,17 $\pm$ 0,13	0,16 $\pm$ 0,11	0,17 $\pm$ 0,18

Tab. 9: Verteilung der ^{14}C -Radioaktivität in Sojabohnen der Sorte "Lee" nach einer 30-minütigen Pulsmarkierung des 1. Fiederblattes mit $^{14}\text{CO}_2$ in Abhängigkeit von unterschiedlich langer Dauer der Salzbehandlung (Salzkonzentration = 90 mmol NaCl).
Gesamtradioaktivität = 100 %
Translokationszeit: 100 Min.

	Dauer der Salzbehandlung			
	Kontrolle ohne NaCl	30 min.	4 Tage	8 Tage
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
1. Trif.	74,08 $\pm$ 5,83	71,86 $\pm$ 5,43	85,77 $\pm$ 1,04	88,50 $\pm$ 4,62
2. Trif.	0,04 $\pm$ 0,03	0,04 $\pm$ 0,02	0,01 $\pm$ 0,01	0,03 $\pm$ 0,03
3. Trif.	0,12 $\pm$ 0,05	0,08 $\pm$ 0,01	0,04 $\pm$ 0,03	0,04 $\pm$ 0,02
4. Trif.	0,19 $\pm$ 0,21	0,05 $\pm$ 0,02	<0,01	0,04 $\pm$ 0,06
5. Trif.	{ 0,73 $\pm$ 0,54	{ 1,11 $\pm$ 1,03	{ 0,26 $\pm$ 0,37	{ 0,24 $\pm$ 0,25
Apex				
Pr.bl.	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
Stengel	7,44 $\pm$ 2,00	9,31 $\pm$ 2,04	4,14 $\pm$ 0,53	4,52 $\pm$ 0,49
Wurzel	17,23 $\pm$ 4,26	17,33 $\pm$ 3,38	9,76 $\pm$ 0,85	6,60 $\pm$ 3,79
Nährlösung	0,17 $\pm$ 0,08	0,21 $\pm$ 0,13	0,02 $\pm$ 0,01	0,04 $\pm$ 0,02

Tab. 10: Verteilung der ^{14}C -Radioaktivität in Sojabohnen der Sorte "Lee" nach einer 30-minütigen Pulsmarkierung des 1. Fiederblattes mit $^{14}\text{CO}_2$ in Abhängigkeit von unterschiedlich langer Dauer der Salzbehandlung (Salzkonzentration = 120 mmol NaCl).
Gesamtradioaktivität = 100 %
Translokationszeit: 100 Min.

	Dauer der Salzbehandlung							
	Kontrolle ohne NaCl		30 min.		4 Tage		8 Tage	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
1. Trif.	74,08	$\pm 5,83$	81,36	$\pm 6,93$	93,35	$\pm 2,80$	95,03	$\pm 4,10$
2. Trif.	0,04	$\pm 0,03$	0,02	$\pm 0,01$	<0,01		<0,01	
3. Trif.	0,12	$\pm 0,05$	0,05	$\pm 0,03$	0,01	$\pm 0,01$	0,01	$\pm 0,01$
4. Trif.	0,19	$\pm 0,21$	0,03	$\pm 0,01$	<0,01		<0,01	
5. Trif.	{ 0,73	$\pm 0,54$	{ 1,56	$\pm 2,08$	{ 0,02	$\pm 0,02$	{ 0,04	$\pm 0,03$
Apex								
Pr.bl.	<0,01		<0,01		<0,01		<0,01	
Stengel	7,44	$\pm 2,00$	6,30	$\pm 2,10$	3,19	$\pm 1,13$	3,07	$\pm 2,45$
Wurzel	17,23	$\pm 4,26$	10,60	$\pm 3,74$	3,42	$\pm 2,63$	1,84	$\pm 1,73$
Nährlösung	0,17	$\pm 0,08$	0,10	$\pm 0,12$	<0,01		<0,01	

Tab. 11: Verteilung der ^{14}C -Radioaktivität in Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach einer 30-minütigen Pulsmarkierung des 1. Fiederblattes mit $^{14}\text{CO}_2$ in Abhängigkeit von unterschiedlich langer Dauer der Salzbehandlung (Salzkonzentration = 60 mmol NaCl).
Gesamtradioaktivität = 100 %
Translokationszeit: 100 Min.

	Dauer der Salzbehandlung			
	Kontrolle ohne NaCl	30 min.	4 Tage	8 Tage
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
1. Trif.	$78,70 \pm 4,76$	$75,01 \pm 1,05$	$82,51 \pm 6,98$	$81,83 \pm 5,06$
2. Trif.	$<0,01$	$<0,01$	$0,01 \pm 0,01$	$0,02 \pm 0,01$
3. Trif.	$0,08 \pm 0,10$	$0,04 \pm 0,03$	$0,05 \pm 0,02$	$0,04 \pm 0,03$
4. Trif.	$0,08 \pm 0,07$	$0,06 \pm 0,03$	$0,14 \pm 0,26$	$0,04 \pm 0,02$
5. Trif.	$\{0,42 \pm 0,53$	$\{0,18 \pm 0,13$	$\{0,55 \pm 0,68$	$\{0,07 \pm 0,05$
Apex				
Pr.bl.	$<0,01$	$<0,01$	$<0,01$	$<0,01$
Stengel	$5,44 \pm 1,50$	$8,96 \pm 2,18$	$5,11 \pm 2,98$	$4,58 \pm 0,83$
Wurzel	$15,06 \pm 3,49$	$15,61 \pm 2,92$	$11,54 \pm 3,85$	$13,24 \pm 4,27$
Nährlösung	$0,20 \pm 0,10$	$0,15 \pm 0,09$	$0,08 \pm 0,04$	$0,19 \pm 0,13$

Tab. 12: Verteilung der ^{14}C -Radioaktivität in Sojabohnen der Sorte "Jackson" nach einer 30-minütigen Pulsmarkierung des 1. Fiederblattes mit $^{14}\text{CO}_2$ in Abhängigkeit von unterschiedlich langer Dauer der Salzbehandlung (Salzkonzentration = 90 mmol NaCl).
Gesamtradioaktivität = 100 %
Translokationszeit: 100 Min.

	Dauer der Salzbehandlung			
	Kontrolle ohne NaCl	30 min.	4 Tage	8 Tage
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
1. Trif.	$78,70 \pm 4,76$	$82,29 \pm 5,87$	$88,39 \pm 3,15$	$88,07 \pm 2,35$
2. Trif.	$<0,01$	$<0,01$	$0,01 \pm 0,01$	$0,01 \pm 0,01$
3. Trif.	$0,08 \pm 0,10$	$0,03 \pm 0,03$	$0,03 \pm 0,01$	$0,04 \pm 0,04$
4. Trif.	$0,08 \pm 0,07$	$0,04 \pm 0,03$	$0,13 \pm 0,21$	$0,03 \pm 0,03$
5. Trif.	$\left\{ 0,42 \pm 0,53 \right.$	$\left\{ 0,69 \pm 0,64 \right.$	$\left\{ 0,17 \pm 0,17 \right.$	$\left\{ 0,14 \pm 0,16 \right.$
Apex				
Pr.bl.	$<0,01$	$<0,01$	$<0,01$	$<0,01$
Stengel	$5,44 \pm 1,50$	$4,81 \pm 1,35$	$4,16 \pm 1,47$	$3,84 \pm 1,49$
Wurzel	$15,06 \pm 3,49$	$12,07 \pm 4,20$	$7,10 \pm 1,59$	$7,84 \pm 1,11$
Nährlösung	$0,20 \pm 0,10$	$0,07 \pm 0,06$	$0,03 \pm 0,01$	$0,04 \pm 0,01$

Abb. 43: Stengelgehalte an ^{14}C -markierten Photosyntheseprodukten aus dem 1. Fiederblatt der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Salzbehandlung.

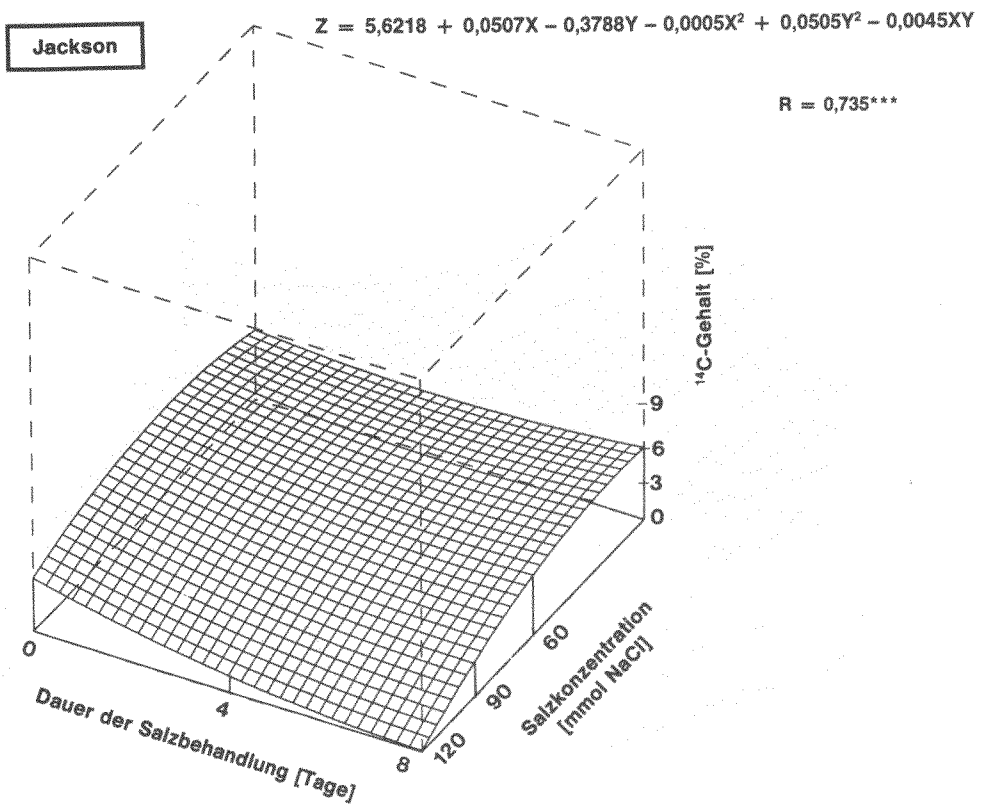
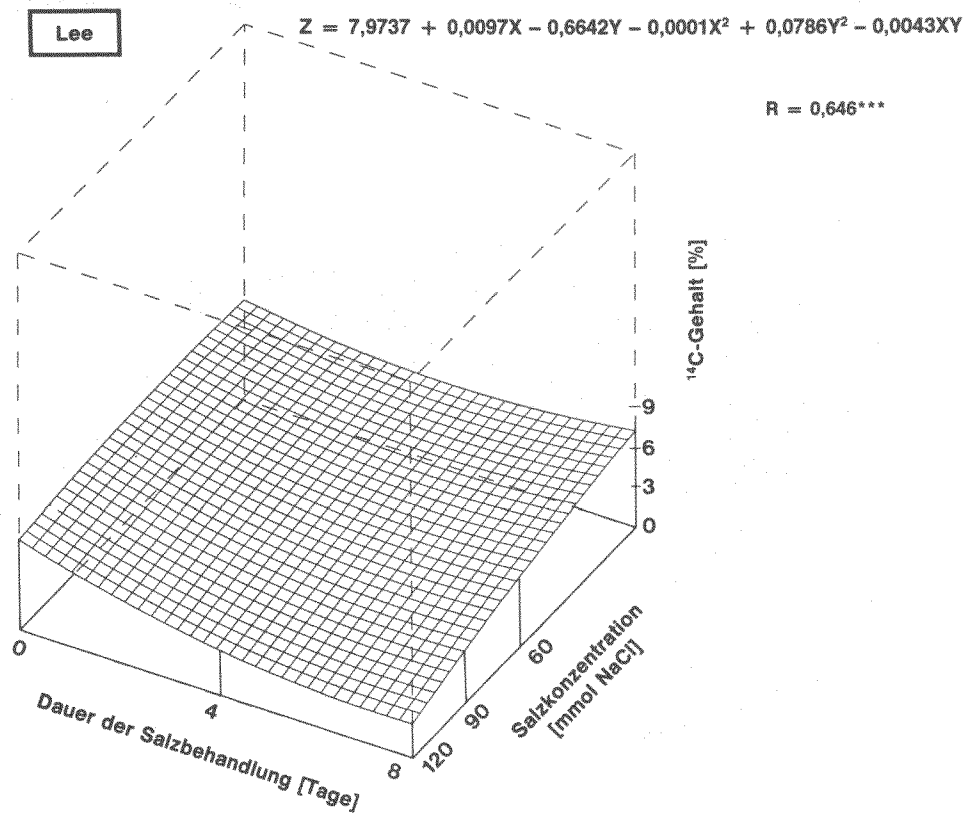


Abb. 44: Wurzelimport ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte aus dem 1. Fiederblatt der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Salzbehandlung.

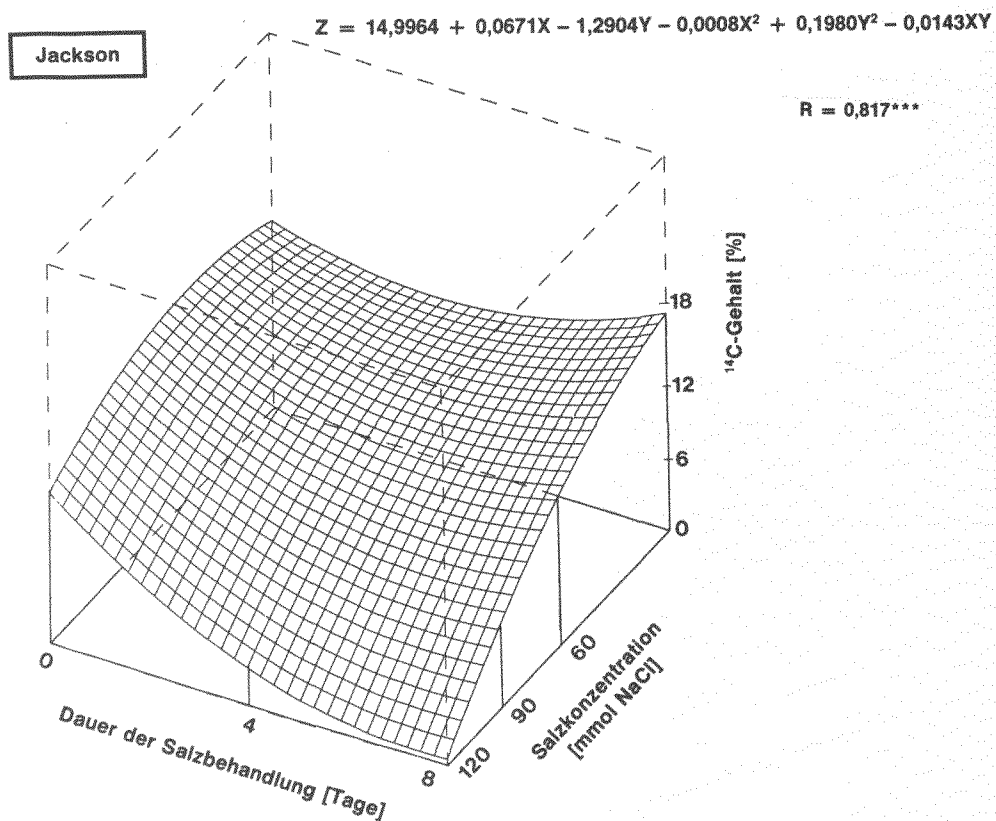
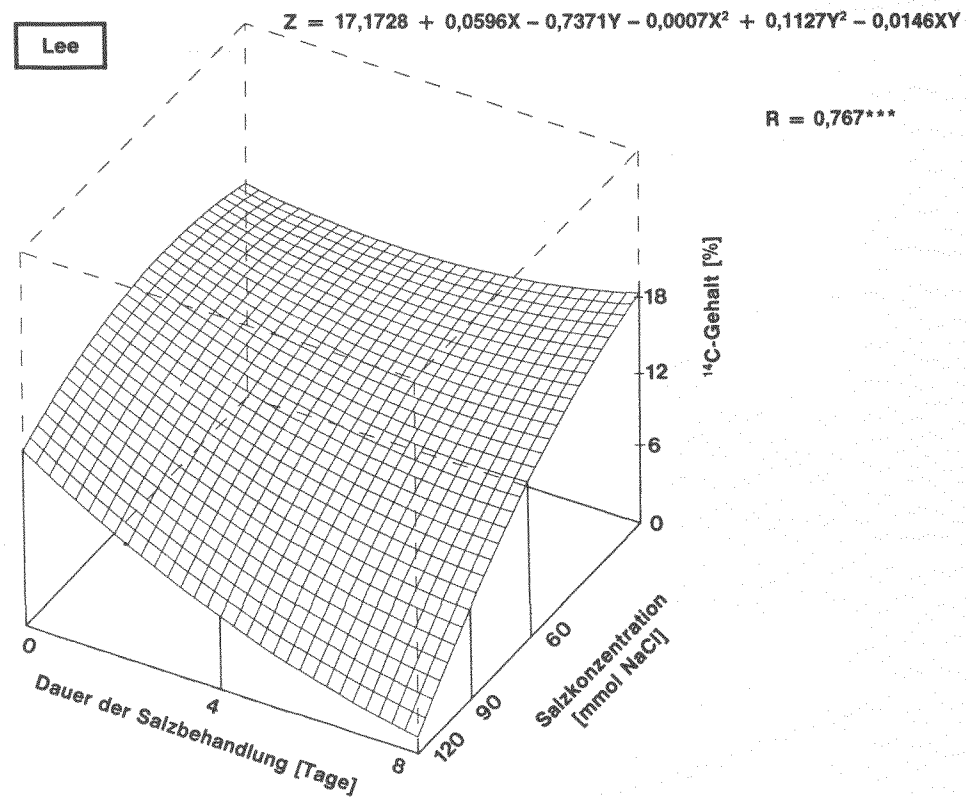


Abb. 45: Apeximport ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte aus dem 1. Fiederblatt der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Salzbehandlung.

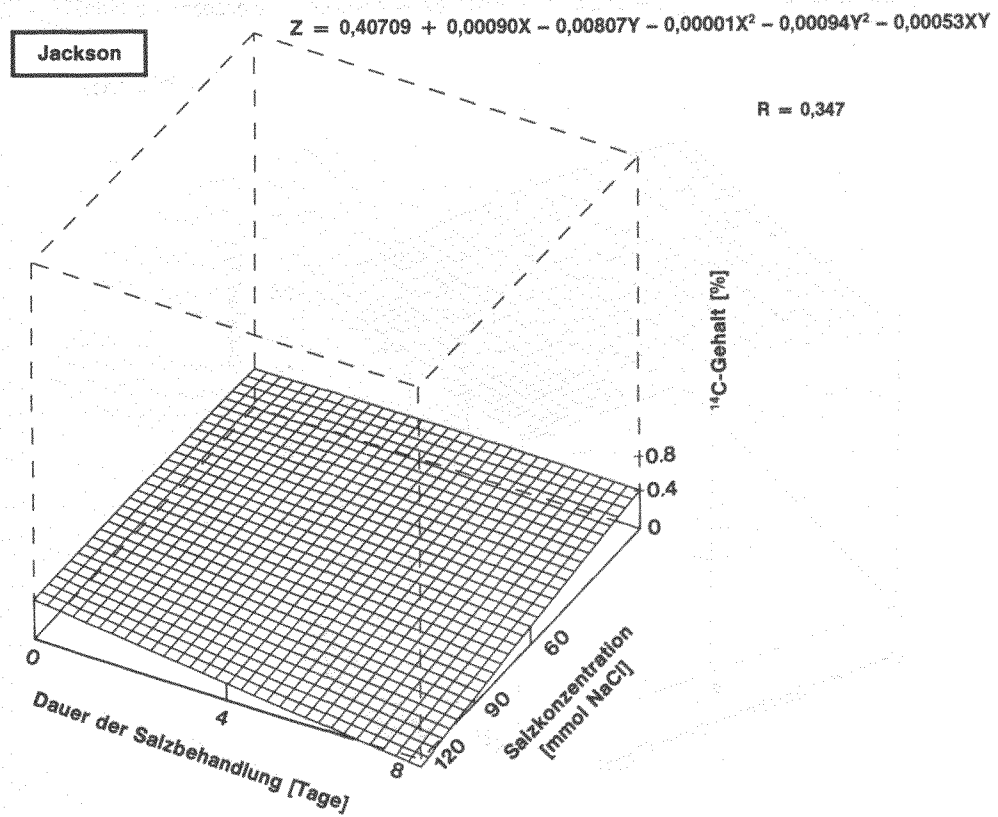
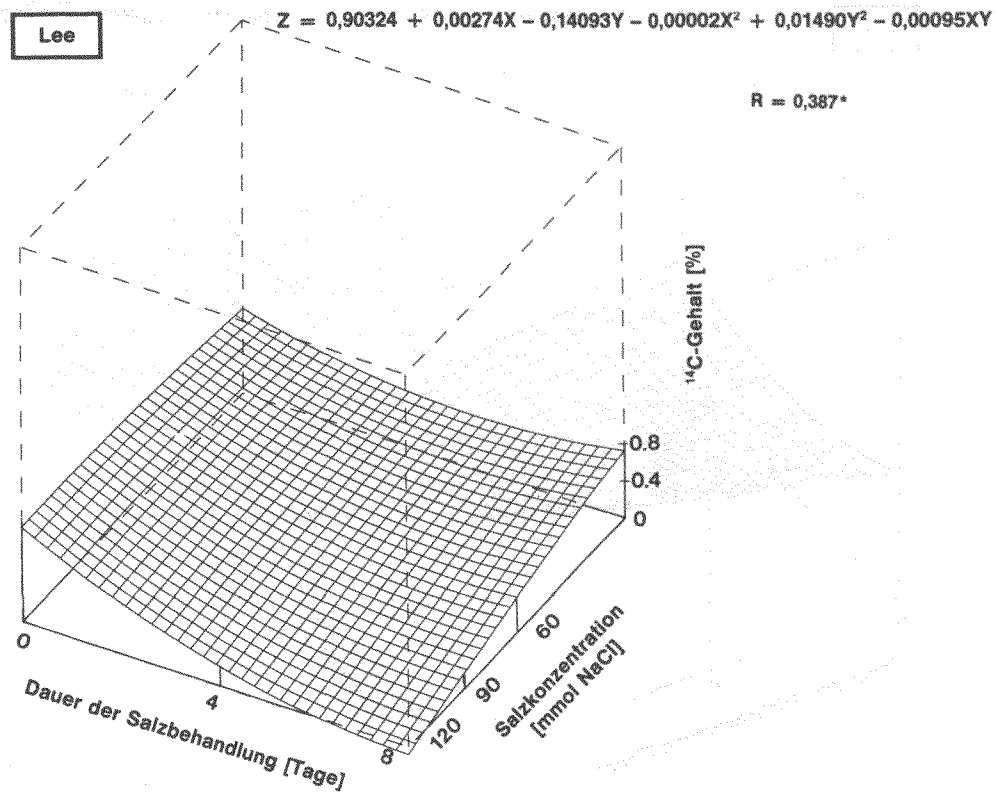


Abb. 46: Auf den Exportanteil bezogener Stengelgehalt an ^{14}C -markierten Photosyntheseprodukten der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Salzbehandlung.

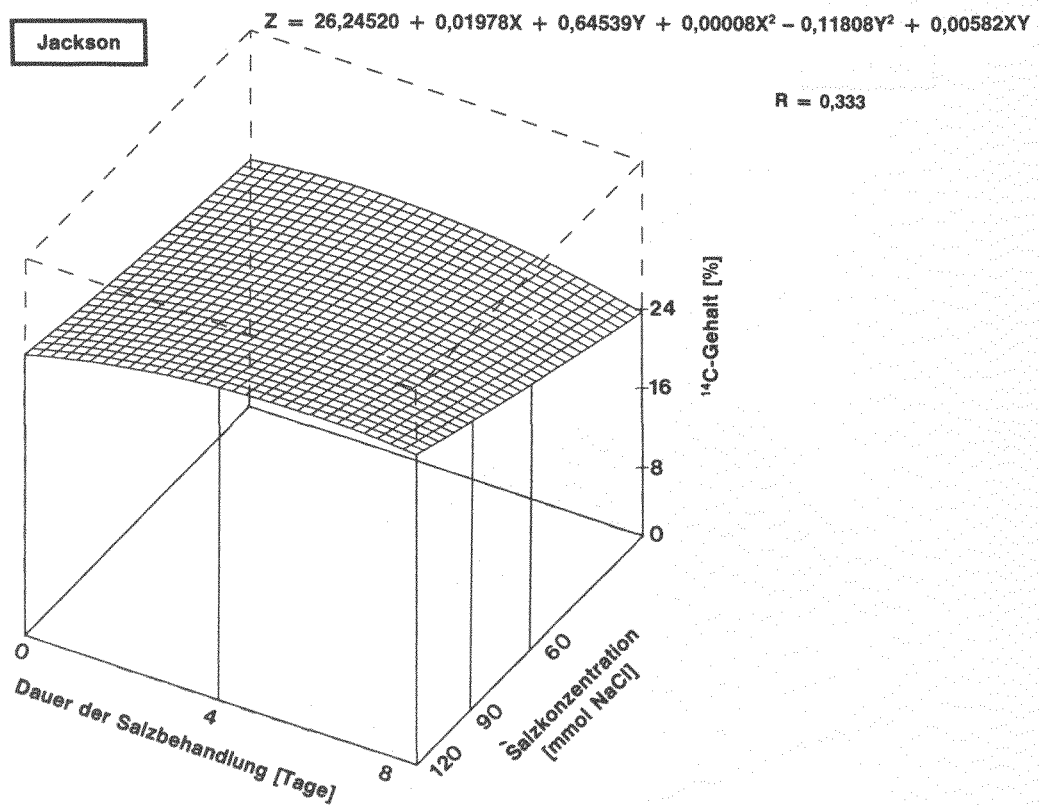
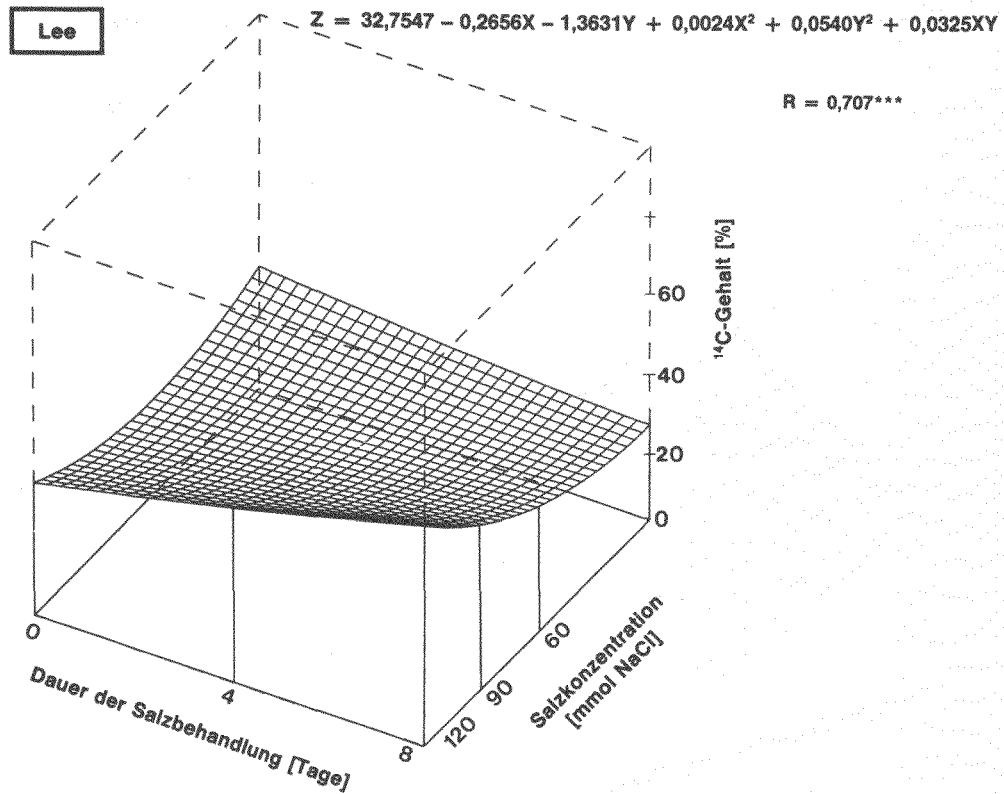
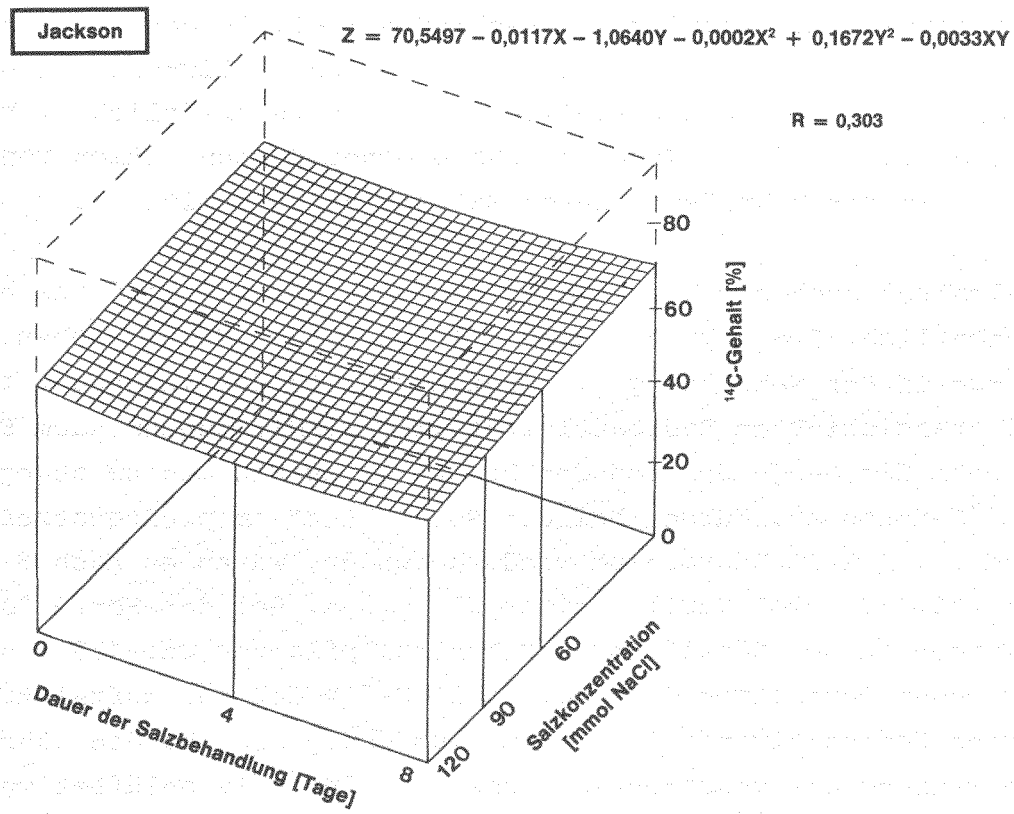
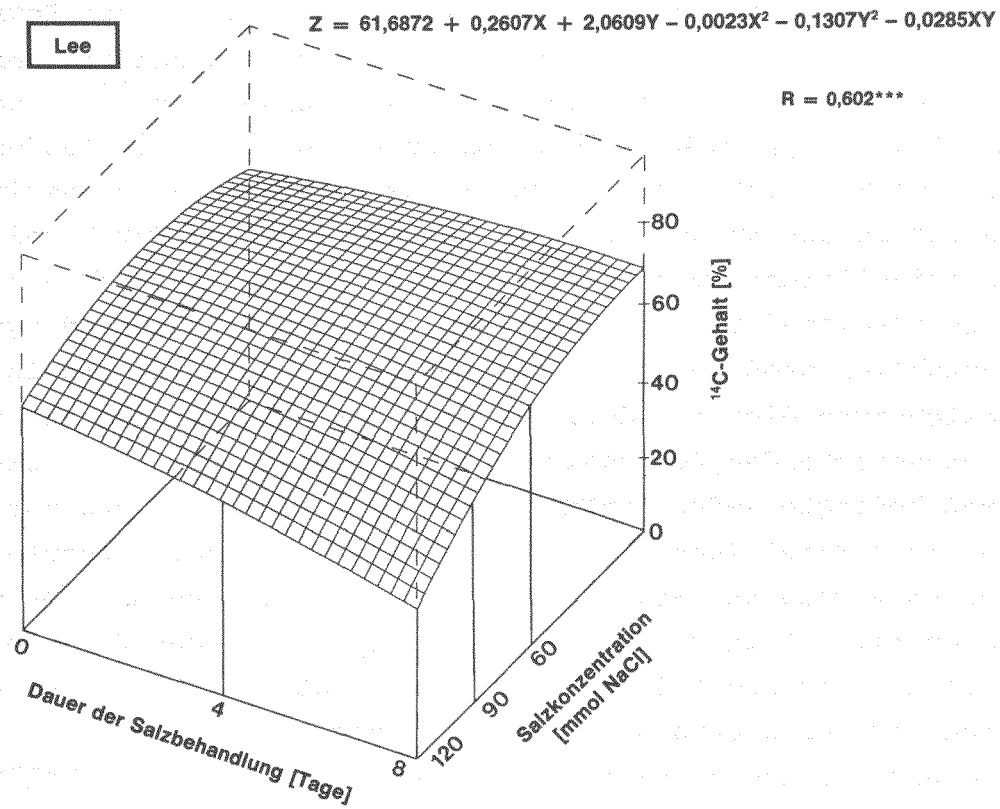


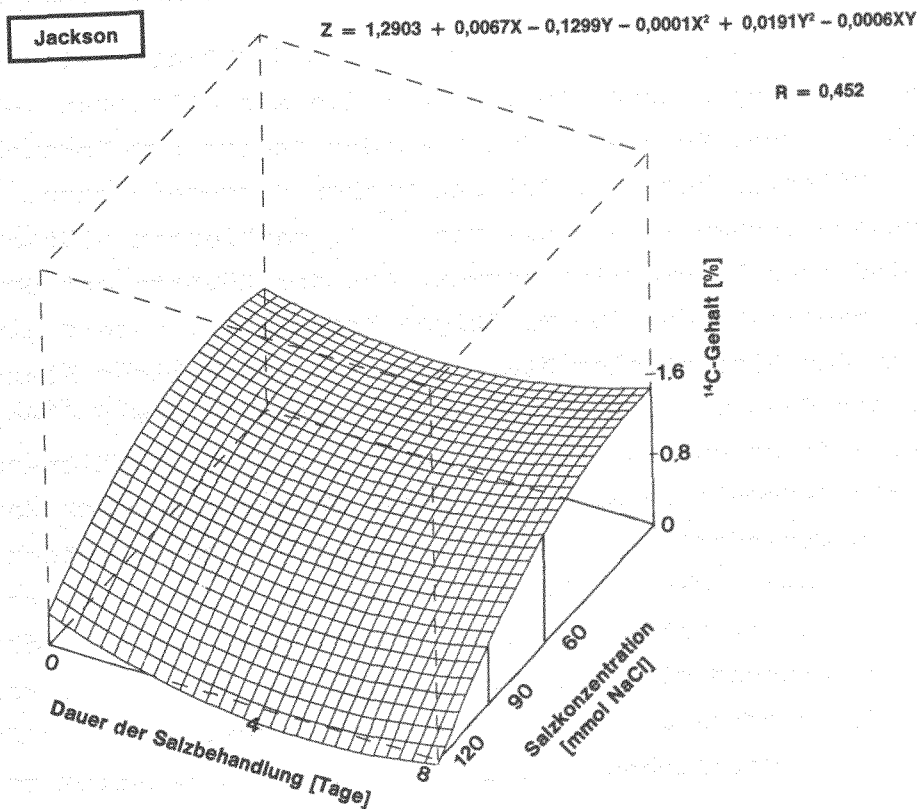
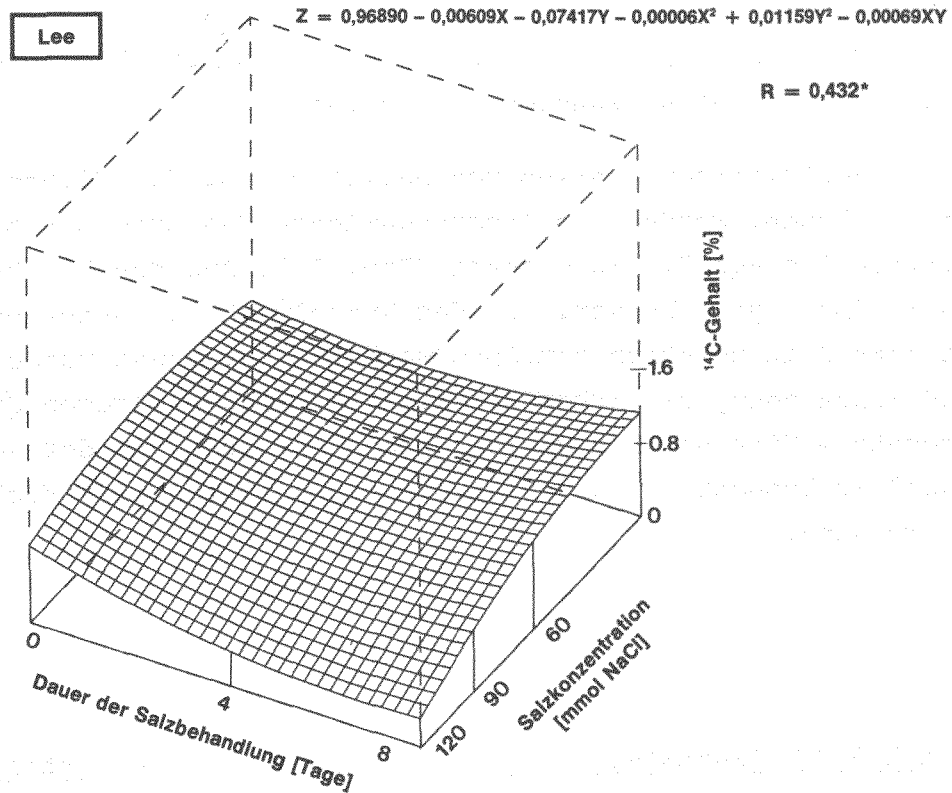
Abb. 47: Auf den Exportanteil bezogener Wurzelimport ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Salzbehandlung.



Um Aussagen über eine mögliche Verteilungsänderung translozierter Assimilate machen zu können, wurden die Anteile der ^{14}C -Radioaktivität in Stengel und Wurzel auf die Menge an insgesamt aus dem Source-Blatt exportierter Radioaktivität bezogen. Aus den Regressionsmodellen zur Sorte "Lee" (Abb. 46, 47) geht eindeutig hervor, daß mit der Stärke und Dauer der Salzbehandlungen der ^{14}C -Gehalt im Stengel anstieg, im Wurzelbereich aber eine fallende Tendenz zeigte. Dieses deutet auf eine zeitliche Verzögerung der Assimilatverlagerung in die Wurzel hin. Die Korrelationen beider Modelle sind hochsignifikant. Die Ergebnisse aus dem Parallel-Versuch mit der Sorte "Jackson" zeigten unter den gleichen Versuchsbedingungen eine wesentlich größere Variationsbreite, so daß keine statistische Absicherung dieser Modelle möglich war. Dennoch ist aus den beiden entsprechenden Regressionsmodellen zu erkennen, daß die durch Salzstreß bedingte Reduktion der ^{14}C -Menge in Stengel und Wurzel gleichartig verlief (Abb. 46, 47). Die den ^{14}C -Gehalt andeutenden Netzflächen verlaufen parallel zur Grundfläche, eine Abnahme der ^{14}C -Radioaktivität in der Wurzel unter gleichzeitiger Zunahme der Radioaktivität im Stengelbereich schien nicht stattzufinden. Ein Vergleich des Verlagerungsverhaltens beider Sorten ergab, daß sich bis zu einer Salzkonzentration von 90 mmol NaCl in der Nährlösung die Regressionsmodelle zu den Radioaktivitätsmessungen in der Wurzel signifikant voneinander unterschieden (*). In den graphischen Darstellungen wurden, um eine einheitliche Darstellungsweise beizubehalten und damit einen visuellen Vergleich zu ermöglichen, bei der Sorte "Jackson" die Werte oberhalb einer Konzentration von 90 mmol NaCl in der Nährlösung durch Extrapolation ermittelt.

Daß Salzstreß auch die Wurzelexsudation beeinflusste, ist aus Abb. 48 ersichtlich. Die Regressionsmodelle zu beiden Sorten geben die ^{14}C -Menge in der Nährlösung als Prozentgehalte der insgesamt zur Wurzel translozierten Radioaktivität wieder. Mit zunehmendem Salzstreß nahm die Menge der von den Pflanzen ins Nährmedium abgegebenen ^{14}C -Menge ab. Wurden bei der Sorte "Lee" im nichtgestreßten Zustand ca. 1 % im Nährmedium wiedergefunden, waren es nach 8 Tagen Dauerstreß (120 mmol NaCl) weniger als 0,3 %. Bei der Sorte "Jackson" wurden in der Nährlösung der Kontrollpflanzen ca. 1,3 % und nach 8 Tagen Dauerstreß (90 mmol NaCl) 0,5 % der zur Wurzel translozierten Radioaktivität ins Nährmedium abgegeben. Da die Nährlösungen während der gesamten Versuchsdauer intensiv belüftet wurden, kann die gemessene ^{14}C -Radioaktivität nicht der Wurzelrespiration

Abb. 48: Auf den ^{14}C -Gehalt der Wurzel bezogene Menge an Radioaktivität in der Nährlösung der Sorten "Lee" und "Jackson" in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Salzbehandlung.



zugerechnet werden, sondern bezieht sich auf in fester oder flüssiger Form ausgeschiedene ^{14}C -markierte Verbindungen.

6.2.6 Sproß/Wurzel Relationen der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson" unter dem Einfluß zunehmenden Salzstress

Um den längerfristigen Einfluß von Salzstreß auf die Pflanze erfassen zu können, wurden die Trockengewichte des Sprosses mit denen der Wurzeln ins Verhältnis gesetzt (Tab. 13). Aus den Ergebnissen der Sorte "Lee" geht hervor, daß das Wurzelwachstum unter moderatem Salzstreß in Relation zum Sproßwachstum bevorzugt wurde. Stärker und lange genug einwirkender Salzstreß zeigte dagegen die entgegengesetzte Wirkung. Der gleiche Trend ist auch bei der Sorte "Jackson" zu beobachten, obwohl diese Daten statistisch nicht abzusichern sind.

6.3 Einfluß der Blattstellung auf den Export und die Verteilung ^{14}C -markierter Assimilate salzgestreßter Sojabohnen der Sorte "Lee"

In diesem Zusatzversuch sollte der Einfluß der Blattstellung bei salzgestreßten Sojabohnen (Abb. 1) auf die Assimilattranslokation untersucht werden. Zu diesem Zweck wurden analog zum Versuchsglied Nr. 6 die Pflanzen besalzt. Bei den bisher durchgeführten ^{14}C -Bilanzierungsversuchen wurden die mit $^{14}\text{CO}_2$ markierten Blätter nach der 30 minütigen Pulsmarkierungszeit aus der Küvette entnommen. Während der anschließenden 100 minütigen Translokationszeit hingen die Blätter an den Blattstielen starr herunter (natürliche Blattstellung). Im Gegensatz dazu verblieben in diesem Versuch die mit $^{14}\text{CO}_2$ behandelten Blätter auch während der gesamten Translokationszeit in der Küvette (exponierte Blattstellung). Um auch nach der Markierungszeit eine ungehinderte Photosynthese zu ermöglichen, wurden, ähnlich wie bei den ^{11}C -Versuchen, jüngere, das 1. Fiederblatt beschattende Blätter mit einem Plexiglasschild zur Seite gedrückt. Markierungsversuche mit $^{11}\text{CO}_2$ hatten ergeben, daß eine vorsichtige Entnahme des Blattes aus der Blattküvette direkt nach der Pulsmarkierung keinen merklichen Einfluß auf den Assimilatstrom zur Wurzel

Tab. 13: Sproß/Wurzel Relationen der Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson" unter dem Einfluß von zunehmendem Salzstreß.
(Bezugsbasis: Trockengewichte)

Sorte	Stadium V2	Stadium V4	60 mmol NaCl		90 mmol NaCl		120 mmol NaCl	
			4 Tage	8 Tage	4 Tage	8 Tage	4 Tage	8 Tage
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
Lee	$3,50 \pm 0,47$	$3,19 \pm 0,48$	$2,79^* \pm 0,20$	$2,71 \pm 0,51$	$2,65^{**} \pm 0,29$	$3,55^* \pm 0,13$	$3,13 \pm 0,25$	$3,86^{***} \pm 0,35$
n	4	18	5	5	4	4	4	4
Jackson	$3,04 \pm 0,41$	$2,81 \pm 0,27$	$2,72 \pm 0,40$	$2,54 \pm 0,44$	$3,01 \pm 0,25$	$2,97 \pm 0,45$	-	-
n	8	13	5	6	4	4	-	-

* Signifikanzen zwischen der nichtbesalzten (V4) und den salzbehandelten Varianten gleichen Alters.

ausübte. Mechanischer Streß schien somit als Ursache für eine veränderte Assimilattranslokation nicht in Frage zu kommen. Die Ergebnisse in Tab. 14, 15 zeigen für die Sojabohnensorte "Lee" den Effekt der Blattstellung auf den Assimilatexport. Unabhängig von der Blattstellung wurden bei allen salzgestreßten Pflanzen signifikant geringere Mengen an ^{14}C -Radioaktivität aus dem 1. Fiederblatt exportiert. Lag die Exportrate bei exponierter Blattstellung um ca. 18 % der insgesamt wiedergefundenen Radioaktivität, so sank sie bei natürlicher Blattstellung (Abb. 1) auf 14 %. Diese unterschiedlichen Exportraten ließen sich allerdings statistisch nicht absichern. Keinen Einfluß hatte die Blattstellung dagegen auf die Assimilatverteilung in der Pflanze.

Tab. 14: Einfluß der durch Salzstreß veränderten Blattstellung auf den Export und die Verteilung ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte bei der Sojabohnensorte "Lee" (Gesamtradioaktivität = 100 %).
Pulsmarkierungszeit: 30 Min. Translokationszeit: 100 Min.

	Kontrolle ohne NaCl	Stärke der Salzbehandlung: 90 mmol NaCl Dauer der Salzbehandlung: 4 Tage	
		natürliche Blatt- stellung	exponierte Blatt- stellung
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
1. Trif.	74,08 $\pm$ 5,83	85,77 $\pm$ 1,04	81,51 $\pm$ 4,55
2. Trif.	0,04 $\pm$ 0,03	0,01 $\pm$ 0,01	0,02 $\pm$ 0,02
3. Trif.	0,12 $\pm$ 0,05	0,04 $\pm$ 0,03	0,04 $\pm$ 0,05
4. Trif.	0,19 $\pm$ 0,21	0,01	0,04 $\pm$ 0,05
5. Trif.	$\left\{ 0,73 \pm 0,54 \right.$	$\left\{ 0,26 \pm 0,37 \right.$	$\left\{ 0,40 \pm 0,43 \right.$
Apex			
Pr.bl.	<0,01	<0,01	<0,01
Stengel	7,44 $\pm$ 2,00	4,14 $\pm$ 0,53	5,54 $\pm$ 3,47
Wurzel	17,23 $\pm$ 4,26	9,76 $\pm$ 0,85	12,43 $\pm$ 3,20
Nährlösung	0,17 $\pm$ 0,08	0,02 $\pm$ 0,01	0,01 $\pm$ 0,02
n =	6	4	5

Tab. 15: Einfluß der durch Salzstreß veränderten Blattstellung auf den Export und die Verteilung ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte bei der Sojabohnensorte "Lee" (Exportierte Radioaktivität = 100 %).

Pulsmarkierungszeit: 30 Min. Translokationszeit: 100 Min.

	Kontrolle ohne NaCl	Stärke der Salzbehandlung: 90 mmol NaCl Dauer der Salzbehandlung: 4 Tage	
		natürliche Blatt- stellung	exponierte Blatt- stellung
	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s	$\bar{x}$ s
Exportrate	25,92 $\pm$ 5,83	14,23 ^{**} $\pm$ 1,04	18,49 [*] $\pm$ 4,55
2. Trif.	0,19 $\pm$ 0,15	0,08 $\pm$ 0,03	0,14 $\pm$ 0,14
3. Trif.	0,49 $\pm$ 0,30	0,27 $\pm$ 0,23	0,25 $\pm$ 0,27
4. Trif.	0,70 $\pm$ 0,66	0,08 $\pm$ 0,04	0,24 $\pm$ 0,29
5. Trif.	{ 2,70 $\pm$ 1,91	{ 1,66 $\pm$ 2,26	{ 1,97 $\pm$ 2,05
Apex			
Pr.bl.	0,06 $\pm$ 0,04	0,04 $\pm$ 0,01	0,02 $\pm$ 0,01
Stengel	28,70 $\pm$ 5,35	29,17 $\pm$ 4,14	29,17 $\pm$ 11,96
Wurzel	66,54 $\pm$ 6,48	68,57 $\pm$ 4,28	68,14 $\pm$ 13,27
Nährlösung	0,64 $\pm$ 0,21	0,15 $\pm$ 0,05	0,07 $\pm$ 0,11
n =	6	4	5

7. Diskussion

7.1 Das Applikationssystem im Vergleich

Untersuchungen zur Photosynthese lassen sich mit verschiedenen Meßsystemen durchführen. In einem offenen System werden die Kohlendi-oxidgehalte der durchströmenden Luft vor und nach dem Passieren der Assimilationsflächen gemessen (FIELD et al., 1982; JARVIS und CATSKY, 1971; JONES et al., 1983; LAWLOR et al., 1977; LUDWIG und CANVIN, 1971; SCHULZE et al., 1982). Der Konzentrationsunterschied beider Ströme ist ein direktes Maß des von der Pflanze assimilierten Kohlendioxids.

In einem semigeschlossenen System (kompensatorisches Prinzip) werden lediglich die verbrauchten Komponenten ersetzt und die erzeugten entfernt (JARVIS und CATSKY, 1971). Von der Pflanze fixiertes CO_2 wird wieder ergänzt und der durch die Transpiration entstandene Wasserdampf wird auskondensiert. Geschlossene bzw. semigeschlossene Systeme wurden beschrieben von BAZZAZ und BOYER (1972), BLOCK et al. (1983), DAUNICHT (1970), VAN HOLSTEIJN (1979), KAUL (1975) und NILWIK und TEN BÖHMER (1981). Eine Kombination der Systeme zur gleichzeitigen Messung von Photosynthese-, Respirations- und Transpirationsraten sowie Blattwiderständen gegen den CO_2 -Austausch mit der Luft ist möglich.

Zur gleichzeitigen Applikation radioaktiv markierten Kohlendioxids war somit die Wahl der geeigneten Apparatur vorzunehmen. Obwohl auch in offenen Gasflußsystemen mit radioaktivem CO_2 -Anteil erfolgreich gearbeitet worden ist (LAWLOR et al., 1977; LUDWIG und CANVIN, 1971), wurde in dieser Arbeit einem Kreislaufsystem der Vorzug gegeben. Hierfür waren vor allem drei Gründe ausschlaggebend:

1. Eine wesentlich bessere Ausnutzung der relativ teuren ^{14}C -Aktivität durch die Pflanze.
2. Um die Testpflanze lange genug einer $^{11}\text{CO}_2$ -haltigen Atmosphäre mit der erforderlichen hohen Radioaktivität aussetzen zu können.
3. Die Option, mit kontinuierlich sinkenden bzw. ansteigenden CO_2 -Konzentrationen zu arbeiten. In diesem Zusammenhang sei auch die leichte Erfäßbarkeit des CO_2 -Kompensationspunktes erwähnt (JACKSON und VOLK, 1970).

Die Nachteile eines Kreislaufsystems sind begründet in einem komplizierteren Aufbau des Flußsystems einschließlich Druck-, Temperatur- und Entfeuchtungsregelung.

Die Empfindlichkeit eines Systems zur Erfassung der Produktionsraten ist durch das Verhältnis der Assimilationsflächen zum umgebenden Gasvolumen bestimmt. Je rascher sich die Produktionen ändern, die es zu erfassen gilt, um so kleiner sollte auch das Volumen des Gaskreislaufsystems gewählt werden. Speziell der Einsatz radioaktiver Isotope erfordert ein möglichst geringes Gasvolumen. Gerade bei Pulsmarkierungen mit $^{11}\text{CO}_2$ erlaubt eine kleine Dimensionierung des Gaskreislaufsystems einen geringeren ^{11}C -Aufwand bei gleicher spezifischer Aktivität und die beschleunigte Aufnahme einer definierten $^{11}\text{CO}_2$ -Menge durch die Pflanze. Unter Berücksichtigung einer mittleren Blattgröße von $70 - 110 \text{ cm}^2$ konnte durch Anpassung der Küvette an die Blattmorphologie und Einsatz von Bauteilen geringer Abmessung das Volumen des Gasflußsystems auf ca. 1120 cm^3 beschränkt werden.

Der Einsatz von Kunststoffteilen im Flußsystem wurde wegen der Permeabilität bestimmter Kunststoffmaterialien, insbesondere Verbindungsschläuchen, auf ein Minimum reduziert (APEL, 1966; RINGEL, 1981; WEBER, 1979).

Temperatur, Gaszusammensetzung und Beleuchtung charakterisieren die unmittelbare Umgebung der Pflanze. Eine Standardisierung dieser wichtigen Parameter ist deshalb Voraussetzung für die Reproduzierbarkeit eines Applikationsverfahrens.

In einem geschlossenen System dient die durch Assimilation der Pflanze bedingte Abnahme der CO_2 -Konzentration (ΔCO_2) pro Zeiteinheit (Δt) und Gasflußvolumen (V) zur Messung der Photosyntheserate und der fixierten Menge an radioaktivem Kohlenstoff (HEYLAND et al., 1974; MONTEITH et al., 1981; VAN HOLSTEIJN, 1979). Diese Methode beinhaltet aber wegen der sich während der Messung verändernden CO_2 -Konzentrationen mögliche Fehler. Die Netto-Photosyntheserate und damit der Einbau von radioaktiv markiertem Kohlenstoff in pflanzlichem Gewebe ist nämlich in hohem Maße abhängig vom CO_2 -Gehalt der Umgebungsluft (s. Kapitel 2.1.1). Für Photosynthesemessungen über längere Zeiträume und für Versuche, in denen die spezifische Aktivität des angebotenen radioaktiven Isotops vom Markierungsbeginn bis zum Versuchsende konstant gehalten (steady-state-labelling) werden soll, ist daher eine Kompensation des von der Pflanze entnommenen CO_2 notwendig (semigeschlossenes System).

Die beschriebene Konstruktion des CO_2 -Generators mit Dosiereinrichtung ist ein sehr schnell ansprechendes und empfindliches System,

bei dem nur ein sehr geringes Absinken und Ansteigen des CO_2 -Gehaltes zwischen den einzelnen Dosierschritten zu verzeichnen ist. Dieses hat den Vorteil, daß sowohl kurze Pulsmarkierungszeiten, als auch Langzeitmarkierungen an photosynthetisch wenig aktivem Gewebe und eine sehr genaue Quantifizierung des aufgenommenen CO_2 möglich sind. Desweiteren lassen sich z.B. bedingt durch äußere Einflüsse rasche Änderungen der Produktionsraten genau erfassen.

In der Literatur wurden unterschiedliche CO_2 -Zuführungssysteme beschrieben. BLOCK et al. (1983), DAUNICHT (1970), FIELD et al. (1982), JONES et al. (1983), LAWLOR et al. (1977), LUDWIG und CANVIN (1971) dosierten CO_2 -Gas aus Vorratsflaschen über elektronisch gesteuerte Ventileinheiten oder Präzisionsgasmischpumpen direkt in das System. Einfache Dosiereinrichtungen, wie die Verwendung von Schlauchpumpen, oder manuelle Zugaben bestimmter Gasvolumina bekannter Konzentrationen wurden von BRAVDO (1972), NILWIK und TEN BÖHMER (1981) und VAN HOLSTEIJN (1979) verwendet.

Die Alternative zur direkten Kohlendioxid-Einspeisung besteht in einer im System integrierten CO_2 -Entwicklungsapparatur. Der CO_2 -Generator kann manuell (GEIGER und SWANSON, 1965 a, b; HEYLAND et al., 1974; SAUERBECK, 1960) oder automatisch über eine Steuerelektronik in Gang gesetzt werden (OBERLÄNDER und ROTH, 1968).

Ein Vergleich der verschiedenen Zuführungssysteme zeigt folgendes Bild:

1. Ein System mit direkter CO_2 -Gaseinführung kann bei der Größenordnung dieser Begasungseinrichtung nur mit einer elektronisch gesteuerten Ventileinheit zufriedenstellend arbeiten, da kleinste Mengen an Kohlendioxid zugeführt werden müssen, um überhöhte CO_2 -Konzentrationen in der Kammerluft zu vermeiden. Diese Anordnung ist kostenaufwendig, und kann nicht im Selbstbau erstellt werden.
2. Bei einer direkten Gaseinschleusung wird, da nicht erst über eine chemische Reaktion CO_2 erzeugt werden muß, ohne Verzögerung zudosiert, was eine hohe Empfindlichkeit des Systems impliziert. Die Trägheit eines CO_2 -Entwicklungssystems kann aber auch durch geeignete technische Schritte, wie geringes Volumen des Reaktionsgefäßes, Erhitzung und stetige Durchmischung des Reaktionsgemisches und einer genügend starken Luftumwälzung gering gehalten werden.
3. Ein Vorteil der in diesen Untersuchungen angewandten Methode liegt in der Möglichkeit, Karbonatlösung verschiedener Konzentration und spezifischer Radioaktivität schnell und problemlos herzustellen. Bei der direkten Gaseinspeisung wird für jede beliebige Gaszusammensetzung ein separater Gasvorratsbehälter, in der Regel eine Stahlflasche benötigt.

7.2 Möglichkeiten der ^{11}C -Meßmethodik

Ausgangspunkt dieser Arbeit war die Überlegung, welchen Einfluß Salzstreß auf die Verlagerung von Photosyntheseprodukten zur Wurzel ausüben könnte. So ist die Wurzel das zuerst dem Streß ausgesetzte Organ der Pflanze und muß durch Bildung organischer Elektrolyte und unter zusätzlichem Energieaufwand die Salzbelastung kompensieren. Aus dieser Fragestellung ergaben sich für den Bau einer geeigneten Meßapparatur 2 Ansatzpunkte:

1. Die Erfassung der ^{11}C -markierten Assimilatströme in basipetaler und akropetaler Richtung.
2. Die Erfassung der verlagerten Radioaktivität an der Wurzel selbst.

Beide Meßmethoden zeigen die Änderung der Radioaktivität in Abhängigkeit von der Zeit. Bei Anwendung der Methode 1 werden nach einer Pulsmarkierung der durchlaufende "Aktivitätspuls" in akropetaler und basipetaler Richtung gemessen. Ein Vergleich dieser Pulse bei den jeweiligen Behandlungen kann Hinweise geben auf eine verminderte Translokation oder eine Umverteilung der radioaktiv markierten Assimilate zur Wurzel oder anderen Sinks. Nicht erhalten werden Zeitprofile des Eintransports bzw. der Akkumulation ^{11}C -markierter Assimilate in einem Sink. Solche Zeitprofile ermittelten GEIGER und SWANSON (1965 a, b), GEIGER und FONDY (1980) und SWANSON et al. (1976) durch kontinuierliche Messungen der Einlagerung ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte in ein noch im Wachstum begriffenes junges Blatt. Die Akkumulation der ^{14}C -Menge wurde mit einem direkt am Blatt fixierten GM-Zählrohr erfaßt. Voraussetzung dieser Methode ist allerdings ein Sink, der genügend große Mengen radioaktiv markierter Assimilate anreichert.

Meßmethode 2 zeigt folgende Vorteile:

1. Ermittlung der Zeitspanne zwischen dem Beginn der Pulsmarkierung und Erscheinen der ersten Radioaktivität im Sink.
2. Erhalten von Zeitprofilen der Akkumulations- bzw. Eintransportraten in einem Sink. Solche Zeitprofile sind charakterisiert durch ihre Verlaufsformen, das heißt durch den Radioaktivitätsanstieg, die maximale Kurvenhöhe und bei Ausbildung eines Pulses durch die Halbwertsbreite. Eine weitere Beschreibung ergibt sich aus der Stellung einzelner Zeitprofile zueinander.
3. Geringerer meßtechnischer Aufwand.

Die Grenzen der von GEIGER und SWANSON (1965 a, b) aufgezeichneten Meßmethode werden durch die Wahl des geeigneten Tracers festgelegt. So sind mit dem Kohlenstoffisotop ^{14}C wegen der Aussendung niederenergetischer β^- -Strahlung nur an einem solchen Objekt Messungen möglich, dessen Geometrie eine geringe Selbstabsorption bewirkt.

Dieses sind im Regelfall Blätter und Stengel, nicht aber Früchte und Wurzeln. So ist das Wurzelsystem von Sojabohnenpflanzen durch die Entwicklung einer Hauptwurzel und einer Vielzahl von Nebenwurzeln gekennzeichnet. Als Folge starken Längenwachstums sowie mannigfaltiger Aufgliederung aufgrund von Verzweigungen erfährt die Wurzel im Laufe der Zeit eine beträchtliche räumliche Ausdehnung. Da eine Abgrenzung einzelner Wurzelpartien hinsichtlich ihrer quantitativen Bedeutung für die Akkumulation oder Zwischenlagerung zwecks Metabolisierung der translozierten Photosyntheseprodukte nicht möglich ist, mußte die Radioaktivität im gesamten Wurzelnetz gemessen werden. Desweiteren setzt eine Pflanzenkultur in Nährlösung ein Mindestvolumen an wäßrigem Medium voraus. Diese Beschränkungen schlossen den Nachweis der ^{11}C -Radioaktivität durch Messen der Positronenemission aus folgenden Gründen aus.

Die Maximalenergie der von den ^{11}C -Atomen emittierten β^+ -Teilchen beträgt 0,96 MeV. Die Wechselwirkung mit Materie und damit die Absorption pro Schichtdicke ist wesentlich stärker als die von γ -Quanten. Die maximale Reichweite beträgt in Luft ca. 3 m, für das Medium Wasser dagegen nur ca. 4 mm (FROST, 1960; OBERHOFER, 1962). Wegen der geringeren Durchschnittsenergie der β^+ -Teilchen und der durch Zusammenstöße bedingten Ablenkung von einem linearen Bahnverlauf der Partikel ist die "praktische Reichweite" noch viel geringer (LIESER, 1969). Da der Wassergehalt pflanzlicher Vegetationskörper im Durchschnitt zwischen 75 und 95 % beträgt, sind auch hier ähnliche Reichweiten wie im Wasser zu erwarten.

Nach THOMPSON et al. (1979) beträgt die mittlere Reichweite von β^+ -Teilchen im Stengelgewebe von *Helianthus annuus* L. 2-3 mm. In der Literatur beschriebene Messungen der Positronenemission zum Transport ^{11}C -markierter Assimilate wurden auch lediglich an Pflanzenteilen geringer Dicke, wie Blätter oder Stengel, durchgeführt (BAUERMEISTER et al., 1980; CALDWELL et al., 1984; DALE et al., 1983; HAYDEN et al., 1980; THOMPSON et al., 1979).

Die Absorption von γ -Quanten verläuft dagegen völlig anders als die Absorption von Partikelstrahlung. Die γ -Quanten besitzen keine Ladung, weshalb ihre Wechselwirkung mit Materie sehr gering ist. Es besteht daher nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit solcher Wechselwirkungen. Deshalb kann man für γ -Quanten auch keine max. Reichweite angeben. Ihre Absorption erfolgt exakt nach einem Exponentialgesetz. Die Absorption ist in erster Linie abhängig von der Dichte des Absorbers, wodurch der Vorteil dieser Meßmethode klar gekennzeichnet ist. Die Ab-

sorption der von den ^{11}C -Atomen erzeugten γ -Quanten im pflanzlichen Gewebe und im umgebenden wäßrigen Wurzelmedium ist vernachlässigbar gering. So betragen die Massenabsorptionskoeffizienten der 511 KeV- γ -Strahlung für Luft $0,087 \text{ cm}^2/\text{g}$, für Wasser $0,097 \text{ cm}^2/\text{g}$ und für Blei $0,145 \text{ cm}^2/\text{g}$ (SAUERMAN, 1961).

Szintillationszähler sind besonders vorteilhaft zur Messung von γ -Strahlung, da sie ein hohes zeitliches Auflösungsvermögen und eine hohe Nachweiswahrscheinlichkeit besitzen. Zur Messung ^{11}C -markierter Assimilatströme wurden verschiedene Szintillationsmaterialien, wie BGO-Kristalle (JAHNKE, 1982) CsF-Kristalle (NELSON et al., 1983), Plastik-Kristalle (FARES et al., 1983) oder NaJ-Kristalle (FARES et al., 1978; FENSON et al., 1977; TROUGHTON et al., 1974 a) eingesetzt.

Die große Reichweite von γ -Quanten verhindert eine separate Messung zweier benachbarter Aktivitätsquellen gleichen Ursprungs. Eine exakte Zuordnung der Einzelaktivitäten ist nur mit Hilfe einer geeigneten Abschirmung oder der Koinzidenz-Meßmethode möglich.

Unter Koinzidenzmessung versteht man die Messung von Teilchen oder Quanten unter Beachtung ihrer zeitlichen Zuordnung. Registriert werden dabei nur solche Ereignisse, bei denen die Impulse von verschiedenen Detektoren innerhalb der Auflösungszeit in die Koinzidenzapparatur gelangen. In der Anzahl koinzidenter Ereignisse sind allerdings neben den wahren Koinzidenzen auch die zufälligen Koinzidenzen enthalten, deren Ursprung, bedingt durch die räumliche Nähe zum Applikationsort und der fortschreitenden Radioaktivität zum Meßort, in der statistischen Unordnung der einlaufenden Kanalimpulse beider Meßketten liegt. Zufällige Koinzidenzen lassen sich minimieren durch eine geringe Auflösungszeit (begrenzender Faktor ist die Art der Detektoren) oder eine Abschirmung der Detektoren (BÄCHMANN, 1970; CANBERRA, 1981). Den Anteil der Zufallskoinzidenzen zu ermitteln, gelingt über die Erfassung der Einzelimpulsraten - allerdings eine elektronisch aufwendige Methode (RIEZLER und KOPITZKI, 1963). Als weitere Folge der vom Applikationsort bzw. vom Stengelbereich herrührenden Strahlung können erhöhte Totzeiten der Detektoren auftreten. In der Literatur wurden zur Transportmessung ^{11}C -markierter Assimilatströme Koinzidenzsysteme mit geringer Auflösungszeit (schnelle Koinzidenz) (MAGNUSON et al., 1982) und längerer Auflösungszeit (langsame Koinzidenz) (FARES et al., 1978; FENSON et al., 1977) beschrieben.

Ein Vergleich der Koinzidenz-Meßmethode mit dem in dieser Arbeit eingesetzten Meßsystem zeigt folgendes Bild:

1. Da bei einem Koinzidenzmeßsystem für jede Meßstelle zwei separate Meßketten erforderlich sind, ist dieser Aufbau extrem kostenaufwendig.
2. Ein Kriterium für die Güte einer Koinzidenzmessung ist das Verhältnis der echten zu den zufälligen Koinzidenzen. Koinzidenzmeßsysteme ohne zusätzliche Bleiabschirmung erfordern deshalb umfangreiche Eichmessungen.
3. Im Gegensatz zu Koinzidenzmeßsystemen reagiert ein einfaches Meßsystem sehr empfindlich auf Undichtigkeiten im Applikationssystem. $^{11}\text{CO}_2$ -Spuren in der Kammer-Umluft können den Untergrund beträchtlich erhöhen. Dieses kann, besonders bei längeren Markierungszeiten, einen frühzeitigen Beginn des Eintransportes ^{11}C -markierter Assimilate in die Wurzel vortäuschen.
4. Das beschriebene Meßsystem ist aufgrund seiner umfangreichen Bleiabschirmung ortsfest installiert und völlig unbeweglich. Bei kleineren Pflanzen, wie jungen Sojabohnen ist die Messung an einem weiteren Akkumulationszentrum wegen der notwendigen Bleiabschirmung zum Applikationsort nicht möglich.

Im Vergleich zum beschriebenen Meßsystem hat eine Koinzidenzapparatur zweifellos den Vorzug größerer Flexibilität. Sie dürfte auch, in gewissem Umfange, durch Reduktion des Nulleffektes (SCHULZE, 1971) im unteren Zählratenbereich eine geringere Streuung haben, insbesondere bei längeren Markierungszeiten. Im Falle einer kumulativen Messung ^{11}C -markierter Assimilate in der Wurzel scheint ein derartiger elektronischer Aufwand aber nicht unbedingt gerechtfertigt zu sein, weil auch nach dem einfacheren Prinzip mit einer Bleiabschirmung befriedigend gearbeitet werden kann.

7.3 Einfluß von Tageszeit und Alter auf die Netto-Photosyntheseraten und Assimilattranslokation junger Sojabohnen

Die Netto-Photosyntheseraten zeigten an beiden untersuchten Sojabohnensorten eine mehr oder minder starke Abhängigkeit von der Tageszeit. Die am späten Pulsmarkierungstermin eines jeden Versuchstages gemessenen NPR waren entweder identisch mit denen des frühen Termins oder lagen z.T. deutlich darunter (Abb. 14, 15, 30, 31), eine Tendenz, die auch bei salzgestreßten Pflanzen anhielt. Dies Ergebnis wird von einer Vielzahl von Autoren bestätigt, die bei Messungen von Tagesgängen der Photosynthese bei unterschiedlicher Dynamik mehr oder weniger starke Abweichungen von einem konstanten Verlauf fanden. So erfolgt in der Regel während der Anfangsphase der Photoperiode ein Anstieg, gefolgt von einem Maximalwert der Photosyntheseleistung. Daran schließt sich ein steter Abfall (CLAUSSEN und BILLER, 1977; HOPKINSON, 1964; HUCK et al., 1983; RINGEL, 1981) oder ein relativ stabiler Bereich (CHATTERTON, 1973; FONDY und GEIGER, 1982; PEARSON, 1974; UPMEYER und KOLLER, 1973) bis gegen Ende der Photoperiode an.

Untersuchungen zur tageszeitlichen Periodizität des Assimilattransports sind dagegen noch unvollständig. Aus einer neueren Studie von FONDY und GEIGER (1982) an Zuckerrüben (*Beta vulgaris* L.) geht hervor, daß in den ersten 90 Minuten nach Beginn der Photoperiode eine kurzfristig erhöhte Translokationsrate zu verzeichnen ist. Danach verbleiben sowohl der Export radioaktiv markierter Photosyntheseprodukte aus dem Source-Blatt als auch der Import in ein Sink-Blatt bis zum Ende der Photoperiode unverändert konstant. ANISIMOV et al. (1963) fanden eine ausgeprägte tageszeitliche Abhängigkeit des Assimilattransports, die allerdings sehr stark mit der jeweiligen Pflanzenart variierte. So waren bei Kartoffelpflanzen (*Solanum tuberosum* L.) die Translokationsraten in der Nacht höher als am Tag. Bei Gurken (*Cucumis sativus* L.) wurden die höchsten Translokationsraten nachmittags zwischen 14.00 und 16.00 Uhr und bei Mais (*Zea mays* L.) zwischen 10.00 und 14.00 Uhr beobachtet. PEARSON (1974) fand bei Ackerbohnen (*Vicia faba* L.) in den ersten 5 Stunden nach Beginn der Photoperiode einen linearen Anstieg mit anschließendem asymptotischen Verlauf des Exports radioaktiver Assimilate. Eine maximale Translokationsrate wurde nach ca. 12 Stunden ermittelt. Danach nahm die Exportrate bis zum Ende der 16stündigen Belichtungsphase stetig ab. RUSSELL und JOHNSON (1975) fanden an Sojabohnen (*Glycine max* L.) unter Freilandbedingungen nachmittags höhere Exportraten als am Morgen oder Mittag. Der Zuwachs an exportierter Radioaktivität konnte vornehmlich im Stengelbereich aber nur in ge-

ringerem Maße in der Wurzel lokalisiert werden. Diese Beobachtungen zeigen den gleichen Trend wie die Ergebnisse der ^{11}C -Translokationsstudien an der gleichen Pflanze. Bei den später am Tag (gegen Nachmittag) durchgeführten Pulsmarkierungsexperimenten wurden z.T. erheblich größere Mengen radioaktiv markierter Photosyntheseprodukte zur Wurzel transloziert als bei den frühen Terminen (Abb. 11, 12, 13, 14, 15, 30, 31). Die durch die Tageszeit bedingten Zunahmen betrugen innerhalb der 4stündigen Meßzeit bis zu über 30 %.

Generell zeigt in einfachen Source-Sink Systemen der Assimilatexport aus dem Source einen ähnlichen Zeitverlauf wie der Import in einen Sink (GEIGER und FONDY, 1980, 1982; GEIGER und SWANSON, 1965 a). Obwohl bei den ^{11}C -Translokationsversuchen nur der Einstrom von Radioaktivität in den Hauptsink Wurzel gemessen werden konnte, ist anzunehmen, daß auch der Eintransport in die anderen Sinks nach gleichem Muster abläuft. So geht aus Untersuchungen von GEIGER und SWANSON (1965 a) an Zuckerrüben hervor, daß die Raten des Eintransports in die verschiedenen Sinks einem identischen Zeitverlauf unterliegen. Nach FISHER (1975 b) und CHRISTY und FISHER (1978) resultieren Veränderungen im Kurvenverlauf des Eintransports lediglich aus den unterschiedlichen Entfernungen zwischen Source und Sink. So wird mit zunehmender räumlicher Distanz und Translokationszeit der Radioaktivitätspeak einströmender radioaktiv markierter Assimilate in einem Sink kürzer und an der Basis breiter. Diese Veränderung der Profilform, so die Autoren, könnte auf einen weiten Bereich verschiedener Translokationsgeschwindigkeiten in den einzelnen Siebröhren hinweisen.

Die im Verlauf der Belichtungsperiode steigenden Exportraten bzw. Eintransportraten markierter Photosyntheseprodukte waren, wie bereits erwähnt, begleitet von zum Teil abnehmenden Netto-Photosyntheseraten. Dies läßt schlußfolgern, daß die bei beiden untersuchten Sorten zu beobachtende leichte Depression der Photosynthese durch überschüssige Assimilate in photosynthetisch aktivem Gewebe wenig wahrscheinlich ist. Dieser Bezug wird bekräftigt durch Analysen von Blatteinhaltsstoffen an Auberginen (*Solanum melongena* L.) (CLAUSSEN und BILLER, 1977; CLAUSSEN und LENZ, 1979). Von anderen Autoren wird dagegen eine Feed-back Inhibition unter Einbeziehung der Stärkefraktion als Grund für die täglichen Fluktuationen der Photosyntheseraten angesehen (CHATTERTON, 1973; HABESHAW, 1973; UPMEIER und KOLLER, 1973; CHATTERTON et al., 1972).

Die gemessenen Netto-Photosyntheseraten lagen im Bereich der in der Literatur angegebenen Werte für Sojabohnen (BEUERLEN und PENDLETON, 1971; CURE et al., 1983; DORNHOFF und SHIBLES, 1970, 1974; OJIMA et al., 1965; SANDERS et al., 1977). Das älteste Fiederblatt der Pflanzen hatte bereits 3 bis 4 Tage vor Versuchsbeginn im Wachstumsstadium V 2 seine maximale Blattgröße erreicht. Die Netto-Photosyntheseraten in den Stadien V 2, V 3 und V 4, entsprechend einem maximalen Altersunterschied von 8 Tagen, zeigten eine relative Konstanz (Kap. 6.1.2; 6.1.4; 6.2.2). Mit zunehmendem Blattalter wurden nur geringe Veränderungen der Photosyntheseraten gemessen. Diese Ergebnisse stimmen mit Untersuchungen von DORNHOFF und SHIBLES (1970, 1974), CURE et al. (1983), OJIMA et al. (1965), THORNE und KOLLER (1974), WOODWARD (1976) und WOODWARD und RAWSON (1976) an verschiedenen Sojabohnensorten überein, die in den ersten Tagen nach Erreichen der vollen Blattgröße nur geringfügige Veränderungen, dann aber mit zunehmendem Blattalter eine mehr oder weniger starke Reduktion der Photosyntheseraten fanden.

Ein signifikanter Einfluß zunehmenden Blattalters auf die Exportraten markierter Assimilate aus dem Source-Blatt wurde bei den ^{14}C -Bilanzierungsversuchen nicht beobachtet. Bei der Sorte "Lee" wurde zwar im Wachstumsstadium V 4 weniger Radioaktivität aus dem Blatt exportiert als im Stadium V 2 aber die Differenz ist wegen der Variabilität des Pflanzenmaterials statistisch nicht abgesichert (Tab. 5). Bei der Sorte "Jackson" waren die Exportraten in beiden Wachstumsstadien nahezu identisch. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen fanden SANDERS et al. (1977), SILVIUS et al. (1978) und THROWER (1967) mit zunehmendem Blattalter deutlichere Abnahmen des Assimilatexports. Andererseits konnten BENJAMIN et al. (1981) keinen Alterseinfluß auf die Assimilatverlagerung in verschieden alten Sojabohnenblättern nachweisen.

Aus den ^{14}C -Bilanzierungsversuchen geht hervor, daß der überwiegende Teil der aus dem ältesten Fiederblatt exportierten Radioaktivität basipetal zur Wurzel transloziert wurde (Tab. 5). Daß die Wurzel bei Sojabohnen im vegetativen Wachstumsstadium den Hauptsink für die gebildeten Assimilate der unteren Blätter darstellt, konnte schon von BELIKOV, 1958, zit. bei THAINE et al. (1959), NELSON und GORHAM (1957), NELSON et al. (1961), THAINE et al. (1959) und THROWER (1962) gezeigt werden. In die Primärblätter und ausgewachsenen Fiederblätter aller Versuchspflanzen wurden in beiden Wachstumsstadien nur Spuren der im ältesten Fiederblatt gebildeten Assimilate transloziert (Tab. 4). Dieses Muster entspricht durchaus den Erwartungen, da Blätter,

die ihre volle Blattgröße erreicht haben, nicht mehr in der Lage sind, wesentliche Mengen an Assimilaten zu importieren (Kap. 2.1.3). Die Radioaktivität im Stengelbereich resultiert aus dem augenblicklich im Phloem bewegten Assimilatstrom sowie einer lateralen Verlagerung und Speicherung von ^{14}C im umgebenden Stengelgewebe. Aus Versuchen an Sojabohnen im vegetativen Wachstumsstadium ermittelten EVANS et al. (1963) eine mittlere Akkumulationsrate im umgebenden Gewebe der Siebzellen von etwa 0,8 % pro cm Weglänge. Außer zur Wurzel wurden auch noch geringere Mengen an ^{14}C -Radioaktivität in den Apex transloziert, wobei ein sehr deutlicher Alterseffekt auftrat (Tab. 4). Bei beiden untersuchten Sorten wurden im Wachstumsstadium V 2 signifikant größere Mengen markierter Photosyntheseprodukte zum Apex verlagert als im Stadium V 4. Bei einem Vergleich der auf den Exportanteil bezogenen Radioaktivitätsverteilung wird deutlich, daß es zu einer durch das zunehmende Alter bedingten Umverteilung des Assimilatstromes kommt (Tab. 5). Die im frühen Wachstumsstadium zum Apex verlagerten Assimilate wurden bereits 1 Woche später weitgehend zur Wurzel umgeleitet. Die gleiche Tendenz ist bei den ^{11}C -Translokationsversuchen an beiden Sojabohnensorten zu erkennen (Abb. 11, 12, 13, 14, 15, 30, 31). Mit zunehmendem Alter wurden vermehrt aus dem ältesten Fiederblatt stammende radioaktiv markierte Photosyntheseprodukte in der Wurzel eingelagert. Bereits eine Zeitspanne von nur 3 bis 4 Tagen zeigte unter den experimentellen Bedingungen eine deutliche Altersabhängigkeit des Assimilattransports zur Wurzel. Dieses Verhalten kann erklärt werden mit einer Vergrößerung der Sinkkapazität der Wurzel. So erfährt die Wurzeltrockenmasse innerhalb des untersuchten Zeitraumes einen Zuwachs zwischen 90 und 157 %. Ein anderer Grund könnte darin zu sehen sein, daß im Versuchszeitraum nachwachsende jüngere Blätter die weitere Versorgung des Apex übernehmen (Kap. 2.1.3).

Die Zeit von Beginn der Pulsmarkierung bis zum Erscheinen der ersten Radioaktivität in der Wurzel läßt sich mit Hilfe der ^{11}C -Tracertechnik exakt für jede Pflanze bestimmen. Diese Zeitspanne lag bei sämtlichen nichtgestreßten Versuchspflanzen zwischen 10 und 15 Minuten (Abb. 11, 12, 13, 14, 15, 30, 31). Aus dieser Zeitdifferenz und der räumlichen Distanz zwischen Applikationsorgan und Wurzel auf die Translokationsgeschwindigkeit zu schließen, ist allerdings nicht möglich. Das in dieser Arbeit praktizierte Meß-

verfahren erlaubte keine zeitliche Trennung zwischen den einzelnen Schritten, wie Photosynthese, Beladung der Siebröhren, eigentlichem Langstreckentransport, Entladen der Siebröhren und Speicherung markierter Photosyntheseprodukte in der Wurzel.

Der weitere Verlauf der Zeitprofile entspricht einem Mehr-Phasenprozeß. Beide Darstellungsformen, die Zeitprofile der Eintransportraten sowie die Zeitprofile der Akkumulationsraten zeigten einen charakteristischen Verlauf (Kap. 6.1.2). Die erhaltenen Zeitprofile entsprechen in ihrer Form den in der Literatur von CHRISTY und FISHER (1978), FISHER (1975 b), GEIGER und SWANSON (1965 a) und SWANSON et al. (1976) beschriebenen Translokationskinetiken. Die genannten Autoren arbeiteten allerdings ausschließlich mit ^{14}C , so daß sich nur junge, noch wachsende Blätter als mögliche Sinks eigneten. Eine weitere Einschränkung ihrer Versuche war, daß im Gegensatz zu den ^{11}C -Translokationsstudien nur eine einzige Messung an der gleichen Pflanze durchführbar war.

Am Punkt maximaler Kurvenhöhe bei den Zeitprofilen der Akkumulationsraten bzw. am Schnittpunkt der Eintransportraten mit der Null-Linie hatte die zur Wurzel translozierte Radioaktivität den gleichen Betrag wie der Wurzelexport (Abb. 11, 12, 13, 14, 15, 30, 31). Anschließend überstiegen bei fast allen Pflanzen die Verlustraten der Wurzeln den Eintransport von radioaktiv markierten Photosyntheseprodukten aus dem Source-Blatt. Diese Abnahmen der in der Wurzel lokalisierten Radioaktivität machten bei Versuchsende bis zu 35 % der maximal in der Wurzel ermittelten Radioaktivität aus. Während dieser Periode konnten in der belüfteten Nährlösung nur Spuren von Radioaktivität nachgewiesen werden. Diese Angaben wurden bestätigt durch die ^{14}C -Bilanzierungsversuche, wo nur zwischen 0,7 und 2,1 % der insgesamt zur Wurzel translozierten Radioaktivität in der Nährlösung nachzuweisen waren. Diese von den Pflanzen ins Nährmedium abgegebenen Radioaktivitätsmengen können im wesentlichen als Wurzelexsudate oder als kleinste Wurzelfragmente interpretiert werden, da wegen der dauerhaften Belüftung der Anteil an radioaktivem CO_2 vernachlässigbar erscheint. Der Radioaktivitätsabfall in der Wurzel kann somit als Wurzelrespiration bzw. Retranslokation metabolisierter Pflanzeninhaltsstoffe oder als Kombination beider Faktoren gewertet werden. Eine Zuordnung dieser Einflußgrößen war in der dargestellten Apparatur nicht möglich.

Auch eine Rückrechnung mit Hilfe von Ausbeutebestimmungen der appli-

zierten ^{14}C -Menge und der ^{14}C -Wiederfindungsraten war nicht realisierbar. So lagen die Verluste an ^{14}C in der Wurzel in der gleichen Größenordnung wie die Streuung der Differenzen zwischen applizierter und wiedergefundener Radioaktivität ($98,6 \pm 3,9 \%$). In der Literatur sind die Angaben über die Anteile der von den Pflanzenwurzeln durch Respiration veratmeten oder Exsudation ausgeschiedenen Assimilaten in Relation zu den insgesamt in die Wurzel translozierten Assimilaten recht unterschiedlich. Nach Langzeitversuchen von GUCKERT (1981), KUCEY und PAUL (1982), NONNEN (1980), WAREMBOURG und PAUL (1977) und WIEDENROTH und POSKUTA (1981) werden bis zu 35 % der Gesamtassimilation wieder von den Pflanzenwurzeln freigesetzt. Kurzzeitversuche zur Wurzelrespiration und Exsudation, aus denen sich entnehmen ließe, innerhalb welcher Zeitspanne der Kohlenstoff von photosynthetisch aktivem Gewebe fixiert, durch die Pflanzen transloziert, und via Wurzel ausgeschieden wird, sind äußerst lückenhaft. SCHUMACHER und SMUCKER (1984) fanden 3 Stunden nach einer Pulsmarkierung mit ^{14}C -Saccharose an Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L.), daß nach dieser Zeit bereits 1/3 der zur Wurzel translozierten Radioaktivität wieder von der Wurzel abgegeben wurde. Der weitaus größte Teil des abgegebenen Kohlenstoffs resultierte aus der Wurzelrespiration.

Als weitere Möglichkeit zur Erklärung des Radioaktivitätsabfalls kann eine Retranslokation radioaktiv markierter Metaboliten in den Sproß diskutiert werden. So ist die Wurzel Ort der Synthese organischer Stickstoffverbindungen, die sodann in die anderen Pflanzenteile transloziert werden (EZETA und JACKSON, 1975; FAIREY und DAYNARD, 1978; IVANKO und INGVERSEN, 1971; PATE, 1973; PATE und HERRIDGE, 1978; RICHTER, 1982). Aus Untersuchungen von KHAN und SAGAR (1969) an Tomaten (*Lycopersicon lycopersicum* L.) geht hervor, daß bereits kurze Zeit nach einer Pulsmarkierung abnehmende Gehalte der in der Wurzel akkumulierten Radioaktivität zeitlich übereinstimmten mit einer Radioaktivitätszunahme im Stengel und jungen Blättern. So wurden ca. 60 % der nach 3 Stunden in die Wurzel verlagerten ^{14}C -Menge während der folgenden Stunde in die oberirdischen Pflanzenteile retransloziert. Ein ähnliches Verhalten fanden ISMAIL und SAGAR (1981) an Bohnen (*Vicia faba* L.). Während der ersten Stunde nach Beginn der Pulsmarkierung akkumulierten 17 % des fixierten ^{14}C -Kohlenstoffs in der Wurzel. In den folgenden 2 Stunden nahm die gemessene Radioaktivität um ca. die Hälfte ab, wiederum zeitgleich mit einem Anstieg der ^{14}C -Menge in den noch wachsenden Blättern. In den darauffolgenden Stunden allerdings stieg die in der Wurzel gemessene Radioaktivität langsam aber stetig an. Welches Gewicht letztendlich der einen oder der anderen Einflußgröße zuzuordnen ist, läßt sich nicht beantworten und muß Gegenstand weiterer Untersuchungen sein.

7.4 Einfluß von unterschiedlich hohem und lange andauerndem Salzstreß auf die Netto-Photosyntheserate und Assimilattranslokation bei zwei unterschiedlich salzempfindlichen Sojabohnensorten

Generell ist bei salzgestreßten Pflanzen die Photosynthese gehemmt (Kap. 2.2.3). Dieses Verhalten konnte auch bei den ^{11}C -Translokationsstudien (Kap. 6.1.3; 6.1.5) und den ^{14}C -Bilanzierungsversuchen (Kap. 6.2.3) beider Sojabohnensorten nachgewiesen werden. Mit ansteigender Salzkonzentration im Nährmedium nahmen die Netto-Photosyntheseraten stufenweise ab. Überraschend war allerdings die starke Auswirkung der Salzstreßdauer. Kurzfristiger, schockartig angelegter Salzstreß zeigte selbst bei der höchsten Salzkonzentration im Nährmedium (120 mmol NaCl) innerhalb der ersten Stunde keine merkliche Reaktion auf die Photosyntheseleistung. Dieses deutet darauf hin, daß die Photosynthese erst mit beträchtlicher Zeitverzögerung auf eine reduzierte Sinkkapazität der Wurzel reagiert. Diese Schlußfolgerung steht im Einklang mit Untersuchungen von BORCHERS-ZAMPINI et al. (1980), FELLOWS et al. (1979), GEIGER (1976) und THORNE und KOLLER (1974), die nach plötzlichen Veränderungen der Source-Sink Relationen eine Modifikation der Photosyntheseraten erst nach längerer Zeitverzögerung beobachteten. Abweichende Ergebnisse fanden HODDINOTT et al. (1979) an salzgestreßten Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L.). Bereits innerhalb 40 Minuten nach Beginn eines schockartig angelegten Salzstressses (NaCl, -6 bar) nahmen die Netto-Photosyntheseraten sehr rasch ab. Bei Pflanzen, deren Wurzeln vor Versuchsbeginn abgeschnitten wurden, trat dieser Effekt bereits unmittelbar nach Anlegen der Salzbehandlung ein. Die Verfasser begründen diese Reaktion mit einem schnellen Schließen der Stomata. Auch FINN und BRUN (1980) fanden in ihren Versuchen an Sojabohnen im vegetativen Wachstumsstadium eine schnelle Reaktion der Photosynthese als Antwort auf einen schockartig angelegten Streßzustand (PEG, -12 bar). So war bereits innerhalb der ersten Stunde nach Anlegen der Streßbehandlung die Photosyntheseleistung um ca. 80 % reduziert. Diese, im Vergleich zu den eigenen Ergebnissen abweichenden Resultate müssen aber nicht unbedingt einen Widerspruch darstellen. Wurde nämlich in dieser Arbeit mit Salzkonzentrationen unter -3 bar gearbeitet, so setzte HODDINOTT et al. (1979) seine Versuchspflanzen einem doppelt so hohen Salzstreß (NaCl, -6 bar) aus, und FINN und BRUN (1980) wendeten gar ein anderes Osmotikum in nochmals erhöhter Konzentration (PEG, -12 bar) an.

Nach 4 bis 5 Tage andauerndem permanenten Streß waren die Netto-Photosyntheseraten beider Sojabohnensorten je nach der Höhe der Salzkonzentration deutlich verringert. Aus den Regressionsmodellen beider untersuchter Sorten wird deutlich (Abb. 41), daß die Sorte "Jackson" in ihrer Photosyntheseleistung wesentlich empfindlicher auf Salinität reagiert als "Lee". Dieses Verhalten zeigt sich schon bei niedrigen Salzkonzentrationen von 60 bis 90 mmol NaCl im Nährmedium. Bei Salzkonzentrationen von 120 mmol NaCl waren die ältesten Blätter der Sorte "Jackson" nach 3 Tagen andauerndem Streßzustand schon so stark geschädigt, daß Gaswechsellmessungen keine CO_2 -Fixierung durch das älteste Fiederblatt mehr anzeigten. Dieses Verhalten erscheint nicht überraschend, da von der Sorte "Lee" bekannt ist, daß sie von den aufgenommenen Chlorid-Ionen effektiv weniger in die Blätter transloziert und somit als "excluder" mäßig salztolerant ist. Die Sorte "Jackson" besitzt dieses Ausschließungsvermögen nicht und reagiert wesentlich empfindlicher auf eine Besalzung des Nährmediums (ABEL und MAC KENZIE, 1964; LÄUCHLI und WIENEKE, 1979). Aus Folgeversuchen von WIENEKE und LÄUCHLI (1979) geht hervor, daß die "Lee" im Vergleich zur "Jackson" in größerem Umfang Cl^- in der Wurzel akkumuliert und auch Na^+ länger in Wurzel und Stengel zurückhält und somit photosynthetisch aktives Gewebe längere Zeit vor toxischen Salzkonzentrationen bewahrt. Diese Ergebnisse zusammen mit den eigenen Untersuchungen deuten darauf hin, daß die bei der Sorte "Jackson" unzureichend kontrollierte Chlorid-Aufnahme und Translokation, speziell in die physiologisch älteren Blätter, ursächlich zur Hemmung der Photosynthese bei länger andauerndem Salzstreß beiträgt.

Auch die Translokation von Photosyntheseprodukten wird unter Salzstreßbedingungen beeinflusst. Im Gegensatz zur Photosyntheseleistung bewirkte bereits ein kurzfristig andauernder Salzschock (30 Minuten) eine deutliche Verringerung in der Verlagerung radioaktiv markierter Assimilate. Dieses Verhalten konnte sehr deutlich in den ^{14}C -Translokationsstudien gezeigt werden (Kap. 6.1.3; 6.1.4). So wurde an der Sorte "Lee" bei einer Salzkonzentration von 90 mmol NaCl in einem Vergleichszeitraum von 120 Minuten ab Beginn der Pulsmarkierung bis zu 40 % weniger, und an der Sorte "Jackson" bei gleicher Salzkonzentration bis zu 54 % weniger an radioaktiv markierten Photosyntheseprodukten in die Wurzel eingelagert. Ebenso konnte eine leichte Zeitverzögerung beobachtet werden. Auch bei den ^{14}C -Bilanzierungsversuchen wurden bei hohen Salzkonzentrationen im Nährmedium geringere, allerdings nicht signifikante ^{14}C -Exportraten aus

dem Source-Blatt, bzw. Importraten in andere Pflanzenteile gefunden (Tab. 7, 10, 12). Diese Ergebnisse deuten auf eine schnelle Anpassung des Assimilattransports auf veränderte Sinkanforderungen hin. Ähnlich rasche Reaktionen auf modifizierte Source-Sink Relationen wurden auch in der Literatur beschrieben. So zeigt eine durch Dekapitation von Früchten oder Apex verringerte Sinkkapazität bereits nach wenigen Minuten eine Anpassung der Translokationsraten an das neue Sinkbedürfnis (GEIGER, 1976; HO et al., 1983; WARDLAW und MONCUR, 1976). Aus Untersuchungen von PICKARD et al. (1978 c) an *Ipomoea alba* L. geht hervor, daß ca. 15 Minuten nach schockartiger Induzierung von Trockenstreß die Assimilattranslokation im Stengelbereich stark beeinträchtigt war. Die Autoren interpretieren die Verringerung im Assimilattransport auch als Folge verringerter Sinkkapazität der Wurzel. In gleichem Maße wie eine verringerte Sinkkapazität können auch Eingriffe an der Source rasche Veränderungen des Assimilattransports bewirken (BORCHERS-ZAMPINI et al., 1980, FELLOWS et al., 1979; GEIGER und FONDY, 1980; PICKARD et al., 1978 c; THORPE et al., 1983). Zu scheinbar ganz anderen Ergebnissen kommt HODDINOTT et al. (1979) in seinen Versuchen an salzgestreßten Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L.). Die Autoren fanden unmittelbar nach schockartigem Anlegen des Salzstresses (NaCl, -6 bar) eine deutliche Erhöhung des ^{14}C -markierten Assimilatstromes zum Sink. Diese Phase erhöhten Transports dauerte ca. 40 Minuten an. In den nachfolgenden Stunden verblieb die Translokationsrate konstant auf leicht höherem oder geringerem Niveau als im nichtgestreßten Zustand. Zur Interpretation dieses Ergebnisses bedarf es allerdings einer Erklärung des Versuchsansatzes. So wurde bereits 2 Stunden vor Versuchsbeginn mit $^{14}\text{CO}_2$ markiert, um zu Beginn der Streßapplikation eine stabile Rate ("steady state") des Eintransports ^{14}C -markierter Photosyntheseprodukte in den Sink zu erhalten. Dieser Ansatz ermöglicht somit keinen direkten Vergleich mit den anderen in der Literatur beschriebenen (Kap. 2.1.3) und den eigenen Versuchen. Die unmittelbar nach dem Salzschock vermehrt bzw. scheinbar nicht beeinflusste Menge an transloziertem ^{14}C ist wahrscheinlich zurückzuführen auf ^{14}C -markierte Verbindungen, die vor Beginn des Streßzustandes bereits in Form von Assimilaten zwischengelagert wurden.

Auch lang anhaltender Salzstreß äußerte sich je nach Höhe der Salzbehandlung in einer zunehmenden Beeinträchtigung der Assimilattranslokation. Mit steigender Salzkonzentration im Nährmedium konnte eine Verzögerung im Transport markierter Photosyntheseprodukte zur Wurzel

beobachtet werden. Bei nicht gestreßten Pflanzen wurden innerhalb von 10 - 15 Minuten nach Beginn der Pulsmarkierung erste ^{11}C -markierte Photosyntheseprodukte in der Wurzel nachgewiesen (Abb. 11 - 15, 30, 31). Bei Salzkonzentrationen von 90 und 120 mmol NaCl in der Nährlösung verspätete sich der Eintransport der ^{11}C -Radioaktivität in die Wurzel um bis zu 20 Minuten (Abb. 19 - 24, 34, 35). Dieser Verzögerungseffekt kann auf 2 Ursachen zurückgeführt werden, nämlich auf eine durch die Art der Pulsmarkierung bedingte methodische und eine physiologische, durch die Salzbehandlung erklärbare Komponente. Wie bereits in Kapitel 6.1.1 beschrieben, wurde unabhängig von der jeweiligen Behandlung, allen Versuchspflanzen die gleiche Menge an $^{11}\text{CO}_2$ (bei gleicher spezifischer Aktivität) angeboten. In einem geschlossenen System bekannten Volumens wurde den Pflanzen erlaubt, $^{11}\text{CO}_2$ bis zu einer Konzentration von 100 ppm zu entnehmen und zu fixieren. Hierzu benötigten nicht-gestreßte Pflanzen je nach Blattgröße zwischen 3 und 5 Minuten. Salzgestreßte Pflanzen beanspruchten wegen ihrer zum Teil extrem erniedrigten Photosyntheserate für die Fixierung dieser $^{11}\text{CO}_2$ -Menge bis zu 25 Minuten. Der beobachtete Verzögerungseffekt ist aber nicht ausschließlich mit der unterschiedlichen Zeitdauer der $^{11}\text{CO}_2$ -Applikation zu erklären. So deuten auch die Ergebnisse der ^{14}C -Bilanzierungsversuche auf eine durch Salzstreß bedingte Verzögerung der Assimilateinlagerung in der Wurzel hin. Mit zunehmendem Salzstreß konnte bei der Sorte "Lee" ein höherer Anteil von exportiertem ^{14}C im Stengelbereich, ein deutlich niedrigerer im Wurzelbereich nachgewiesen werden (Abb. 46, 47). Da es zu keiner Änderung der Assimilatverteilung zu den Sinks kam, muß dieses Verhalten als eine Verzögerung der zur Wurzel translozierten ^{14}C -Radioaktivität interpretiert werden. Auf welchen definitiven Abschnitt des Weges zwischen Source und Sink, ob bei der Phloem-Beladung, dem Ferntransport, der Entladung der Siebröhren oder der Einlagerung in das Sinkgewebe, die Wirkung des Salzstress einsetzt, ist allerdings unbekannt. Aus Untersuchungen von HARTT (1967) an salzgestreßtem Zuckerrohr (*Saccharum officinarum* L.), von SUNG und KRIEG (1979) an trockengestreßter Hirse (*Sorghum bicolor* L.) und Baumwolle (*Gossypium hirsutum* L.) und von WARDLAW (1967) an trockengestreßtem Weizen (*Triticum aestivum* L.) geht hervor, daß die Translokationsgeschwindigkeit von Assimilaten nur geringfügig verringert war. FARES et al. (1983) führen aus, daß bei Trockenstreß der Assimilattransport mit verminderter Geschwindigkeit aber erhöhter Zuckerkonzentration abläuft. Dabei nimmt nach einer erneuten Bewässerung die Konzentration im Transportstrom wieder ab, wobei die Translokationsgeschwindigkeit in Richtung Wurzel rasch zunimmt.

Neben einer Verzögerung wurde mit steigender Salzkonzentration und Dauer der Salzbehandlung auch eine Reduktion im Assimilattransport beobachtet. Geringe Salzkonzentrationen von 60 mmol NaCl im Nährmedium zeigten sowohl bei den ^{11}C -Translokationsversuchen (Abb. 16, 17, 32, 33) als auch bei den ^{14}C -Bilanzierungsversuchen (Tab. 8, 11) noch keine merkliche Reaktion auf den Transportumfang radioaktiv markierter Photosyntheseprodukte. Eine Steigerung der Salzkonzentration auf 90 mmol NaCl übte dagegen schon einen deutlichen Einfluß auf die Assimilattranslokation aus. Bei den ^{11}C -Translokationsversuchen waren die durch die Altersdifferenz (Stadium V 2, V 3, V 4) der Pflanzen bedingten Zunahmen im Assimilat-Wurzeltransport unter Streßbedingungen reduziert (Kapitel 6.1.3.2 und 6.1.5.2). Eine Gegenüberstellung der Einzelpflanzenversuche beider Sorten (Abb. 18, 19, 20, 21, 34, 35, 36) deutet auf eine unterschiedliche, sortentypische Dynamik des Eintransports von Photosyntheseprodukten in die Wurzel hin. So war bei der Sorte "Lee" der Assimilattransport durch eine längerfristige Salzbehandlung von 90 mmol NaCl nicht so stark gehemmt wie bei der "Jackson" (Abb. 27, 29, 39, 40). Desweiteren scheint zumindest für die Sorte "Lee" die anfangs durch den schockartigen Salzstreß induzierte drastische Verringerung der Blatt-Wurzeltranslokation teilweise aufgehoben (Adaption) (Abb. 29). Eine Salzkonzentration von 120 mmol NaCl in der Nährlösung zeigte deutlich die unterschiedliche Salztoleranz beider Sorten. Diese Salzkonzentration bewirkte bei der Sorte "Jackson" z.T. bereits nach 2-3 Tagen ein Absterben der unteren Blätter, während die Blätter der Sorte "Lee" zum Teil noch über einen Zeitraum von 8 Tagen photosynthetisch aktiv und somit experimentell nutzbar waren. Die Raten des Eintransports ^{11}C -markierter Assimilate in die Wurzel der Sorte "Lee" waren bei einer Salzkonzentration von 120 mmol NaCl weitaus drastischer reduziert (Abb. 22, 23, 24) als bei 90 mmol NaCl im Nährmedium. Die Pflanzen schienen sich dieser hohen Salzkonzentration nicht (Abb. 22, 23) oder nur noch sehr beschränkt (Abb. 24) anpassen zu können. Die Akkumulationsraten blieben während der gesamten Versuchszeit auf unverändert niedrigem Niveau. Diese Beobachtungen stimmen im wesentlichen überein mit den Ergebnissen der ^{14}C -Bilanzierungsversuche (Kapitel 6.2.4 und 6.2.5). Mit ansteigender Salzkonzentration im Nährmedium und Dauer der Salzbehandlung nahmen die ^{14}C -Exportraten aus dem Source-Blatt und die Importraten in die Sinks ab. Allerdings konnten bei diesen Versuchen wahrscheinlich wegen der Heterogenität des Pflanzenmaterials nicht so deutliche sortenbedingte Unterschiede im Transport radioaktiv

markierter Assimilate nachgewiesen werden. Insgesamt deuten die Ergebnisse auf kein sortentypisches Transportsystem bzw. eine unterschiedliche Regulation des Transportmechanismus hin.

Trotz des engen Zusammenhangs zwischen den abnehmenden Netto-Photosyntheseraten und den ebenfalls sinkenden Exportraten von Photosyntheseprodukten aus dem Blattgewebe bei starkem Salzstreß ist der Beweis für die Assimilatstauhypothese noch nicht erbracht. Für eine solche Theorie sprechen die Beobachtungen, daß die Photosynthese erst mit einer beträchtlichen Verzögerung nach Reduzierung des Assimilatexports aus den Blättern reagiert. So ist es denkbar, daß erst mit stark zunehmender Akkumulation von nicht abtransportierten Assimilaten im Blatt die Photosyntheseleistung vermindert wird. Gegen eine solche Theorie sprechen allerdings die Ergebnisse der Versuche bei moderatem Salzstreß (60 mmol NaCl im Nährmedium). So ist unter diesen Bedingungen zwar die Photosynthese erniedrigt, der Assimilatexport aus dem Blatt aber nur unwesentlich oder gar nicht. Die Fragen dieser Zusammenhänge zu klären, ist erst möglich durch eine Erfassung der biochemischen Abläufe in der Pflanze. Deshalb werden anknüpfend an diese Arbeit aus dem ^{14}C -markierten Pflanzenmaterial die Photosyntheseprodukte auf Stärke-, Zucker- und Aminosäuregehalt analysiert werden.

Die Raten des Eintransports von ^{11}C -markierten Photosyntheseprodukten in die Wurzel wurden berechnet aus dem Radioaktivitätszuwachs pro Minute in Prozent der maximal in der Wurzel akkumulierten ^{11}C -Menge. Diese Zeitprofile zeigten bei den nicht gestreßten Pflanzen beider Sojabohnensorten die Form eines annähernd gleichförmigen Peaks. Ca. 2 - 2,5 Stunden nach einer 3 - 5 minütigen Pulsmarkierungszeit war der überwiegende Teil der kurzfristig mobilen ^{11}C -markierten Metabolite (Transportpool) in die Wurzel transloziert worden (Abb. 11 - 15, 30, 31). Bei stärker werdendem Salzstreß der Pflanzen veränderte sich die Form des einwandernden Aktivitätspulses. Die prozentualen Zuwachsraten der in der Wurzel ankommenden ^{11}C -markierten Photosyntheseprodukte nahmen pro Zeiteinheit ab und die Zeitspanne, in der der Großteil der kurzfristig mobilen Transportstoffe in die Wurzel eintransportiert wurde, verzögerte sich um bis zu 2 Stunden (Abb. 22, 23, 24). Anlaß für diese zeitlich ausgedehnten, in die Wurzel einwandernden Aktivitäts-

pulse dürften durch die Salzbehandlung veränderte Stoffwechselschritte sein, die am Stoffumsatz des $^{11}\text{CO}_2$, der Translokation oder der Einlagerung radioaktiv markierter Photosyntheseprodukte im Sinkgewebe beteiligt sind.

Nach MINCHIN und TROUGHTON (1980) und ROSS und TYREE (1980) bestimmen vor allem Stoffwechselschritte im Source, wie die Beladung des Phloems, den Verlauf der Transportprofile. TROUGHTON et al. (1977) konnte zeigen, daß eine Beschattung des Source-Blattes eine signifikante Verbreiterung des durchwandernden Aktivitätspulses im Stengel bewirkte. CHRISTY und FISHER (1978) und FISHER (1975 b) fanden Korrelationen zwischen den Halbwertsbreiten der einwandernden Aktivitätspulse und der Länge der Transportstrecken (Distanz zwischen Source und Sink). Eine Gegenüberstellung der unterschiedlichen Transportmodelle findet sich bei JAHNKE (1982). Welche physiologischen Prozesse letztendlich unter Salzstreßbedingungen die Form des in einen Sink einwandernden Radioaktivitätspulses bestimmen, ist nicht bekannt. Eine Zuordnung zu den einzelnen Stoffwechselschritten ist wegen der Vielzahl von Einwirkungsmöglichkeiten schwierig. Die mit zunehmendem Salzstreß abnehmende Assimilattranslokation zu den Sinks könnte mit einer verringerten Sinkkapazität erklärt werden, die wiederum durch osmotische Effekte und toxische Salzakkumulationen im Sinkgewebe hervorgerufen werden. Ebenso können aber auch Vorgänge im Source, wie eine Beeinflussung der Kompartimentierung bzw. des Austausches zwischen den Kohlenhydratpools oder eine unterschiedliche Dynamik der Phloembeladung Einfluß auf die Form der Transportprofile ausüben.

Eine weitere Einwirkungsmöglichkeit auf die Form der Zeitprofile ergibt sich aus dem methodischen Ansatz. Möglicherweise wirken sich die längeren Pulsmarkierungszeiten (bei gleicher ^{11}C -Aufnahmemenge) bei den salzgestreßten Pflanzen auf die Form der Zeitprofile aus (TROUGHTON et al., 1977). Die Einwirkung der bis auf 25 Minuten ausgedehnten Pulsmarkierungszeit scheint aber in Anbetracht der bis um 2 Stunden verlängerten Pulsbreite relativ gering zu sein. Auch JAHNKE (1982) konnte an Kleefarn (*Marsilea quadrifolia* L.) bei unterschiedlich langen Pulsmarkierungszeiten keine wesentlichen Veränderungen der Transportprofile beobachten. Sowohl bei einem $^{11}\text{CO}_2$ -Aktivitätspuls von 10 Sekunden als auch von 6 Minuten Dauer wurden die Maxima der Zeitprofile an einer bestimmten Meßposition im Stengelbereich zur gleichen Zeit erreicht.

Die Literatur zum Assimilattransport unter Streßbedingungen, insbesondere Salzstreß ist äußerst lückenhaft. Aus den in der Literaturübersicht (Kapitel 2.2.3) wiedergegebenen Versuchsansätzen geht hervor, daß eine direkte Gegenüberstellung der unter verschiedenen Bedingungen und mit unterschiedlichen Pflanzen durchgeführten Versuche nur beschränkt möglich ist. So sind einerseits die das Ausmaß des Streßzustandes widerspiegelnden Meßparameter nicht oder nur zum Teil vergleichbar. Auch wurden unterschiedliche streßauslösende Faktoren, wie Wasserentzug oder Einsatz von Osmotika wie PEG, NaCl oder Na_2SO_4 verwendet. In Übereinstimmung mit den eigenen Ergebnissen geht auch aus den in der Literatur beschriebenen Versuchen hervor, in denen NaCl als Osmotikum eingesetzt wurde, daß länger andauernder Salzstreß sowohl die Photosynthese als auch die Verlagerung von Photosyntheseprodukten beeinträchtigt. So zeigten Untersuchungen an Straucherbsen (*Cajanus cajan* L.), daß unter Salzstreßbedingungen (Bodensalinität: 10 mmhos cm^{-1}) der Export markierter Photosyntheseprodukte aus dem Source-Blatt um ca. 62 % reduziert war (DESHPANDE und NIMBALKAR, 1982). STRACK et al. (1975) fanden an Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L.) in besalzter Nährlösung (-4,5 bar) einen Rückgang der Assimilattranslokation um ca. 36 %, HARTT (1967) an Zuckerrohr (*Saccharum officinarum* L.) sogar eine Reduktion um ca. 93 %.

Aus der bereits im Kapitel 2.2.3 aufgeführten Literatur zum Assimilattransport bei ausschließlich osmotisch wirkendem Streß soll nun auf zwei Untersuchungen näher eingegangen werden, da diese ebenfalls an Sojabohnen im vegetativen Wachstumsstadium durchgeführt wurden. So zeigten FINN und BRUN (1980), daß nach einem 20 Stunden einwirkenden Streßzustand (PEG, -12 bar) der Assimilatexport aus den Blättern nicht reduziert war, sondern sogar anstieg. Wurden 3 Stunden nach Pulsmarkierung in den Blättern nichtgestreßter Pflanzen noch 55 % der gesamten ^{14}C -Radioaktivität gefunden, waren es im gestreßten Zustand nur noch 45 - 50 %. Dabei wurde die vermehrt exportierte ^{14}C -Menge zu den Wurzeln transloziert. SILVIUS et al. (1977) fanden bei trockengestreßten Pflanzen (Blattwurzelpotential -15,5 bis -17,5 bar) sogar bis zu 27 % höhere Blattexportraten. Ein Vergleich mit den in dieser Arbeit dargestellten Versuchsergebnissen liefert folgendes Bild: die zitierten Autorengruppen arbeiteten mit Rhizobium-inokuliertem Pflanzenmaterial. Von diesen Knöllchenbakterien ist aber bekannt, daß sie einen großen und stetigen Bedarf an Assimilaten haben (HUANG et al., 1975; RUSSELL und JOHNSON, 1975). Zum anderen

können Pflanzen unter rein osmotisch wirkendem Streß wegen Fehlens überhöhter Salzkonzentrationen ein völlig anderes Translokationsverhalten zeigen. So ist bekannt, daß Pflanzen, die in einem Medium mit geringem osmotischen Potential wachsen, in der Lage sind, durch Erniedrigung ihres osmotischen Potentials im Zellsaft, das osmotische Gefälle zum Nährmedium auszugleichen. Stehen die Pflanzen dabei unter Trocken- bzw. nur osmotisch wirkendem Streß (z.N. PEG), so erhöhen sie die Konzentration im Zellsaft durch Akkumulation löslicher organischer Verbindungen, wie Kohlenhydrate, Aminosäuren etc., stehen jedoch Salze in erhöhter Konzentration zur Verfügung, so geschieht die Anpassung durch Dehydratation und Anreicherung von Salzionen, wie Na^+ und Cl^- im Gewebe (s. Literatur unter 2.2.2). Dieser Zusammenhang wird bestätigt von NONNEN (1980), die an Senf (*Sinapis alba* L.) die Einwirkung unterschiedlicher Osmotika auf den Assimilattransport zur Wurzel untersuchte. Bei Zugabe von PEG zur Nährlösung (-1,5 bis -2,5 atm) wurde bei insgesamt verringerter Assimilation ein größerer Anteil an Photosyntheseprodukten zur Wurzel transloziert als bei der Kontrolle. War in der Nährlösung als osmotisch wirksame Substanz NaCl (-2,5 atm), so lag der Anteil der zur Wurzel verlagerten Assimilate deutlich niedriger im Vergleich zu den Kontrollpflanzen.

Aus den ^{14}C -Bilanzierungsversuchen der Sojabohnensorte "Lee" geht hervor, daß Salzstreß die Wurzelexsudation, bezogen auf die insgesamt zur Wurzel translozierte Menge an ^{14}C , signifikant verringerte (Abb. 48). Wurden bei den Kontrollpflanzen ca. 2 Stunden nach Beginn der Pulsmarkierung 1 % in der Nährlösung wiedergefunden, so waren es nach 7 tägigem Dauerstreß (120 mmol NaCl) weniger als 0,3 %. Bei der Sorte "Jackson" war ein ähnlicher, jedoch statistisch nicht abgesicherter Trend zu beobachten. Übereinstimmende Ergebnisse erzielte auch NONNEN (1980) an Senf (*Sinapis alba* L.). Bei Salzstreß (NaCl, -2,5 bis -3,5 atm) verringerten sich die in die Nährlösung abgegebenen Exsudate um 26 - 88 % bei den Zuckern und um 30 - 90 % bei den Aminosäuren. Auch Zugabe von PEG zur Nährlösung scheint, zumindest bei einer Konzentration von -2 bis -5,5 bar, eine Reduktion der Exsudationsraten zu bewirken.

Die Wurzelrespiration ließ sich in den ^{14}C -Bilanzierungsversuchen nicht erfassen, dürfte aber eine wesentlich größere ^{14}C -Freisetzungsbewirken als die Exsudation. Die Wurzelrespiration scheint von vielen Faktoren, wie Pflanzenart, Wachstumsstadium, Salzstreßhöhe und Streßdauer abzuhängen. So fanden BLACQUIERE und LAMBERS

(1981) an der Wegerichart *Plantago coronopus* L. bei einer Salzkonzentration von 50 mmol NaCl keinen Einfluß auf die Wurzelatmung. Demgegenüber beobachtete NONNEN (1980) in Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen (*Sinapis alba* L.) eine mehr oder weniger stark erhöhte Wurzelrespiration. Auch LIVNE und LEVIN (1967) berichten, daß an salzgestreßten Erbsenpflanzen (*Pisum sativum* L.) die Wurzelatmung um ca. 10 % erhöht war.

In einem Zusatzversuch wurde bei salzgestreßten Sojabohnen der Einfluß der Blattstellung auf den Export von Assimilaten aus dem Blattgewebe untersucht (Kap. 6.3). Hierzu wurden im Gegensatz zu den bisher durchgeführten Versuchen die Source-Blätter nach Ende der $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation nicht in natürlicher Blattstellung (Abb. 1), sondern bei einem Einstrahlwinkel von 90° zum einfallenden Licht in der Blattküvette belassen. Lag bei exponierter Blattstellung die Exportrate radioaktiv markierter Assimilate aus dem Source-Blatt nach 100 Minuten Translokationszeit bei ca. 18 % der insgesamt wiedergefundenen Radioaktivität, so sank sie bei herunterhängenden Blättern (natürliche Blattstellung) auf ca. 14 % ab (Tab. 14, 15). Dieser allerdings nicht signifikante Trend abnehmender Exportraten könnte auf eine leicht verminderte Photosyntheserate zurückzuführen sein. So ist der Einstrahlwinkel des einfallenden Lichtes bei herunterhängenden Blättern bedeutend ungünstiger und eine teilweise Selbstbeschattung durch jüngere Blätter bewirkt eine zusätzliche Beschattung. Die nun durch eine beschränkte Photosynthese neugebildeten verringerten, nicht radioaktiven Assimilatmengen vermögen nicht mehr in gleichem Umfange die noch im Transportpool vorhandenen radioaktiv markierten Assimilate vor sich herzuschieben, was eine verringerte Beladung des Phloems induzieren könnte. Einen ähnlichen Effekt der Verminderung des Assimilatexports aus abgedunkelten Blättern fanden auch HARRT et al. (1964) an Zuckerrohr (*Saccharum officinarum* L.) und MOORBY et al. (1963) an Sojabohnen (*Glycine max* L.). Aber auch gegensätzliche Verhaltensweisen wurden beobachtet. So fanden FARES et al. (1978), NELSON und GORHAM (1957) und THORNE und KOLLER (1974) bei Beschattung des Source-Blattes ansteigende Exportraten (s. Kapitel 2.1.4). Letztendlich dürfte die unterschiedliche Blatteposition zum Licht die Versuchsergebnisse nicht wesentlich beeinträchtigt haben.

Zusammenfassung

An den unterschiedlich salzempfindlichen Sojabohnensorten "Lee" und "Jackson" wurde der Einfluß einer verschieden hohen und lange andauernden NaCl-Besatzung des Nährmediums auf die Netto-Photosyntheseraten und Assimilattranslokation untersucht. Als geeignete Indikatoren zur Erfassung des Assimilattransports erwiesen sich die beiden radioaktiven Isotope ^{11}C und ^{14}C . Mit dem kurzlebigen Isotop ^{11}C ($T_{1/2} = 20,3$ Min) wurden Kurzzeitkinetiken des Assimilat-Wurzeltransports aufgenommen und mit ^{14}C die Bilanzierung der Assimilatverteilung in der gesamten Pflanze erfaßt. Die Durchführung dieser Versuche machte umfangreiche experimentelle Einrichtungen und Aufbauten notwendig.

Zur Markierung einzelner Blattorgane unter Laborbedingungen wurde ein kostengünstiges Begasungssystem konstruiert, das durch folgende Merkmale charakterisiert ist:

1. Sowohl Pulsmarkierungen mit $^{11}\text{CO}_2$ als auch Langzeitmarkierungen mit $^{14}\text{CO}_2$ sind ohne Umbau in derselben Apparatur durchführbar.
2. Die Messungen der Netto-Photosyntheseraten erfolgen nach dem Kompensationsprinzip. Die CO_2 -Konzentration wird am Objekt konstant gehalten und die automatisch nachgelieferte CO_2 -Menge gemessen.
3. In der Blattküvette sind die wichtigsten Umweltfaktoren kontrollier- und regelbar. Blattküvette und Gasflußsystem sind in einer zweiten ebenfalls klimatisierbaren Kammer installiert.
4. Die Empfindlichkeit des Systems wird bestimmt durch das Verhältnis der Assimilationsflächen zum umgebenden Gasvolumen (Größe der Blattflächen $70 - 110 \text{ cm}^2$; Volumen des Applikationssystems $1,12 \cdot 10^{-3} \text{ m}^3$).

Für die in vivo Messungen zur Blatt-Wurzeltranslokation mit ^{11}C wurde eine spezielle Meßapparatur gebaut. Die Meßmethode nutzt die beim ^{11}C -Zerfall auftretende Vernichtungsstrahlung ($E_\gamma = 0,511 \text{ MeV}$). Eine Bleiabschirmung zwischen Applikations- und Meßort verhindert bei dieser kumulativen Radioaktivitätsmessung in der Wurzel eine Überlagerung durch Streustrahlung. Diese Methodik liefert bei kontinuierlicher Radioaktivitätsmessung Zeitprofile des Eintransports bzw. der Akkumulation ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzel.

Innerhalb 2 - 2,5 Stunden wurde nach einer wenige Minuten andauernden Pulsmarkierung des 1. Fiederblattes der überwiegende Teil der kurzfristig mobilen und nicht zwischengelagerten ^{11}C -markierten Assimilate aus dem photosynthetisch aktiven Gewebe exportiert und in Form eines

wandernden Aktivitätspulses in die Wurzel eintransportiert. Daran anschließend nahm die Radioaktivität um bis zu 35 % der maximal in der Wurzel gemessenen ^{11}C -Aktivität ab. Ursache dafür ist die Retranslokation von organischen Stoffwechselverbindungen, in die die Assimilate eingebaut werden. Daneben kann auch die Wurzelrespiration zu Verlusten beitragen. Mit der benutzten Meßanordnung ließen sich diese Einflußgrößen nicht erfassen. Die Wurzelexsudation bei den ^{14}C -Versuchen machte weniger als 2 % der insgesamt in der Wurzel wiedergefundenen Radioaktivität aus.

Beide Sojabohnensorten zeigten im Alter von 3 - 4 Wochen (Wachstumsstadium V 2 bis V 4) eine deutliche Abhängigkeit der Assimilattranslokation von der Tageszeit. Bei einer Pulsmarkierung in der 2. Tageshälfte, 8 - 16 Stunden nach Einsetzen der Belichtung, wurden im Vergleich zur Assimilation in der 1. Tageshälfte, 2 - 8 Stunden nach Beginn der Belichtungsperiode bis zu 34 % mehr der ^{11}C -markierten Assimilate in die Wurzel exportiert. Die Netto-Photosyntheseraten waren entweder konstant oder nahmen während der 2. Tageshälfte leicht ab.

Auch das physiologische Alter der Pflanzen hatte einen deutlichen Einfluß auf den Assimilattransport. Es kam im beobachteten Untersuchungszeitraum zu einer Umverteilung der Assimilatströme. Wurden im Wachstumsstadium V 2, bezogen auf die Gesamtmenge der aus dem ältesten Fiederblatt exportierten ^{14}C -markierten Photosyntheseprodukte, noch 9 - 11 % im Apex akkumuliert, waren es im Stadium V 4 weniger als 3 %. Proportional dazu wurde ein leichter Anstieg an Radioaktivität in der Wurzel gemessen. In beiden Wachstumsstadien war die Wurzel mit einem Anteil von 56 bis 71 % der aus dem 1. Fiederblatt exportierten ^{14}C -Menge der Hauptsink für Assimilate. Ältere bzw. ausgewachsene Blätter stellten kein Attraktionszentrum für diese Assimilate dar. Die Netto-Photosyntheseraten lagen konstant zwischen 24 und 25 $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ und zeigten keine Abhängigkeit vom Alter der Blätter innerhalb der Wachstumsstadien V 2 bis V 4.

Salzstreß übte eine differenzierte Wirkung auf die Photosynthese und die Assimilattranslokation aus, die sowohl von der Stärke als auch von der Dauer der Salzbehandlung abhängig war. Eine Salzkonzentration von 60 mmol NaCl in der Nährlösung wirkte sich noch nicht auf den Assimilattransport aus. Allerdings nahmen die Netto-Photosyntheseraten bei beiden Sorten mit anhaltender Salzstreßdauer schrittweise ab.

Bei stärkerem Salzstreß (90 mmol NaCl), 30 Minuten vor Beginn der Pulsmarkierung angelegt, reagierten die Pflanzen mit einem Rückgang des Assimilattransports um bis zu 50 %. Eine Beeinträchtigung der Netto-Photosyntheseraten war zu diesem Zeitpunkt noch nicht feststellbar. Mehrere Tage andauernder Salzstreß bewirkte allerdings auch eine bis um 64 % reduzierte Photosyntheserate. Der Eintransport ^{11}C -markierter Assimilate in die Wurzel wurde bis zu 5 Minuten zeitverzögert registriert und der normalerweise mit zunehmendem physiologischen Alter der Pflanzen bedingte Anstieg im Assimilattransport war geringer. Der Export ^{14}C -markierter Assimilate aus dem Blatt war nach 8tägigem Dauerstreß um bis zu 55 % reduziert. Die Sorten zeigten bei wahrscheinlich gleicher Regulation des Transportmechanismus eine unterschiedliche Dynamik des Eintransports ^{11}C -markierter Assimilate in die Wurzel. Bei der Sorte "Lee" schwächte sich die anfangs durch den schockartigen Salzstreß induzierte Hemmung der Blatt-Wurzeltranslokation leicht ab.

Wurde der Salzstreß auf 120 mmol NaCl gesteigert, waren nach 2 - 3tägigem Salzstreß mit der Sorte "Jackson" keine Versuche mehr möglich, da die unteren Blätter starke Salzs Schäden zeigten. Eine photosynthetische Leistung ließ sich nicht mehr messen. Bei der Sorte "Lee" waren die Beeinträchtigungen nicht so stark ausgeprägt. Ein 30 Minuten andauernder Salzstreß bewirkte zwar eine starke Depression des Assimilattransports zur Wurzel, aber zunächst noch keinen Rückgang der Photosyntheseleistung. Mehrtägiger Dauerstreß reduzierte dagegen die Photosyntheseleistung um 90 %. Der Export ^{14}C -markierter Assimilate aus dem Blatt fiel von 26 auf 5 % der insgesamt in den Pflanzen wiedergefundenen Radioaktivität. Die Zeitprofile der Eintransportraten ^{11}C -markierter Photosyntheseprodukte in die Wurzeln zeigten mit zunehmendem Salzstreß erhebliche Veränderungen ihres Verlaufs. Das Eintreffen erster ^{11}C -Aktivität in der Wurzel war bis zu 20 Minuten, und die Zeitspanne, in welcher die kurzfristig mobilen radioaktiven Assimilate in die Wurzel eintransportiert wurden, bis zu 1,5 Stunden verzögert.

Mit steigendem NaCl-Gehalt in der Nährlösung war auch die Wurzelexsudation aus frisch produzierten Assimilaten beeinflusst. Im Vergleich zur Situation ohne Salzbelastung nahm der exsudierte Anteil an ^{14}C -markierten Verbindungen bis 90 mmol NaCl von ca. 1 % der zur Wurzel verlagerten ^{14}C -Aktivität auf ca. 0,3 % ab.

9. Literaturverzeichnis

- ABEL, G. H. (1969): Inheritance of the capacity for chloride inclusion and chloride exclusion by soybeans. *Crop Sci.* 9, 697-699
- ABEL, G. H., MAC KENZIE, A. J. (1964): Salt tolerance of soybean varieties (*Glycine max* L. Merrill) during germination and later growth. *Crop Sci.* 4, 157-161
- ACKERSON, R. C. (1981): Osmoregulation in cotton in response to water stress. II. Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. *Plant Physiol.* 67, 489-493
- ACKERSON, R. C., HEBERT, R. R. (1981): Osmoregulation in cotton in response to water stress. I. Alterations in photosynthesis, leaf conductance, translocation and ultrastructure. *Plant Physiol.* 67, 484-488
- ADEDIPE, N. O. (1975): Aspects of ¹⁴-C sucrose translocation profiles in *Hibiscus esculentus* L. (okra). 237-249. In: *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*. Ed.: MARCELLE, R., The Hague: Dr. W. Junk (Publ.)
- AHI, S. M., POWERS, W. L. (1938): Salt tolerance of plants at various temperatures. *Plant Physiol.* 13, 767-789
- ANISIMOV, A. A., FUZINA, E. K., DOBRYAKOVA, L. A., LIKHOVIDOVA, E. V. (1963): Diurnal periodicity in translocation of assimilates. *Doklady Akademii Nauk SSSR Biol. Sci., Sect. Engl. Transl.* 146, 1166-1169
- APEL, P. (1966): Herstellung CO₂-haltiger Gasgemische für Photosynthesemessungen mit dem Uras. *Flora, Abt. A.* 157, 330-333
- ASHOUR, N. I., ABDEL-HALIM, M. A., RAAFAT, A., NOUR, T. A. (1977): Increasing salt tolerance of wheat at early stages of growth under chloride and sulfate types of salinity. *Acta Agron. Acad. Sci. Hung.* 26, 127-134
- ASLAM, M., LOWE, S. B., HUNT, L. A. (1977): Effect of leaf age on photosynthesis and transpiration of cassava (*Manihot esculenta*). *Can. J. Bot.* 55, 2288-2295
- AYRES, P. G. (1982): Water stress modifies the influence of powdery mildew on root growth and assimilate import in barley. *Physiological Plant Pathology* 21, 283-293
- BÄCHMANN, K. (1970): Messung radioaktiver Nuklide. *Kernchemie in Einzeldarstellungen.* 2, Hrsg.: Lieser, K. H., Verlag Chemie, Weinheim/Bergstr.
- BARLASS, M., SKENE, K. G. M. (1981): Relative NaCl tolerances of grapevine cultivars and hybrids in vitro. *Z. Pflanzenphysiol.* 102, 147-156
- BARLOW, E. W. R., BOERSMA, L., YOUNG, J. L. (1976): Root temperature and soil water potential effects on growth and soluble carbohydrate concentration of corn seedlings. *Crop Sci.* 16, 59-62

- BAUMEISTER, W., ERNST, W. (1978): Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- BAUERMEISTER, A., DALE, J. E., WILLIAMS, E. J., SCOBIE, J. (1980): Movement of ^{14}C and ^{11}C labelled assimilate in wheat leaves: The effect of IAA. J. Exp. Bot. 31, 1199-1209
- BAZZAZ, F. A., BOYER, J. S. (1972): A compensating method for measuring carbon dioxide exchange, transpiration, and diffusive resistances of plants under controlled environmental conditions. Ecology 53, 343-349
- BEADLE, C. L., NEILSON, R. E., JARVIS, P. G., TALBOT, H. (1981): Photosynthesis as related to xylem water potential and carbon dioxide concentration in Sitka spruce. Physiol. Plant. 52, 391-400
- BEDUNAH, D., TRLICA, U. J. (1981): Carbon dioxide exchange of Ponderosa pine as affected by sodium chloride and polyethylene glycol. Forest Sci. 27, 139-146
- BEGG, J. E., TURNER, N. C. (1976): Crop water deficit. 161-217. In: Advances in Agronomy 28, Ed.: Brady, N. C., Academic Press, New York
- BENJAMIN, L. R., EGLI, D. B., LEGGETT, J. E. (1981): Effect of leaf age and shading on the movement of ^{14}C through a soybean leaf. Can. J. Plant Sci. 61, 205-212
- BERGMANN, W. (1983): Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York
- BERNSTEIN, L. (1975): Effects of salinity and sodicity on plant growth. Ann. Rev. Phytopathol. 13, 295-312
- BERNSTEIN, L., HAYWARD, H. E. (1958): Physiology of salt tolerance. Ann. Rev. Plant Physiol. 9, 25-46
- BEUERLEIN, J. E., PENDLETON, J. W. (1971): Photosynthetic rates and light saturation curves of individual soybean leaves under field conditions. Crop Sci. 11, 217-219
- BIDDULPH, O., CORY, R. (1957): An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO , ^{32}P and ^{14}C , ^{12}C . Plant Physiol. 32, 608-619
- BIDDULPH, O., CORY, R. (1965): Translocation of ^{14}C metabolites in the phloem of the bean plant. Plant Physiol. 40, 119-129
- BIERHUIZEN, J. F., SLATYER, R. O. (1964): Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. Aust. J. Biol. Sci. 17, 348-359
- BLAQUIERE, T., LAMBERS, H. (1981): Growth, photosynthesis and respiration in *Plantago coronopus* as affected by salinity. Physiol. Plant. 51, 265-268
- BLOCK, F. R., LENZ, F., ONKELS, R. (1983): Einrichtungen zur Messung von Photosynthese, Respiration und Transpiration. Gartenbauwissenschaft 48, 128-134

- BLOMQUIST, R. V., KUST, C. A. (1971): Translocation pattern of soybeans as affected by growth substances and maturity. *Crop. Sci.* 11, 390-393
- BOOTE, K. J. (1977): Root:shoot relationships. *Soil Crop Sci.* 36, 15-23
- BORCHERS-ZAMPINI, C., GLAMM, A. B., HODDINOTT, J., SWANSON, C. A. (1980): Alterations in source-sink patterns by modifications of source strength. *Plant Physiol.* 65, 1116-1120
- BOWER, C. A., TAMINI, Y. N. (1979): Root adjustments associated with salt tolerance in small grains. *Agron. J.* 71, 690-693
- BOYER, J. S. (1970 a): Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46, 233-235
- BOYER, J. S. (1970 b): Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.* 46, 236-239
- BOYER, J. S. (1971): Recovery of photosynthesis in sunflower after a period of low leaf water potential. *Plant Physiol.* 47, 816-820
- BOYER, J. S. (1976): Photosynthesis at low water potential. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 273, 501-512
- BOZARTH, C. S., KENNEDY, R. A., SCHEKEL, K. A. (1982): The effects of leaf age on photosynthesis in rose. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107, 707-712
- BRADFORD, K. J., HSIAO, T. C. (1982): Physiological responses to moderate water stress. 264-324. In: *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation*. Eds.: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B., ZIEGLER, H., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- BRAVDO, B.-A. (1972): Photosynthesis, transpiration, leaf stomatal and mesophyll resistance measurements by the use of a ventilated diffusion porometer. *Physiol. Plant.* 27, 209-215
- BREVEDAN, E. R., HODGES, H. F. (1973): Effects of moisture deficits on 14-C translocation in corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 52, 436-439
- BRIX, H. (1979): Effects of plant water stress on photosynthesis and survival of four conifers. *Can. J. For. Res.* 9, 160-165
- BRUN, W. A., COOPER, R. L. (1967): Effects of light intensity and carbon dioxide concentration on photosynthetic rate of soybean. *Crop Sci.* 7, 451-454
- BUNCE, J. A. (1978): Effects of water stress on leaf expansion, net photosynthesis and vegetative growth of soybeans and cotton. *Can. J. Bot.* 56, 1492-1498
- BUNCE, J. A. (1982): Effects of water stress on photosynthesis in relation to diurnal accumulation of carbohydrates in source leaves. *Can. J. Bot.* 60, 195-200

- CALDWELL, C. D., FENSOM, D. S., BORDELEAU, L., THOMPSON, R. G., DROUIN, R., DIDSBURY, R. (1984): Translocation of ¹³-N and ¹¹-C between nodulated roots and leaves in alfalfa seedlings. *J. Exp. Bot.* 35, 431-443
- CANBERRA INDUSTRIES (1981): CAT4ROM20 2/81
- CANNY, M. J. (1960): The rate of translocation. *Biol. Rev.* 35, 507-532
- CANNY, M. J. (1961): Measurements of the velocity of translocation. *Ann. Bot.* 25, 152-167
- CANNY, M. J. (1975): Possible mechanisms of phloem transport. 289-300. In: *Transport in Plants. Encyclopedia of Plant Physiology 1*, Eds.: ZIMMERMANN, M. H., MILBURN, J. A., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- CHANG, C. W. (1980): Starch depletion and sugars in developing cotton leaves. *Plant Physiol.* 65, 844-847
- CHATTERTON, N. J. (1973): Product inhibition of photosynthesis in alfalfa leaves as related to specific leaf weight. *Crop Sci.* 13, 284-285
- CHATTERTON, N. J., SILVIUS, J. E. (1980 a): Photosynthate partitioning into leaf starch as affected by daily photosynthetic period duration in six species. *Physiol. Plant.* 19, 141-144
- CHATTERTON, N. J., SILVIUS, J. E. (1980 b): Acclimation of photosynthate partitioning and photosynthetic rates to changes in length of the daily photosynthetic period. *Ann. Bot.* 46, 739-745
- CHATTERTON, N. J., CARLSON, G. E., HUNGERFORD, W. E., LEE, D. R. (1972): Effect of tillering and cool nights on photosynthesis and chloroplast starch in Pangola. *Crop Sci.* 12, 206-208
- CHAVAN, P. D., KARADGE, B. A. (1980): Influence of sodium chloride and sodium sulfate salinities on photosynthetic carbon assimilation in peanut. *Plant and Soil* 56, 201-207
- CHRISTY, A. L., SWANSON, C. A. (1976): Control of translocation by photosynthesis and carbohydrate concentrations of the source leaf. 329-338. In: *Transport and Transfer Processes in Plants*. Eds.: WARDLAW, I. F., PASSIOURA, J. B., Academic Press, New York
- CHRISTY, A. L., FISHER, D. B. (1978): Kinetics of ¹⁴-C photosynthate translocation in morning glory vines. *Plant. Physiol.* 61, 283-290
- CHU, T. M., ASPINALL, D., PALEG, L. G. (1976): Stress metabolism: VII. Salinity and proline accumulation in barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 3, 219-228
- CLAUSS, H., MORTIMER, D. C., GORHAM, P. R. (1964): Time-course study of translocation of products of photosynthesis in soybean plants. *Plant Physiol.* 39, 269-273

- CLAUSSEN, W., BILLER, E. (1977): Die Bedeutung der Saccharose- und Stärkegehalte der Blätter für die Regulierung der Netto-Photosyntheseraten. *Z. Pflanzenphysiol.* 81, 189-198
- CLAUSSEN, W., LENZ, F. (1979): Die Bedeutung des Assimilatstaus in den Blättern für die Regulierung der Netto-Photosyntheseraten bei Auberginen (*Solanum melongena* L.). *Angew. Botanik* 53, 41-52
- CLOUGH, J. M., PEET, M. M., KRAMER, P. J. (1981): Effects of high atmospheric CO₂ and sink size on rates of photosynthesis of a soybean cultivar. *Plant Physiol.* 67, 1007-1010
- CONSTABLE, G. A., HEARN, A. B. (1978): Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. I. Growth, development and yield. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 159-167
- CONSTABLE, G. A., RAWSON, H. M. (1982): Distribution of 14-C label from cotton leaves: Consequences of changed water and nitrogen status. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 735-747
- COOK, M. G., EVANS, L. T. (1978): Effect of relative size and distance of competing sinks on the distribution of photosynthetic assimilates in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 495-509
- CRAFTS, A. S., CRISP, C. E. (1971): *Phloem Transport in Plants*. Verlag W. H. Freeman and Company, San Francisco
- CRAM, W. J. (1976): Negative feedback regulation of transport in cells. The maintenance of turgor, volume and nutrient supply. 284-316. In: *Transport in Plants. Encyclopedia of Plant Physiology*, 2, Eds.: LÜTTGE, U., PITMAN, M. G., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- CROMPTON, H. J., LLOYD-JONES, C. P., HILL-COTTINGHAM, D. G. (1981): Translocation of labelled assimilates following photosynthesis of 14-CO₂ by the field bean, *Vicia faba*. *Physiol. Plant.* 51, 189-194
- CRUZ-ROMERO, G., RAMOS, C. (1979): Soil water stress and air humidity effects on the root system of sorghum. 419-420. In: *The Soil-Root Interface*. Eds.: HARLEY, J. L., RUSSELL, R. S., Academic Press, New York
- CURE, J. D., RAPER, C. D., PATTERSON, R. P., JACKSON, W. A. (1983): Water stress recovery in soybeans as affected by photoperiod during seed development. *Crop Sci.* 23, 110-115
- CUTLER, J. M., RAINS, D. W., LOOMIS, R. S. (1977): Role of changes in solute concentration in maintaining favorable water balance in field-grown cotton. *Agron. J.* 69, 773-779
- DALE, N., LUNN, G., FENSOM, D. S. (1983): Rates of axial transport of 11-C and 14-C in Characean cells: Faster than visible streaming. *J. Exp. Bot.* 34, 130-143
- DAUNICHT, H. J. (1970): Ein Verfahren zur exakten automatischen Photosynthesekompensation. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 83, 499

- DAVIES, C. R., WAREING, P. F. (1965): Auxin-directed transport of radiophosphorus in stems. *Planta* 65, 139-156
- DESHPANDE, R., NIMBALKAR, J. D. (1982): Effect of salt-stress on translocation of photosynthates in pigeon pea. *Plant and Soil* 65, 129-132
- DEVINE, T. E. (1982): Genetic fitting of crops to problem soils. 143-173. In: *Breeding Plants for Less Favorable Environments*. Eds.: CHRISTIANSEN, M. N., LEWIS, C. F., Verlag J. Wiley and Sons, New York
- DOODSON, J. K., MANNERS, J. G., MYERS, A. (1964): The distribution pattern of 14-carbon assimilated by the third leaf of wheat. *J. Exp. Bot.* 15, 96-103
- DÖRFFLING, K. (1977): Speicherungsprozesse - die Rolle der Phytohormone. *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenk.* 140, 3-14
- DORNHOFF, G. M., SHIBLES, R. M. (1970): Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. *Crop Sci.* 10, 42-45
- DORNHOFF, G. M., SHIBLES, R. M. (1974): Soybean leaf netto CO₂-exchange as influenced by experimental environment and leaf age. *Iowa State J. Res.* 48, 311-317
- DOVE, L. (1982): Protein formation in developing soybean (*Glycine max* L. Merr.) seeds and its resistance to water stress. *New Phytol.* 91, 177-182
- DOWNTON, W. J. S. (1977 a): Photosynthesis in salt-stressed grapevines. *Aust. J. Plant Physiol.* 4, 183-192
- DOWNTON, W. J. S. (1977 b): Chloride accumulation in different species of grapevine. *Sci. Hort.* 7, 249-253
- DUVICK, D. N., KLEESE, R. A., FREY, N. M. (1981): Breeding for tolerance of nutrient imbalances and constraints to growth in acid, alkaline and saline soils. *J. Plant Nutr.* 4, 111-129
- EGLI, D. B., LEGGETT, J. E. (1976): Rate of dry matter accumulation in soybean seeds with varying source-sink ratios. *Agron. J.* 68, 371-374
- EGLI, D. B., GOSSETT, D. R., LEGGETT, J. E. (1976): Effect of leaf and pod removal on the distribution of 14-C labelled assimilate in soybeans. *Crop Sci.* 16, 791-194
- EL-FOULY, M. M., JUNG, J. (1981): Influence of increasing NaCl concentrations in the irrigation water on growth, mineral content and enzyme activity of wheat seedlings. *Agrochimica* 25, 306-317
- EPSTEIN, E. (1972): *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. Verlag J. Wiley and Sons, New York
- EPSTEIN, E. (1976): Genetic potentials for solving problems of soil mineral stress: Adaption of crops to salinity. 73-82. In: *Proceedings of Workshop on Plant Adaption to Mineral Stress in Problem Soils*. Beltsville, Maryland, 22.11.-23.11.1976; Ed.: WRIGHT, M. J.

- EVANS, L. T. (1975): The physiological basis of crop yield. 327-355. In: *Crop Physiology*, Cambridge University Press, Cambridge
- EVANS, L. T., WARDLAW, I. F. (1976): Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. 301-359. In: *Advances in Agronomy*, 28, Ed.: BRADY, N. C., Academic Press, New York
- EVANS, N. T. S., EBERT, M., MOORBY, J. (1963): A model for the translocation of photosynthate in the soybean. *J. Exp. Bot.* 14, 221-231
- EZE, J. M. O., DUMBROFF, E. B., THOMPSON, J. E. (1981): Effects of moisture stress and senescence on the synthesis of abscisic acid in the primary leaves of bean. *Physiol. Plant.* 51, 418-422
- EZETA, F. N., JACKSON, W. A. (1975): Nitrate translocation by detopped corn seedlings. *Plant Physiol.* 56, 148-156
- FADER, G. M., KOLLER, H. R. (1983): Relationships between carbon assimilation, partitioning and export in leaves of two soybean cultivars. *Plant Physiol.* 73, 297-303
- FAIREY, N. A., DAYNARD, T. B. (1978): Assimilate distribution and utilization in maize. *Can. J. Plant Sci.* 58, 719-730
- FARES, Y., DE MICHELE, D. W., GOESCHL, J. D., BALTUSKONIS, D. A. (1978): Continuously produced, high specific activity ¹¹C for studies of photosynthesis, transport and metabolism. *Int. J. Appl. Radiat. Isotopes* 29, 431-441
- FARES, Y., GOESCHL, J. D., MAGNUSON, C. E., STRAIN, B. R., NELSON, C. E. (1983): The application of short and medium-lived isotopes in studying plant uptake and transport of xenobiotics in vivo. The 11th Workshop of Chemistry and Biochemistry of Herbicides., Manitoba Agricultural Extension Centre Brandon, Manitoba, Canada
- FEHR, W. R., CAVINESS, C. E., BURMOOD, D. T., PENNINGTON, J. S. (1971): Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. *Crop Sci.* 11, 929-931
- FELLOWS, R. J., EGLI, D. B., LEGGETT, J. E. (1979): Rapid changes in translocation patterns in soybeans following source-sink alterations. *Plant Physiol.* 64, 652-655
- FENSOM, D. S. (1972): A theory of translocation in phloem of *Hera-cleum* by contractile protein microfibrillar material. *Can. J. Bot.* 50, 479-497
- FENSOM, D. S. (1975): Other possible mechanisms. 354-366. In: *Transport in Plants. Encyclopedia of Plant Physiology*, 2, Eds.: ZIMMERMANN, M. H., MILBURN, J. A., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- FENSOM, D. S., WILLIAMS, E. J., AIKMAN, D., DALE, J. E., SCOBIE, J., LEDINGHAM, K. W. O., DRINKWATER, A., MOORBY, J. (1977): Translocation of ¹¹C from leaves of *Helianthus*: Preliminary results. *Can. J. Bot.* 55, 1787-1793

- FERERES, E., ACEVEDO, E., HENDERSON, D. W., HSIAO, T. C. (1978): Seasonal changes in water potential and turgor maintenance in sorghum and maize under water stress. *Physiol. Plant.* 44, 261-267
- FIELD, C., BERRY, J. A., MOONEY, H. A. (1982): A portable system for measuring carbon dioxide and water vapour exchange of leaves. *Plant, Cell and Environment* 5, 179-186
- FINN, G. A., BRUN, W. A. (1980): Water stress effects on CO₂ assimilation, photosynthate partitioning, stomatal resistance, and nodule activity in soybean. *Crop Sci.* 20, 431-434
- FISHER, D. B. (1970 a): Kinetics of 14-C translocation in soybean. 1. Kinetics in the stem. *Plant Physiol.* 45, 107-113
- FISHER, D. B. (1970 b): Kinetics of 14-C translocation in soybean. 2. Kinetics in the leaf. *Plant Physiol.* 45, 114-118
- FISHER, D. B. (1970 c): Kinetics of 14-C translocation in soybean. 3. Theoretical considerations. *Plant Physiol.* 45, 119-125
- FISHER, D. B. (1975 a): Kinetics of tracer efflux from leaves. 495-520. In: *Phloem Transport*, Ed.: ARONOFF, S., Plenum Press, New York
- FISHER, D. B. (1975 b): Translocation kinetics of photosynthates. 327-366. In: *Phloem Transport*, Ed.: ARONOFF, S., Plenum Press, New York
- FISHER, D. B. (1978): The estimation of sugar concentration in individual sieve-tube elements by negative-staining. *Planta* 139, 19-24
- FLOWERS, T. J., TROKE, P. F., YEO, A. R. (1977): The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 89-121
- FONDY, B. R., GEIGER, D. R. (1980): Effect of rapid changes in sink-source ratio on export and distribution of products of photosynthesis in leaves of *Beta vulgaris* L. and *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol.* 66, 945-949
- FONDY, B. R., GEIGER, D. R. (1982): Diurnal pattern of translocation and carbohydrate metabolism in source leaves of *Beta vulgaris* L. *Plant Physiol.* 70, 671-676
- FORD, C. W., WILSON, J. R. (1981): Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *Aust. J. Plant Physiol.* 8, 77-91
- FRANCOIS, L. E. (1982): Salt tolerance of eight ornamental tree species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107, 66-68
- FRANK, A. B., POWER, J. F., WILLIS, W. O. (1973): Effect of temperature and plant water stress on photosynthesis, diffusion resistance, and leaf water potential in spring wheat. *Agron. J.* 65, 777-780
- FROST, D. (1960): *Praktischer Strahlenschutz*. Verlag, Walter De Gruyter, Berlin

- FUKUTOKU, Y., YAMADA, Y. (1981): Diurnal changes in water potential and free amino acid contents of water-stressed and non-stressed soybean plants. *Soil Sci. Plant Nutr.* 27, 195-204
- FUKUTOKU, Y., YAMADA, Y. (1982): Accumulation of carbohydrates and proline in water-stressed soybean (*Glycine max* L.). *Soil Sci. Plant Nutr.* 28, 147-151
- GALE, J. (1975): Water balance and gas exchange of plants under saline conditions. 168-185. In: *Plants in Saline Environments*. Eds.: POLJAKOFF- MAYBER, A., GALE, J., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- GALE, J., POLJAKOFF-MAYBER, A. (1970): Interrelations between growth and photosynthesis of salt bush (*Atriplex halimus* L.) grown in saline media. *Aust. J. Biol. Sci.* 23, 937-945
- GALE, J., KOHL, H. C., HAGAN, R. M. (1967): Changes in the water balance and photosynthesis of onion, bean and cotton plants under saline conditions. *Physiol. Plant.* 20, 408-420
- GALLAGHER, J. N., BISCOE, P. V., HUNTER, B. (1976): Effects of drought on grain growth. *Nature, London* 264, 541-542
- GAUCH, H. G., EATON, F. M. (1942): Effect of saline substrate on hourly levels of carbohydrates and inorganic constituents of barley plants. *Plant Physiol.* 17, 347-365
- GEIGER, D. R. (1975): Phloem loading. 395-431. In: *Transport in Plants. Encyclopaedia of Plant Physiology* 1, Eds.: ZIMMERMANN, M. H., MILBURN, J. A., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- GEIGER, D. R. (1976): Effects of translocation and assimilate demand on photosynthesis. *Can. J. Bot.* 54, 2337-2345
- GEIGER, D. R., SWANSON, C. A. (1965 a): Sucrose translocation in the sugar beet. *Plant Physiol.* 40, 685-690
- GEIGER, D. R., SWANSON, C. A. (1965 b): Evaluation of selected parameters in a sugar beet translocation system. *Plant Physiol.* 40, 942-947
- GEIGER, D. R., BATEY, J. (1967): Translocation of ¹⁴-C sucrose in sugar beet during darkness. *Plant Physiol.* 42, 1743-1749
- GEIGER, D. R., CATALDO, D. A. (1969): Leaf structure and translocation in sugar beet. *Plant Physiol.* 44, 45-54
- GEIGER, D. R., FONDY, B. R. (1980): Response of phloem loading and export to rapid changes in sink demand. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 93, 177-186
- GEIGER, D. R., GIAQUINTA, R. T. (1982): Translocation of photosynthate. 345-386. In: *Photosynthesis: Development, Carbon Metabolism and Plant Productivity*, 2, Academic Press, New York
- GEIGER, D. R., GIAQUINTA, R. T., SOVONICK, S. A., FELLOWS, R. J. (1973): Solute distribution in sugar beet leaves in relation to phloem loading and translocation. *Plant Physiol.* 52, 585-589

- GEIGER, D. R., SOVONICK, S. A., SHOCK, T. L., FELLOWS, R. J. (1974): Role of free space in translocation in sugar beet. *Plant Physiol.* 54, 892-898
- GHORASHY, S. R., PENDLETON, J. W., PETERS, D. B., BOYER, J. S., BEUERLEIN, J., E. (1971): Internal water stress and apparent photosynthesis with soybeans differing in pubescence. *Agron. J.* 63, 674-676
- GIAQUINTA, R. (1976): Evidence for phloem loading from the apoplast. *Plant Physiol.* 57, 872-875
- GIAQUINTA, R. (1978): Source and sink leaf metabolism in relation to phloem translocation. *Plant Physiol.* 61, 380-385
- GIAQUINTA, R. (1983): Phloem loading of sucrose. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34, 347-387
- GIAQUINTA, R., GEIGER, D. R. (1977): Mechanism of cyanide inhibition of phloem translocation. *Plant Physiol.* 59, 178-180
- GIDDINGS, T. H., HANSON, A. D. (1982): Water stress provokes a generalized increase in phosphatidylcholine turnover in barley leaves. *Planta* 155, 493-501
- GIFFORD, R. M., EVANS, L. T. (1981): Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 485-509
- GOESCHL, J. D., MAGNUSON, C. E., DE MICHELE, D. W., SHARPE, P. J. H. (1976): Concentration-dependent unloading as a necessary assumption for a closed form mathematical model of osmotically driven pressure flow in phloem *Plant Physiol.* 58, 556-562
- GÖRING, H., THIEN, B. H., DREIER, W., HEINKE, F., PESTER, A. (1978): Zur Rolle des Prolins in der Reaktion der Pflanzen auf extreme Umweltbedingungen. *Wiss. Zeitschrift der Humboldt Univers. Berlin, Math.-Nat. R.* 27, 5, 557-561
- GRAHAM, D., PATTERSON, B. D. (1982): Responses of plants to low, non-freezing temperatures: Proteins, metabolism, and acclimation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 347-372
- GREACEN, E. L., OH, J. S. (1972): Physics of root growth. *Nature, New Biol.* 235, 24-25
- GREENWAY (1973): Salinity, plant growth and metabolism. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.* 39, 24-34
- GREENWAY, H., MUNNS, R. (1980): Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 149-190
- GUCKERT, A. (1981): Translocation of assimilates to the roots and its effect on nitrogen fixation. 127-136. In: *Agricultural Yield Potentials in Continental Climates. Proc. 16th Colloquium Int. Potash Inst. Warsaw, Poland*
- HABESHAW, D. (1973): Translocation and the control of photosynthesis in sugar beet. *Planta* 110, 213-226

- HALL, A. J., BRADY, C. J. (1977): Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annuum* L. II. Effects of fruiting and defoliation on the photosynthetic capacity and senescence of the leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 4, 771-783
- HALL, A. J., MILTHORPE, F. L. (1978): Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annuum* L. III. The effects of fruit excision on photosynthesis and leaf and stem carbohydrates. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 1-13
- HALL, R. G., LARSON, K. L. (1982): Water stress of alfalfa during stress and recovery. *Can. J. Plant Sci.* 62, 639-647
- HALL, S. M., BAKER, D. A. (1972): The chemical composition of *Ricinus* phloem exudate. *Planta* 106, 131-140
- HALL, S. M., MILBURN, J. A. (1973): Phloem transport in *Ricinus*: its dependence on the water balance of the tissues. *Planta* 109, 1-10
- HAND, J. M., YOUNG, E., VASCONCELOS, A. C. (1982): Leaf water potential, stomatal resistance and photosynthetic response to water stress in peach seedlings. *Plant Physiol.* 69, 1051-1054
- HANSON, A., D., TULLY, R. E. (1979): Light stimulation of proline synthesis in water stressed barley leaves. *Planta* 145, 45-51
- HANSON, A. D., WYSE, R. (1982): Biosynthesis, translocation, and accumulation of betaine in sugar beet and its progenitors in relation to salinity. *Plant Physiol.* 70, 1191-1198
- HANSON, W. D., YEH, R. Y. (1979): Genotypic differences for reduction in carbon exchange rates as associated with assimilate accumulation in soybean leaves. *Crop Sci.* 19, 54-58
- HANSON, W. D., WEST, D. R. (1982): Source-sink relationships in soybeans 1. Effect of source manipulation during vegetative growth on dry matter distribution. *Crop Sci.* 22, 372-376
- HARTT, C. E. (1965): The effect of temperature upon translocation of 14-C in sugarcane. *Plant Physiol.* 40, 74-81
- HARTT, C. E. (1966): Translocation in colored light. *Plant Physiol.* 41, 369-372
- HARTT, C. E. (1967): Effect of moisture supply upon translocation and storage of 14-C in sugarcane. *Plant Physiol.* 42, 338-346
- HARTT, C. E., BURR, G. O. (1967): Factors affecting photosynthesis in sugar cane. 590-609. *Proc. 12th Congr. I. S. S. C. T. Puerto Rico*, 1965
- HARTT, C. E., KORTSCHAK, H. P., BURR, G. O. (1964): Effects of defoliation, deradication, and darkening the blade upon translocation of 14-C in sugarcane. *Plant Physiol.* 39, 15-22
- HAYDEN, D. B., FENSOM, D. S., THOMPSON, R. G. (1980): The extraction of photosynthate high in 11-C sucrose and its translocation in sunflower stems. *Can. J. Bot.* 58, 100-107

- HEDGE, B. A., PATIL, T. M. (1982): Effect of salt stress on the structure and carbon flow mechanism in a noxious weed *Parthenium hysterophorus* L. *Weed Res.* 22, 51-56
- HEINDL, J. C., BRUN, W. A. (1983): Light and shade effects on abscission and ¹⁴C photoassimilate partitioning among reproductive structures in soybean. *Plant Physiol.* 73, 434-439
- HELAL, H. M., MENGEL, K. (1981): Interaction between light intensity and NaCl salinity and their effects on growth, CO₂ assimilation, and photosynthate conversion in young broad beans. *Plant Physiol.* 67, 999-1002
- HELLEBRUST, J. A. (1976): Osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 485-505
- HELLEBRUST, J. A. (1980): Reactions to water and salt stress in plants. 147-158. In: *Plant Membrane Transport: Current Conceptual Issues*. Eds.: SPANSWICK, R. M., LUCAS, W. J., DAINITY, J., Biomedical Press. Elsevier/ North Holland
- HENSON, I. E. (1982): Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* L. Leeke) in a controlled environment. *J. Exp. Bot.* 33, 78-87
- HENSON, I. E., QUARRIE, S. A. (1981): Absciscic acid accumulation in detached cereal leaves in response to water stress. *Z. Pflanzenphysiol.* 101, 431-438
- HENSON, I. E., MAHALAKSHMI, V., BIDINGER, F. R., ALAGARSWAMY, G. (1982): Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* L. Leeke) under field conditions. *Plant, Cell and Environment* 5, 147-154
- HEROLD, A. (1980): Regulation of photosynthesis by sink-activity. The missing link. *New Phytol.* 86, 131-144
- HESSE, N., LENZ, F. (1982): Einfluß der Wasserversorgung auf Transpirations- und Netto-Photosyntheseraten bei Stangenbohnen (*Phaseolus vulgaris* L. var. *vulgaris*). *Gartenbauwissenschaft* 47, 145-152
- HEUER, B., PLAUT, Z. (1981): Carbon dioxide fixation and ribulose-1,5- biphosphate carboxylase activity in intact leaves of sugar beet plants exposed to salinity and water stress. *Ann. Bot.* 48, 261-268
- HEYLAND, K. U., SOLANSKY, S., AUFHAMMER, W. (1974): Eine einfache Laboreinrichtung zur ¹⁴-CO₂ Markierung von Pflanzen. *Angew. Botanik* 48, 63-75
- HEYSER, J. W., NABORS, M. W. (1981): Osmotic adjustment of cultured tobacco cells (*Nicotiana tabacum* var. *Samsun*) grown on sodium chloride. *Plant Physiol.* 67, 720-727
- HO, L. C. (1976): The relationship between the rates of carbon transport and of photosynthesis in tomato leaves. *J. Exp. Bot.* 27, 87-97
- HO, L. C., SHAW, A. F. (1979): Net accumulation of minerals and water and the carbon budget in an expanding leaf of tomato. *Ann. Bot.* 43, 45-54

- HO, L. C., SHAW, A. F., HAMMOND, J. B. W., BURTON, K. S. (1983): Source-sink relationships and carbon metabolism in tomato leaves. 1. ^{14}C assimilate compartmentation. *Ann. Bot.* 52, 365-372
- HODDINOTT, J., SWANSON, C. A. (1975): Carbohydrate translocation in bean plants: Light and sink effects. *Plant Physiol.* 56 (Suppl.), 18
- HODDINOTT, J., EHRET, D. L., GORHAM, P. R. (1979): Rapid influences of water stress on photosynthesis and translocation in *Phaseolus vulgaris*. *Can. J. Bot.* 57, 768-776
- HOFFMAN, G. J., RAWLINS, S. L. (1971): Growth and water potential of root crops as influenced by salinity and relative humidity. *Agron. J.* 63, 877-880
- HOFFMAN, G. J., JOBES, J. A. (1978): Growth and water relations of cereal crops as influenced by salinity and relative humidity. *Agron. J.* 70, 765-769
- HOFFMAN, G. J., JOBES, J. A., HANSCOM, Z., MAAS, E. V. (1978): Timing of environmental stress affects growth, water relations and salt tolerance of Pinto bean. *Transactions of the ASAE*, 21, 713-718
- HOFSTRA, G., NELSON, C. D. (1969 a): A comparative study of translocation of assimilated ^{14}C from leaves of different species. *Planta* 88, 103-112
- HOFSTRA, G., NELSON, C. D. (1969 b): The translocation of photosynthetically assimilated ^{14}C in corn. *Can. J. Bot.* 47, 1435-1442
- HOFSTRA, G., HESKETH, J. D. (1975): The effects of temperature and CO_2 enrichment on photosynthesis in soybean. 71-80. In: *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*. Ed.: MARCELLE, R., The Hague: Dr. W. Junk (Publ.)
- HOOGENBOOM, G., HUCK, M. G., PETERSON, C. M. (1983): Effect of water stress on soybean shoot and root relationships. *Amer. Soc. Agron., 75th Ann. Meet., Agronomy Abstracts*. Washington, D. C., 92
- HOPKINSON, J. M. (1964): Studies on the expansion of the leaf surface. IV. The carbon and phosphorus economy of a leaf. *J. Exp. Bot.* 15, 125-137
- HSIAO, T. C. (1973): Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 519-570
- HSIAO, T. C., ACEVEDO, E., FERERES, E., HENDERSON, D. W. (1976): Stress metabolism. Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 273, 479-500
- HUANG, C-Y., BOYER, J. S., VANDERHOEF, L. N. (1975): Limitation of acetylene reduction (nitrogen fixation) by photosynthesis in soybean having low water potentials. *Plant Physiol.* 56, 228-232

- HUBER, W., EDER, A. (1982): Prolin und Glycinbetain-Anhäufung in Blättern und Sproßachsen von *Euphorbia trigona* und deren Bedeutung bei mangelnder Wasserversorgung. *Biochem, Physiol. Pflanzen* 177, 184-191
- HUBER, W., SANKHLA, N. (1979): Effect of sodium chloride on photosynthesis of *Lemna minor* L. *Z. Pflanzenphysiol.* 91, 147-156
- HUCK, M. G., ISHIHARA, K., PETERSON, C. M., USHIJIMA, T. (1983): Soybean adaption to water stress at selected stages of growth. *Plant Physiol.* 73, 422-427
- HUME, D. J., CAMPBELL, D. K. (1972): Accumulation and translocation of soluble solids in corn stalks. *Can. J. Plant Sci.* 52, 363-368
- HUME, D. J., CRISWELL, J. G. (1973): Distribution and utilization of ¹⁴-C labelled assimilates in soybeans. *Crop Sci.* 13, 519-524
- HUMPHRIES, E. C. (1967): The dependence of photosynthesis on carbohydrate sinks: Current concepts. *Proc. First Int. Symp. on Tropical Root Crops. University of West Indies, St. Augustine, Trinidad.* 2, 34-45
- HUQ, S. M. I., LARHER, F. (1983 a): Osmoregulation in higher plants: Effects of NaCl salinity on non-nodulated *Phaseolus aureus* L. I. Growth and mineral content. *New Phytol.* 93, 203-208
- HUQ, S. M. I., LARHER, F. (1983 b): Osmoregulation in higher plants: Effect of NaCl salinity on non-nodulated *Phaseolus aureus* L. II. Changes in organic solutes. *New Phytol.* 93, 209-216
- IKE, I. F. (1982): Effect of water deficits on transpiration, photosynthesis and leaf conductance in cassava. *Physiol. Plant.* 55, 411-414
- INCOLL, L. D., NEALES, T. F. (1970): The stem as a temporary sink before tuberization in *Helianthus tuberosus* L. *J. Exp. Bot.* 21, 469-476
- ISEBRANDS, J. G., NELSON, N. D. (1983): Distribution of ¹⁴-C labelled photosynthates within intensively cultured *Populus* clones during the establishment year. *Physiol. Plant.* 59, 9-18
- ISMAIL, A. M. A., SAGAR, G. R. (1981): The influence of leaf age, leaf position and sinks on the rate of export and partition of ¹⁴-C at different stages of development following assimilation of ¹⁴-CO₂ by a single leaf of *Vicia faba* L. *J. Hort. Sci.* 56, 55-63
- IVANKO, S., INGVERSEN, J. (1971): Investigation on the assimilation of nitrogen by maize roots and the transport of some major nitrogen compounds by xylem sap. III. Transport of nitrogen compounds by xylem sap. *Physiol. Plant.* 24, 355-362

- IZIRO, Y., HORI, Y. (1983): Retranslocation of photoassimilates accumulated in contractile roots to daughter corm or bulbs in *Gladiolus* and *Oxalis bowiana* Lodd. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 52, 56-64
- JACKSON, W. A., VOLK, R. F. (1970): Photorespiration. Ann. Rev. Plant Physiol. 21, 385-432
- JAHNKE, S. (1982): Untersuchungen zum Assimilatferntransport in Pflanzen mit Hilfe des kurzlebigen Kohlenstoffisotops C-11. Diss., Köln.
- JARVIS, P. G., CATSKY, J., et al. (1971): General principles of gasometric methods and the main aspects of installation design. 49-110. In: Plant Photosynthetic Production: Manual of Methods. Eds.: SESTAK, Z., CATSKY, J., JARVIS, P. G., The Hague: Dr. W. Junk (Publ.)
- JENNINGS, D. H. (1976): The effects of sodium chloride on higher plants. Biol. Rev. 51, 453-486
- JOHNEN, B. G. (1974): Bildung, Menge und Umsetzung von Pflanzenwurzeln im Boden. Diss., Bonn
- JOHNSON, R. R., MOSS, D. N. (1976): Effect of water stress on ¹⁴C-CO₂ fixation and translocation in wheat during grain filling. Crop Sci. 16, 697-701
- JONES, D. A., SMITH, A. M., WOOLHOUSE, H. W. (1983): An apparatus for pulse and pulse-chase experiments with ¹⁴C-CO₂ on attached leaves with known, steady-state rates of photosynthesis. Plant, Cell and Environment 6, 161-166
- JONES, H., MARTIN, R. V., PORTER, H. K. (1959): Translocation of ¹⁴-carbon in tobacco following assimilation of ¹⁴-carbon dioxide by a single leaf. Ann. Bot. 23, 493-508
- JONES, M. B., LEAFE, E. L., STILES, W. (1980 a): Water stress in field-grown perennial ryegrass. I. Its effect on growth, canopy photosynthesis and transpiration. Ann. appl. Biol. 96, 87-101
- JONES, M. B., LEAFE, E. L., STILES, W. (1980 b): Water stress in field-grown perennial ryegrass. II. Its effect on leaf water status, stomatal resistance and leaf morphology. Ann. appl. Biol. 96, 103-110
- JONES, M. M., TURNER, N. C. (1978): Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol. 61, 122-126
- JONES, M. M., RAWSON, H. M. (1979): Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency and osmotic potential in sorghum. Physiol. Plant. 45, 103-111
- JONES, M. M., TURNER, N. C. (1980): Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. Aust. J. Plant Physiol. 7, 181-192

- JOSHI, G. V., KARADGE, B. A. (1979): Effect of sodium chloride on photosynthetic $^{14}\text{-CO}_2$ assimilation in *Portulaca oleracea* L. *Indian J. Exp. Biol.* 17, 167-170
- KAISER, W. M., PAUL, J. S., BASSHAM, J. A. (1979): Release of photosynthates from mesophyll cells in vitro and in vivo. *Z. Pflanzenphysiol.* 94, 377-385
- KAUL, R. (1975): Rapid method for assessing potential net photosynthesis in plant leaves. *Z. Pflanzenphysiol.* 77, 75-79
- KAUSS, H. (1977): Biochemistry of osmotic regulation. 119-140. In: *Int. Rev. Plant Biochem.* 13, Ed.: NORTHCOTE, D. H., University Park Press, Baltimore
- KELLY, G. J., LATZKO, E. (1976): Regulatory aspects of photosynthetic carbon metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 181-205
- KEMP, P. R., CUNNINGHAM, G. L. (1981): Light, temperature and salinity effects on growth, leaf anatomy and photosynthesis of *Distichlis spicata* (L.) Greene. *Amer. J. Bot.* 68, 507-516
- KENNEDY, R., A. (1977): The effects of NaCl-, polyethyleneglycol-, and naturally-induced water stress on photosynthetic products, photosynthetic rates, and CO_2 compensation points in C4 plants. *Z. Pflanzenphysiologie* 83, 11-24
- KHAN, A. A. (1981): Effect of leaf position and plant age on translocation of $^{14}\text{-C}$ assimilates in onion. *J. Agric. Sci. Camb.* 96, 451-455
- KHAN, A. A., SAGAR, G. R. (1967): Translocation in tomato: The distribution of the products of photosynthesis of the leaves of a tomato plant during the phase of fruit production. *Hort. Res.* 7, 61-69
- KHAN, A. A., SAGAR, G. R. (1969): Changing patterns of distribution of the products of photosynthesis in the tomato plant with respect to time and the age of leaf. *Ann. Bot.* 33, 763-779
- KHAN, A. A., ASIF, M. I. (1981): Studies on the translocation of $^{14}\text{-C}$ labelled photosynthates in onions. *J. Hort. Sci.* 56, 113-116
- KING, R. W., WARDLAW, J. F., EVANS, L. T. (1967): Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. *Planta* 77, 261-276
- KLUGE, M. (1977): Regulation of carbon dioxide fixation in plants. 155-175. In: *Integration of Activity in the Higher Plant. Symp. Soc. Exp. Biol.*, Cambridge University Press, Cambridge
- KOBLET, W. (1969): Wanderung von Assimilaten in Rebtrieben und Einfluß der Blattfläche auf Ertrag und Qualität der Trauben. *Die Wein-Wissenschaft* 24, 277-319
- KRIEDEMANN, P. E. (1968): An effect of kinetin on the translocation of $^{14}\text{-C}$ labelled photosynthate in citrus. *Aust. J. Biol. Sci.* 21, 569-571

- KRIEDEMANN, P. E., SWARD, R. J., DOWNTON, W. J. S. (1976): Vine response to carbon dioxide enrichment during heat therapy. *Aust. J. Plant Physiol.* 3, 605-618
- KUCEY, R. M. N., PAUL, E. A. (1982): Carbon flow, photosynthesis, and N-2 fixation in mycorrhizal and nodulated faba beans (*Vicia faba* L.). *Soil Biol. Biochem.* 14, 407-412
- KUIPER, P. J. C. (1968): Lipids in grape roots in relation to chloride transport. *Plant Physiol.* 43, 1367-1371
- KURSANOW, A. L. (1961): Der Transport organischer Stoffe in den Pflanzen. *Endeavour* 20, 19-25
- KURSANOW, A. L. (1963): Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. *Advanc. Bot. Res.* 1, 209-278
- LAMBERS, H., SIMPSON, R. J., BEILHARZ, V. C., DALLING, M. J. (1982): Translocation and utilization of carbon in wheat (*Triticum aestivum*). *Physiol. Plant.* 56, 18-22
- LAPINA, L. P., BIKMUKHAMEDOVA, S. A. (1972): Effect of isoosmotic concentrations of sodium sulphate and chloride on daily course of photosynthesis and respiration in maize leaves. *Fiziol. Rast.* 19, 792-797
- LARSON, P. R., ISEBRANDS, J. G., DICKSON, R. E. (1980): Sink to source transition of *Populus* leaves. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 93, 79-90
- LÄUCHLI, A., WIENEKE, J. (1979): Studies on growth and distribution of Na⁺, K⁺, and Cl⁻ in soybean varieties differing in salt tolerance. *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenk.* 142, 3-13
- LAWLOR, D. W. (1979): Effects of water and heat stress on carbon metabolism of plants with C3 and C4 photosynthesis. 303-326. In: *Stress Physiology in Crop Plants*. Eds.: MUSSELL, H., STAPLES, R. C., Verlag J. Wiley and Sons, New York.
- LAWLOR, D. W., MAHON, J. D., FOCK, H. (1977): An assimilation chamber for rapid leaf sampling and a gas switching system for control of 12-CO2 and 14-CO2 supply. *Photosynthetica* 11, 322-326
- LENZ, F. (1974): Fruit effects on formation and distribution of photosynthetic assimilates. *Proc. Internat. Hortic. Congr., Warszawa* 19, 155-166
- LENZ, F. (1977): Einfluß der Frucht auf Photosynthese und Atmung. *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenk.* 140, 51-61
- LENZ, F. (1978): Fruit effects on photosynthesis, light- and dark-respiration. 271-281. In: *Photosynthesis and Plant Development*, Ed.: MARCELLE, R. Verlag Dr. W. Junk, The Netherlands
- LEPP, N. W., PEEL, A. J. (1970): Some effects of IAA and kinetin upon the movement of sugars in the phloem of willow. *Planta* 90, 230-235
- LESSANI, H., MARSCHNER, H. (1978): Relation between salt tolerance and long-distance transport of sodium and chloride in various crop species. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 27-37

- LEVITT, J. (1972): Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York
- LIESER, K. H. (1969): Einführung in die Kernchemie. Kernchemie in Einzeldarstellungen. Band 1. Verlag Chemie, Weinheim/Bergstr.
- LIN, Z. F., EHLERINGER, J. (1982): Effects of leaf age on photosynthesis and water use efficiency of papaya. *Photosynthetica* 16, 514-519
- LIVNE, A., LEVIN, N. (1967): Tissue respiration and mitochondrial oxidative phosphorylation of NaCl-treated pea seedlings. *Plant Physiol.* 42, 407-414
- LOVELL, P. H., OO, H. T., SAGAR, G. R. (1972): An investigation into the rate and control of assimilate movement from leaves in *Pisum sativum*. *J. Exp. Bot.* 23, 255-266
- LUPTON, F. G. (1966): Translocation of photosynthetic assimilates in wheat. *Ann. appl. Biol.* 57, 355-364
- LUDWIG, L. J., CANVIN, D. T. (1971): An open gas-exchange system for the simultaneous measurement of the CO₂ and 14-CO₂ fluxes from leaves. *Can. J. Bot.* 49, 1299-1313
- LUSH, W. M., EVANS, L. T. (1974): Translocation of photosynthetic assimilate from grass leaves, as influenced by environment and species. *Aust. J. Plant Physiol.* 1, 417-431
- LÜTTGE, U., CRAM, W. J., LATIES, G. G. (1971): The relationship of salt stimulated respiration to localized ion transport in carrot tissue. *Z. Pflanzenphysiol.* 64, 418-426
- LÜTTGE, U., HIGINBOTHAM, N. (1979): Transport in Plants. Springer Verlag, New York
- MAAS, E. V., NIEMANN, R. H. (1978): Physiology of plant tolerance to salinity. 277-299. In: Crop Tolerance to Suboptimal Land Conditions. ASA, CSSA, SSSA, Madison, USA
- MAC ROBBIE, E. A. C. (1975): Activated mass flow. Surface flow. 585-600. In: Phloem Transport Ed.: ARONOFF, S. Plenum Press, New York, London
- MADSEN, E. (1971): Cytological changes due to the effect of carbon dioxide concentration on the accumulation of starch in chloroplasts of tomato leaves. Det Kongelige Veterinar-Landbohøjskole. København. Yearbook. 191-194
- MAGISTAD, O. C., AYERS, A. D., WADLEIGH, C. H., GAUCH, H. G. (1943): Effect of salt concentration, kind of salt, and climate on plant growth in sand cultures. *Plant Physiol.* 18, 151-166
- MAGNUSON, C. E., FARES, Y., GOESCHL, J. D., NELSON, C. E., STRAIN, B. R., JAEGER, C. H., BILPUCH, E. G. (1982): An integrated tracer kinetics system for studying carbon uptake and allocation in plants using continuously produced 11-CO₂. *Radiat. Environ. Biophys.* 21, 51-65

- MALLOTT, P. G., DAVY, A. J., JEFFERIES, R. L., HUTTON, M. J. (1975): Carbon dioxide exchange in leaves of *Spartina anglica* Hubbard. *Oecologia* 20, 351-358
- MARSCHNER, H., KYLIN, A., KUIPER, P. J. C. (1981 a): Differences in salt tolerance of three sugar beet genotypes. *Physiol. Plant.* 51, 234-238
- MARSCHNER, H., KUIPER, P. J. C., KYLIN, A. (1981 b): Genotypic differences in the response of sugar beet plants to replacement of potassium by sodium. *Physiol. Plant.* 51, 239-244
- MARSHALL, C., WARDLAW, I. F. (1973): A comparative study of the distribution and speed of movement of ¹⁴C assimilates and foliar-applied ³²P labelled phosphate in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* 26, 1-13
- MAUNEY, J. R., FRY, K. E., GUINN, G. (1978): Relationship of photosynthetic rate to growth and fruiting of cotton, soybean, sorghum and sunflower. *Crop Sci.* 18, 259-263
- MAUNEY, J. R., GUINN, G., FRY, K. E., HESKETH, J. D. (1979): Correlation of photosynthetic carbon dioxide uptake and carbohydrate accumulation in cotton, soybean, sunflower and sorghum. *Photosynthetica* 13, 260-266
- MAWSON, B. T., COLMAN, B. (1983): The inhibition of photosynthesis and photorespiration in isolated mesophyll cells of *Phaseolus* and *Lycopersicon* by reduced osmotic potentials. *Physiol. Plant* 57, 21-27
- MC PHERSON, H. G., BOYER, J. S. (1977): Regulation of grain yield by photosynthesis in maize subjected to a water deficiency. *Agron. J.* 69, 714-718
- MC WILLIAM, J. R. (1968): The nature of the perennial response in mediterranean grasses. II. Senescence, summer dormancy, and survival in *Phalaris*. *Aust. J. Agric. Res.* 19, 397-409
- MEIRI, A., HOFFMAN, G. J., SHANNON, M. C., POSS, J. A. (1982): Salt tolerance of two muskmelon cultivars under two radiation levels. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107, 1168-1172
- MENGEL, K. (1979): Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York
- MENGEL, K., HAEDER, H. E. (1977): Effect of potassium supply on the rate of phloem sap exudation and the composition of phloem sap of *Ricinus communis*. *Plant Physiol.* 59, 282-284
- MEYER, R. F., BOYER, J. S. (1972): Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls. *Planta* 108, 77-87
- MEYER, R. F., BOYER, J. S. (1981): Osmoregulation, solute distribution, and growth in soybean seedlings having low water potentials. *Planta* 151, 482-489
- MILBURN, J. A. (1975): Possible mechanisms of phloem transport pressure flow. 328-353. In: Transport in Plants. Encyclopedia of Plant Physiology 1, Eds.: ZIMMERMANN, M. H., MILBURN, J. A. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York

- MINCHIN, P. E. H., TROUGHTON, J. H., (1980): Quantitative interpretation of phloem translocation data. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 191-215
- MINCHIN, P. E. H., LANG, A., THORPE, M. R. (1983): Dynamics of cold induced inhibition of phloem transport. *J. Exp. Bot.* 34, 156-162
- MONDAL, M. H., BRUN, W. A., BRENNER, M. L. (1978): Effects of sink removal on photosynthesis and senescence in leaves of soybean (*Glycine max* L.) plants. *Plant Physiol.* 61, 394-397
- MONTEITH, J. L., GREGORY, P. J., MARSHALL, B., ONG, C. K., SAFFELL, R. A., SQUIRE, G. R. (1981): Physical measurements in crop physiology. I. Growth and gas exchange. *Expl. Agric.* 17, 113-126
- MOORBY, J. (1977): Integration and regulation of translocation within the whole plant. 425-454. In: *Integration of Activity in the Higher Plant. Symp. Soc. Exp. Biol.* 31, Cambridge University Press, Cambridge
- MOORBY, J., JARMAN, P. D. (1975): The use of compartmental analysis in the study of the movement of carbon through leaves. *Planta* 122, 155-168
- MOORBY, J., EBERT, M., EVANS, N. T. S. (1963): The translocation of ¹¹-C labelled photosynthate in the soybean. *J. Exp. Bot.* 14, 210-220
- MOORBY, J., TROUGHTON, J. H., CURRIE, B. G. (1974): Investigations of carbon transport in plants II. The effects of light and darkness and sink activity on translocation. *J. Exp. Bot.* 25, 937-944
- MOORBY, J., MUNNS, R., WALCOTT, J. (1975): Effect of water deficit on photosynthesis and tuber metabolism in potatoes. *Aust. J. Plant Physiol.* 2, 323-333
- MOR, Y., HALEVY, A. H. (1979): Translocation of ¹⁴-C assimilates in roses. I. The effect of the age of the shoot and the location of the source leaf. *Physiol. Plant.* 45, 177-182
- MOR, Y., HALEVY, A. H. (1980): Promotion of sink activity of developing rose shoots by light. *Plant Physiol.* 66, 990-995
- MOR, Y., HALEVY, A. H., PORATH, D. (1980): Characterization of the light reaction in promoting the mobilizing ability of rose shoot tips. *Plant Physiol.* 66, 996-1000
- MORISON, J. I. L., GIFFORD, R. M. (1983): Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. *Plant Physiol.* 71, 789-796
- MORTIMER, D. C. (1959): Some short-term effects of increased carbon dioxide concentration on photosynthetic assimilation in leaves. *Can. J. Bot.* 37, 1191-1201
- MORTIMER, D. C. (1965): Translocation of the products of photosynthesis in sugar beet petioles. *Can. J. Bot.* 43, 269-280

- MULLIGAN, D. R., PATRICK, J. W. (1979): Gibberellic-acid promoted transport of assimilates in stems of *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* 145, 233-238
- MULLINS, M. G. (1970): Hormone-directed transport of assimilates in decapitated internodes of *Phaseolus vulgaris* L. *Ann.Bot.* 34, 897-909
- MUNNS, R., PEARSON, C. J. (1974): Effect of water deficit on translocation of carbohydrate in *Solanum tuberosum*. *Aust. J. Plant Physiol.* 1, 529-537
- MUNNS, R., WEIR, R. (1981): Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Aust. J. Plant Physiol.* 8, 93-105
- MUNNS, R., BRADY, C. J., BARLOW, E. W. R. (1979): Solute accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 6, 379-389
- NAFZIGER, E. D., KOLLER, H. R. (1976): Influence of leaf starch concentration on CO₂ assimilation in soybean. *Plant Physiol.* 57, 560-563
- NEALES, T. F., INCOLL, L. D. (1968): The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: A review of the hypothesis. *Bot. Rev.* 34, 107-125
- NELSON, C. D. (1963): Effect of climate on the distribution and translocation of assimilates. 149-174. In: *Environm. Control of Plant Growth*. Ed.: EVANS, L. T., Academic Press, New York
- NELSON, C. D., GORHAM, P. R. (1957): Uptake and translocation of 14-C labelled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings. *Can. J. Bot.* 35, 339-347
- NELSON, C. D., PERKINS, H. J., GORHAM, P. R. (1958): Note on a rapid translocation of photosynthetically assimilated 14-C out of the primary leaf of the young soybean plant. *Can. J. Biochem. Physiol.* 36, 1277-1279
- NELSON, C. D., PERKINS, H. J., GORHAM, P. R. (1959): Evidence for different kinds of concurrent translocation of photosynthetically assimilated 14-C in the soybean. *Can. J. Bot.* 37, 1181-1189
- NELSON, C. D., CLAUSS, H., MORTIMER, D. C., GORHAM, P. R. (1961): Selective translocation of products of photosynthesis in soybean. *Plant Physiol.* 36, 581-588
- NELSON, C. E., FARES, Y., GOESCHL, J. D., MAGNUSON, C. E., JAEGER, C. H., STRAIN, B. R., BILPUCH, E. G. (1983): A system for dynamic analysis in biological systems with carbon-11. *IEEE Transactions on Nuclear Science*. NS-30, 1801-1804
- NIEMAN, R. H. (1962): Some effects of sodium chloride on growth, photosynthesis and respiration of twelve crop plants. *Bot. Gaz.* 123, 279-285

- NIEMAN, R. H., POULSEN, L. L. (1967): Interactive effects of salinity and atmospheric humidity on the growth of bean and cotton plants. *Bot. Gaz.* 128, 69-73
- NIEMAN, R. H., CLARK, R. A. (1976): Interactive effects of salinity and phosphorus nutrition on the concentrations of phosphate and phosphate esters in mature photosynthesizing corn leaves. *Plant Physiol.* 57, 157-161
- NIGHTINGALE, G. T., FARNHAM, R. B. (1936): Effects of nutrient concentration on anatomy, metabolism, and bud abscission of sweet pea. *Bot. Gaz.* 97, 477-517
- NILWIK, H. J. M., TEN BÖHMER, H. (1981): An improved closed system for continuous measurement of photosynthesis, respiration and transpiration. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, 81, 1-9
- NIMBALKAR, J. D., JOSHI, G. V. (1976): Effect of salt stress on photosynthesis in sugarcane var. Co.740. *Biovigyanam* 2, 137-144
- NOLAN, S. L., ASHE, T. H., LINDSTROM, R. S., MARTENS, D. C. (1982): Effect of sodium chloride levels on four foliage plants grown at two light levels. *Hort. Sci.* 17, 815-817
- NONNEN, S. (1980): Assimilateverbrauch der Wurzeln verschiedener Pflanzenarten in Nährlösung unter dem Einfluß variierter Wachstumsbedingungen. *Diss., Bonn*
- NUKAYA, A., MASUI, M., ISHIDA, A. (1981): Relationships between salt tolerance of green soybeans and calcium sulfate applications in sand culture. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 50, 326-331
- NUKAYA, A., MASUI, M., ISHIDA, A. (1982 a): Salt tolerance of green soybeans as affected by various salinities in sand culture. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 50, 487-496
- NUKAYA, A., MASUI, M., ISHIDA, A. (1982 b): Salt tolerance of green soybeans as affected by various salinities in soil culture. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 51, 62-69
- OAKS, A. (1966): Transport of amino acids to the maize root. *Plant Physiol.* 41, 173-180
- OBERHOFER, M. (1962): Strahlenschutzpraxis. Teil II. Messtechnik. Verlag Karl Thiemig KG, München
- OBERLÄNDER, H. E., ROTH, K. (1968): Der Betrieb einer Wachstumskammer zur Markierung von Pflanzen mit ^{14}C . *Atompraxis* 14, 288-293
- OERTLI, J. J. (1976): The states of water in the plant. Theoretical consideration. 19-31. In: *Water and Plant Life. Ecological Studies.* 19, Springer Verlag, Berlin, New York
- OJIMA, M., FUKUI, J., WATANABE, I. (1965): Studies on the seed production of soybean. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 33, 437-442
- PALFI, G., JUHASZ, J. (1970): Increase of the free proline level in water deficient leaves as a reaction to saline or cold root media. *Acta Agron. Acad. Scient. Hung.* 19, 79-88

- PALTA, J. A. (1983): Photosynthesis, transpiration, and leaf diffusive conductance of the cassava leaf in response to water stress. *Can. J. Bot.* 61, 373-376
- PAMMENTER, N. W. (1983): The effect of salinity on leaf water relations and chemical composition in the sub-antarctic tussock grass *Poa cookii* Hook F. *New Phytol.* 94, 585-594
- PARKER, M. B., GASCHO, G. J., GAINES, T. P. (1983): Chloride toxicity of soybeans grown on atlantic coast flatwoods soils. *Agron. J.* 75, 439-443
- PARTON, W. J., SINGH, J. S., COLEMAN, D. C. (1978): A model of production and turnover of roots in shortgrass prairie. *J. Appl. Ecol.* 47, 515-542
- PASSERA, C., ALBUZIO, A. (1978): Effect of salinity on photosynthesis and photorespiration of two wheat species. *Can. J. Bot.* 56, 121-126
- PASTERNAK, D., TWERSKY, M., DE MALACH, Y. (1979): Salt resistance in agricultural crops. 127-142. In: *Stress Physiology in Crop Plants*. Eds.: MUSSELL, H., STAPLES, R. C. Verlag J. Wiley and Sons, New York
- PATE, J. S. (1973): Uptake, assimilation and transport of nitrogen compounds by plants. *Soil Biol. Biochem.* 5, 109-119
- PATE, J. S., HERRIDGE, D. F. (1978): Partitioning and utilization of net photosynthate in a nodulated annual legume. *J. Exp. Bot.* 29, 401-412
- PATIL, P. K., PATIL, V. K. (1983): Effect of soil salinity levels on growth and chemical composition of *Syzygium cumini* L. *J. Hort. Sci.* 58, 141-145
- PATRICK, J. W. (1979): An assessment of auxin-promoted transport in decapitated stems and whole shoots of *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* 146, 107-112
- PATRICK, J. W., WAREING, P. F. (1973): Auxin- promoted transport of metabolites in stems of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Exp. Bot.* 24, 1158-1171
- PATRICK, J. W., WAREING, P. F. (1976): Auxin- promoted transport of metabolites in stems of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Exp. Bot.* 27, 969-982
- PEARSON, C. J. (1974): Daily changes in carbon-dioxide exchange and photosynthate translocation of leaves of *Vicia faba*. *Planta* 119, 59-70
- PEEL, A. J. (1974): *Transport of Nutrients in Plant*. Verlag Butterworths London
- PEEL, A. J., WEATHERLEY, P. E. (1963): Studies in sieve-tube exudation through aphid mouth parts. The effect of pressure gradients in the wood and metabolic inhibitors. *Ann. Bot.* 27, 197-211

- PEET, M. M., KRAMER, P. J. (1980): Effects of decreasing source/sink ratio in soybeans on photosynthesis, photorespiration, transpiration and yield. *Plant, Cell and Environment* 3, 201-206
- PENNING DE VRIES, F. W. T. (1975): The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* 39, 77-92
- PERKINS, H. J., NELSON, C. D., GORHAM, P. R. (1959): A tissue-autoradiographic study of the translocation of 14-C labelled sugars in the stems of young soybean plants. *Can. J. Bot.* 37, 871-877
- PHILLIPS, D. V., SMITH, A. E. (1974): Soluble carbohydrates in soybean. *Can. J. Bot.* 52, 2447-2452
- PICKARD, W. F., MINCHIN, P. E. H., TROUGHTON, J. H. (1978 a): Transient inhibition of translocation in *Ipomoea alba* L. by small temperature reductions. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 127-130
- PICKARD, W. F., MINCHIN, P. E. H., TROUGHTON, J. H. (1978 b): Real time studies of carbon-11 translocation in moonflower. I. The effects of cold blocks. *J. Exp. Bot.* 29, 993-1001
- PICKARD, W. F., MINCHIN, P. E. H., TROUGHTON, J. H., (1978 c): Real time studies of carbon-11 translocation in moonflower. II. The effects of metabolic and photosynthetic activity and of water stress. *J. Exp. Bot.* 29, 1003-1009
- PICKARD, W. F., MINCHIN, P. E. H., TROUGHTON, J. H. (1979): Real time studies of carbon-11 translocation in moonflower. III. Further experiments on the effects of a nitrogen atmosphere, waterstress, and chilling; and a qualitative theory of stem translocation. *J. Exp. Bot.* 30, 307-318
- PLAUT, Z. (1971): The effect of external stress on photosynthetic-carbon reduction enzymes and on CO₂ fixation of isolated spinach chloroplasts. *Proc. 2nd Int. Congr. on Photosynthesis Res.*, June 24-29 1971, Stresa, Italy, 1981-1987
- PLAUT, Z., REINHOLD, L. (1965): The effect of water stress on 14-C sucrose transport in bean plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 18, 1143-1155
- POLJAKOFF-MAYBER, A., GALE, J. (1975): *Plants in Saline Environments. Ecological Studies*, 15, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- PRASAD, S. V., RAO, G. G., RAO, G. R. (1980): Studies on salt tolerance of ragi (*Eleusine coracana* Gaertn.) I. Germination and free proline accumulation. *Proc. Indian Acad. Sci.* 89, 481-484
- RAINS, D. W., (1972): Salt transport by plants in relation to salinity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 367-388
- RAPER, C. D., PEEDIN, G. F. (1978): Photosynthetic rate during steady-state growth as influenced by carbon-dioxide concentration. *Bot. Gaz.* 139, 147-149

- RATHERT, G. (1982 a): Influence of extreme K:Na ratios and high substrate salinity on plant metabolism of crops differing in salt tolerance. VI. Mineral distribution variability among different salt tolerant cotton varieties. *J. Plant Nutr.* 5, 183-193
- RATHERT, G. (1982 b): Influence of extreme K:Na ratios and high substrate salinity on plant metabolism of crops differing in salt tolerance. VII. Relations between carbohydrates and degradative enzymes in salt tolerant and salt sensitive cotton genotypes during initial salinity stress. *J. Plant Nutr.* 5, 1401-1413
- RATHERT, G., DOERING, H.-W. (1983): Influence of extreme K:Na ratios and high substrate salinity on plant metabolism of crops differing in salt tolerance. VIII. Ion-specific salinity effects on carbohydrates and degradative enzymes of two soybean varieties. *J. Plant Nutr.* 6, 583-595
- RATHERT, G., DOERING, H.-W., WITT, J. (1981): Influence of extreme K:Na ratios and high substrate salinity on plant metabolism of crops differing in salt tolerance. III. K/Na effects on the carbohydrate pattern of bushbean and sugarbeet plants in response to the salt tolerance of the species. *J. Plant Nutr.* 4, 131-141
- RAWSON, H. M., BEGG, J. E., WOODWARD, R. G. (1977): The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta* 134, 5-10
- REID, C. P. P. (1974): Assimilation, distribution and root exudation of ^{14}C by Ponderosa pine seedlings under induced water stress. *Plant Physiol.* 54, 44-49
- RICHTER, G. (1982): Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. Thieme Verlag, Stuttgart, New York
- RIEZLER, W., KOPITZKI, K. (1963): Kernphysikalisches Praktikum. B. G. Teubner Verlag, Stuttgart.
- RINGEL, B. (1981): Messung von Tagesgängen der Photosynthese und Transpiration an Blättern der Kartoffel unter kontrollierten Bedingungen von Licht, Temperatur, CO_2 -Konzentration der Luft und Bodenfeuchte. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenkd.*, Berlin 25, 611-619
- ROBERTS, B. R. (1964): Effects of water stress on the translocation of photosynthetically assimilated carbon-14 in yellow poplar. 273-288. In: *The Formation of Wood in Forest Trees*. Ed.: ZIMMERMANN, M. H., Academic Press, New York
- ROBINSON, M., HARAV, I., HALEVY, A. H. (1980): Distribution of assimilates from various source leaves during the development of *Gladiolus grandiflorus*. *Ann. Bot.* 45, 113-122
- ROBINSON, M., HALEVY, A. H., GALILI, D., PLAUT, Z. (1983): Distribution of assimilates in *Gladiolus grandiflorus* as affected by water deficit. *Ann. Bot.* 51, 461-468

- ROEB, G. W., WIENEKE, J., FÜHR, F. (1982): Auswirkungen hoher NaCl-Konzentration im Nährmedium auf die Transpiration, den Abscisinsäure-, Cytokinin- und Prolingehalt zweier Sojabohnensorten. *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenk.* 145, 103-116
- ROSEN, A., TAL, M. (1981): Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: Responses of naked protoplasts isolated from leaves of *Lycopersicon esc.* and *L. per.* to NaCl and proline. *Z. Pflanzenphysiol.* 102, 91-94
- ROSENBERG, N. J. (1981): The increasing CO₂ concentration in the atmosphere and its implication on agricultural productivity. *Climatic Change* 3, 265-279
- ROSS, S. M., TYREE, M. T. (1980): A reanalysis of the kinetics of ¹⁴C photosynthate translocation in morning glory vines. *Ann. Bot.* 46, 727-738
- ROSSIELLO, R. O. P., FERNANDES, M. S., FLORES, J. P. O. (1981): Effects of water stress on the accumulation of soluble carbohydrates and growth patterns of corn. *Pesq. agropec. bras., Brasilia* 16, 561-566
- RUSH, D. W., EPSTEIN, E. (1976): Genotypic responses to salinity. Differences between salt-sensitive and salt-tolerant genotypes of the tomato. *Plant Physiol.* 57, 162-166
- RUSSELL, W. J., JOHNSON, D. R. (1975): Translocation patterns in soybeans exposed to ¹⁴-CO₂ at four different time periods of the day. *Crop Sci.* 15, 75-77
- SANCHEZ, R. A., HALL, A. J., TRAPANI, N., COHEN DE HUNAU, R. (1983): Effects of water stress on the chlorophyll content, nitrogen level and photosynthesis of leaves of two maize genotypes. 35-47. In: *Photosynthesis Res.* 4, The Hague: Nijhoff, M., Junk, W. (Publ.)
- SANCHEZ-DIAZ, M., APARICIO-TEJO, P., GONZALEZ-MURUA, C., PENA, J. I. (1982): The effect of NaCl salinity and water stress with polyethylene glycol on nitrogen fixation, stomatal response and transpiration of *Medicago sativa*, *Trifolium repens* and *Trifolium brachycalycinum* (subclover). *Physiol. Plant.* 54, 361-366
- SANDERS, T. H., ASHLEY, D. A., BROWN, R. H. (1977): Effects of partial defoliation on petiole phloem area, photosynthesis and ¹⁴-C translocation in developing soybean leaves. *Crop Sci.* 17, 548-550
- SAUERBECK, D. (1960): Zur Markierung von Pflanzen mit ¹⁴-CO₂. *Atompraxis* 6, 221-225
- SAUERMAN, P. F. (1961): Kleiner Leitfaden für Strahlenschutzlehrgänge der KFA Jülich. Teil IIa, Hrsg.: ROSE, E.
- SAWADA, S., MIYACHI, S. (1974): Effect of growth temperature on photosynthetic carbon metabolism in green plants. I. Photosynthetic activities of various plants acclimatized to varied temperatures. *Plant Cell Physiol.* 15, 111-120

- SCHLEIFF, U. (1982): unveröffentlichtes Manuskript, DFG-Schwerpunktprogramm, Bayreuth
- SCHRADER, L. E., HOUSLEY, T. L., SERVAITES, J. C. (1980): Amine acid loading and transport in phloem. 101-109. In: World Soybean Research Conference II. Proceedings. Ed.: CORBIN, F. T., Westview Press, Boulder Colorado
- SCHULZE, W. (1971): Radiochemie Sammlung Göschen Band 4005 ,Verlag W. De Gruyter, Berlin ,New York
- SCHULZE, E.-D., HALL, A. E., LANGE, O. L., WALZ, H. (1982): A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchanges of leaves under natural conditions. *Oecologia* 53, 141-145
- SCHUMACHER, T. E., SMUCKER, A. J. M. (1984): Carbon transport and root respiration responses of *Phaseolus vulgaris* genotypes to localized anoxia. unveröffentlichtes Manuskript, Michigan State Univers. Dept. Crop Soil Sci., East Lansing Mi 48824, USA
- SCHWARZ, M., GALE, J. (1981): Maintenance respiration and carbon balance of plants at low levels of sodium chloride salinity. *J. Exp. Bot.* 32, 933-941
- SERVAITES, J. C., GEIGER, D. R. (1974): Effects of light intensity and oxygen on photosynthesis and translocation in sugar beet. *Plant Physiol.* 54, 575-578
- SETTER, T. L., BRUN, W. A., BRENNER, M. L. (1979): Source-sink interactions in soybeans. I. A possible role of ABA. *Suppl. Plant Physiol.* 63, 43
- SHARP, R. E., DAVIES, W. J. (1979): Solute regulation and growth by roots and shoots of water stressed maize plants. *Planta* 147, 43-49
- SHEIKHOLESHAM, S. N., CURRIER, H. B. (1977 a): Phloem pressure differences and ¹⁴C assimilate translocation in *Ecballium elaterium*. *Plant Physiol.* 59, 376-380
- SHEIKHOLESHAM, S. N., CURRIER, H. B. (1977 b): Effect of water stress on turgor differences and ¹⁴C assimilate movement in phloem of *Ecballium elaterium*. *Plant Physiol.* 59, 381-383
- SHEKHAR, V. C., IRITANI, W. M. (1979): Influence of moisture stress during growth on ¹⁴CO₂ fixation and translocation in *Solanum tuberosum* L. *Amer. Potato J.* 56, 307-311
- SHIROYA, M., LISTER, G. R., NELSON, C. D., KROTKOV, G. (1961): Translocation of ¹⁴C in tobacco at different stages of development following assimilation of ¹⁴CO₂ by a single leaf. *Can J. Bot.* 39, 855-864
- SHONE, M. G. T., FLOOD, A. V. (1982): Osmotic adjustment of nodal root tips of barley in response to water stress. 57-58. In: Agricultural Research Council Letcombe Laboratory. Annual Report 1981, Wantage Oxfordshire

- SILVIUS, J. E., JOHNSON, R. R., PETERS, D. B. (1977): Effect of water stress on carbon assimilation and distribution in soybean plants at different stages of development. *Crop Sci.* 17, 713-716
- SILVIUS, J. E., KREMER, D. F., LEE, D. R. (1978): Carbon assimilation and translocation in soybean leaves at different stages of development. *Plant Physiol.* 62, 54-58
- SILVIUS, J. E., CHATTERTON, N. J., KREMER, D. F. (1979): Photosynthate partitioning in soybean leaves at two irradiance levels. *Plant Physiol.* 64, 872-875
- SINGH, B. B., GUPTA, D. P. (1983): Proline accumulation and relative water content in soya bean (*Glycine max*) varieties under water stress. *Ann. Bot.* 52, 109-110
- SINGH, M. K., SASAHARA, T. (1981): Photosynthesis and transpiration in rice as influenced by soil moisture and air humidity. *Ann. Bot.* 48, 513-517
- SINGH, D. P., TURNER, N. C., RAWSON, H. M. (1982): Effects of radiation, temperature and humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of oilseed rape. *Biologia Plantarum (Praha)*, 24 130-135
- SIONIT, N., STRAIN, B. R., HELLMERS, H. (1981 a): Effects of different concentrations of atmospheric CO₂ on growth and yield components of wheat. *J. agric. Sci. Camb.* 79, 335-339
- SIONIT, N., STRAIN, B. R., HELLMERS, H., KRAMER, P. J. (1981 b): Effects of atmospheric CO₂ concentration and water stress on water relations of wheat. *Bot. Gaz.* 142, 191-196
- SMITH, H. (1982): Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 33, 482-518
- SMITH, D., DOBRENZ, A. K., SCHONHORST, M. H. (1981): Response of alfalfa seedling plants to high levels of chloride salts. *J. Plant Nutr.* 4, 143-154
- SMITH, J. A. C., MILBURN, J. A. (1980): Water stress and phloem loading. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 93, 269-280
- SOVONICK, S. A., GEIGER, D. R., FELLOWS, R. J. (1974): Evidence for active phloem loading in the minor veins of sugar beet. *Plant Physiol.* 54, 886-891
- SPANNER, D. C. (1975): Electroosmotic flow. 301-327. In: *Transport in Plants. Encyclopedia of Plant Physiology* 1, Eds.: ZIMMERMANN, M. H., MILBURN, J. A., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- SPANNER, D. C., JONES, R. L. (1970): The sieve tube wall and its relation to translocation. *Planta* 92, 64-72
- STEWART, G. R., LARHER, F. (1980): Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress. 609-635. In: *Biochemistry of Plants*. 5, Eds.: STUMPF, P. R., CONN, E. E., Academic Press, London

- STÖCKLIN, G. (1969): Chemie heißer Atome. Hrsg.: FOERST, W., GRÜNEWALD, H., Verlag Chemie, Weinheim/Bergstr.
- STOREY, R., WYN JONES, R. G. (1975): Betaine and choline levels in plants and their relationship to NaCl stress. *Plant Sci. Letters*, 4, 161-168
- STOREY, R., WYN JONES, R. G. (1978): Salt stress and the comparative physiology of the gramineae. III. Effect of salinity upon ion relations and glycinebetaine and proline levels in *Spartina X townsendii*. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 831-838
- STOY, V. (1973) : Assimilatbildung und -verteilung als Komponenten der Ertragsbildung beim Getreide. *Angew. Botanik* 47, 17-26
- STRACK, Z., KARWOWSKA, R., KRASZEWSKA, E. (1975): The effect of several stress conditions and growth regulators on photosynthesis and translocation of assimilates in the bean plant. *Acta. Soc. Bot. Poloniae, Warszawa* 44, 567-588
- SUNG, F. J. M., KRIEG, D. R. (1979): Relative sensitivity of photosynthetic assimilation and translocation of 14-carbon to water stress. *Plant Physiol.* 64, 852-856
- SWANSON, C. A., HODDINOTT, J., SIG, J. W. (1976): The effect of selected sink leaf parameters on translocation rates. 347-356. In: *Transport and Transfer Processes in Plants*. Eds.: WARDLAW, I. F., PASSIOURA, J. B., Academic Press, New York
- SWIETLIK, D., KORCAK, R. F., FAUST, M. (1983): Stomatal and non-stomatal inhibition of photosynthesis in water stressed apple seedlings. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108, 54-58
- TAL, M. (1971): Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: Responses of *Lycopersicon esculentum*, *L. peruvianum*, and *L. esculentum minor* to sodium chloride solution. *Aust. J. agric. Res.* 22, 631-638
- TAN, C. S., BUTTERY, B. R. (1982): Response of stomatal conductance, transpiration, photosynthesis, and leaf water potential in peach seedlings to different watering regimes. *Hort. Sci.* 17, 222-223
- THAINE, R., OVENDEN, S. L., TURNER, J. S. (1959): Translocation of labelled assimilates in the soybean. *Aust. J. Biol. Sci.* 12, 349-372
- THOMPSON, R. G., FENSOM, D. S., ANDERSON, R. R., DROUIN, R., LEIPER, W. (1979): Translocation of 11-C from leaves of *Helianthus*, *Heracleum*, *Nymphoides*, *Ipomoea*, *Tropaeolum*, *Zea*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Picea*, and *Pinus*: Comparative shapes and some fine structure profiles. *Can. J. Bot.* 57, 845-863
- THORNE, J. H., KOLLER, H. R. (1974): Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistances, translocation and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiol.* 54, 201-207
- THORPE, M. R., LANG, A. (1983): Control of import and export of photosynthate in leaves. *J. Exp. Bot.* 34, 231-239

- THORPE, M. R., LANG, A., MINCHIN, P. E. H. (1983): Short term interactions between flows of photosynthate. *J. Exp. Bot.* 34, 10-19
- THROWER, S. L. (1962): Translocation of labelled assimilates in the soybean. II. The pattern of translocation in the intact and defoliated plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 15, 629-649
- THROWER, S. L. (1965): Translocation of labelled assimilates in the soybean. IV. Some effects of low temperature on translocation. *Aust. J. Biol. Sci.* 18, 449-461
- THROWER, S. L. (1967): The pattern of translocation during leaf ageing. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 21, 483-506
- THROWER, S. L., THROWER, L. B. (1980): Translocation into mature leaves - the pathway of assimilate movement. *New Phytol.* 86, 145-154
- TIETZ, A., LUDEWIG, M., DINGKUHN, M., DÖRFFLING, K. (1981): Effect of abscisic acid on the transport of assimilates in barley. *Planta* 152, 557-561
- TOWNSEND, A. M. (1980): Response of selected tree species to sodium chloride. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105, 878-883
- TRIP, P. (1969): Sugar transport in conducting elements of sugar beet leaves. *Plant Physiol.* 44, 717-725
- TROUGHTON, J. H. (1975): Light level and the mean speed of translocation in *Zea mays* leaves. 373-385. In: *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*. Ed.: MARCELLE, R., The Hague: Dr. W. Junk (Publ.)
- TROUGHTON, J. H., MOORBY, J., CURRIE, B. G. (1974 a): Investigations of carbon transport in plants I. The use of carbon-11 to estimate various parameters of the translocation process. *J. Exp. Bot.* 25, 684-694
- TROUGHTON, J. H., CHANG, F. H., CURRIE, B. G. (1974 b): Estimates of a mean speed of translocation in leaves of *Oryza sativa* L. *Plant Sci. Letters* 3, 49-54
- TROUGHTON, J. H., CURRIE, B. G., CHANG, F. H. (1977): Relations between light level, sucrose concentration, and translocation of carbon-11 in *Zea mays* leaves. *Plant Physiol.* 59, 808-820
- TURNER, N. C., BEGG, J. E. (1978): Responses of pasture plants to water deficits. 50-66. In: *Plant Relations in Pastures. International Symposium on the Plant Relations in Pastures*. Brisbane, Australia, 1976
- TURNER, N. C., BEGG, J. E., TONNET, M. L. (1978): Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomata close. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 597-608
- UPMEIER, D. J., KOLLER, H. R. (1973): Diurnal trends in net photosynthetic rate and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiol.* 51, 871-874

- VAN DIE, J. (1975): The use of phloem exudates from several representations of the Agavaceae and Palmae. 427-446. In: Phloem Transport. Ed.: ARONOFF, S. Plenum Press, New York, London 427-446
- VAN HOLSTEIJN, H. M. C. (1979): A closed system for measurement of photosynthesis, respiration and CO₂-compensation points. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 79, 1-14
- VAPAAVUORI, E. M., VALANNE, N. K. S. (1982): Activities of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase-oxygenase in Salix sp. during water stress. Photosynthetica 16, 1-6
- VERNON, L. P., ARONOFF, S. (1952): Metabolism of soybean leaves. IV. Translocation from soybean leaves. Arch. Biochem. Biophys. 36, 383-398
- VREUGDENHIL, D. (1983): Absciscic acid inhibits phloem loading of sucrose. Physiol. Plant 57, 463-467
- WADLEIGH, C. H., GAUCH, H. G. (1942): Assimilation in bean plants of nitrogen from saline solutions. Amer. Soc. Hort. Sci. Proc. 41, 360-364
- WADLEIGH, C. H., AYERS, A. D. (1945): Growth and biochemical composition of bean plants as conditioned by soil moisture tension and salt concentration. Plant Physiol. 20, 106-132
- WAGENET, R. J., CAMPBELL, W. F., BAMATRAF, A. M., TURNER, D. L. (1980): Salinity, irrigation frequency, and fertilization effects on barley growth. Agron. J. 72, 969-974
- WAINWRIGHT (1980): Plants in relation to salinity. 221-261. In: Advances in Botanical Research. 8, Ed.: WOOLHOUSE, S. J., Academic Press, London, New York
- WALKER, M. A., DUMBROFF, D. B. (1981): Effects of salt stress on absciscic acid and cytokinin levels in tomato. Z. Pflanzenphysiol. 101, 461-470
- WALKER, R. R., KRIEDEMANN, P. E., MAGGS, D. H. (1979): Growth, leaf physiology and fruit development in salt-stressed guavas. Aust. J. Agric. Res. 30, 477-488
- WALKER, R. R., TÖRÖKFALVY, E., STEELE SCOTT, N., KRIEDEMANN, P. E. (1981): An analysis of photosynthetic response to salt treatment in Vitis vinifera. Aust. J. Plant Physiol. 8, 359-374
- WALKER, R. R., TÖRÖKFALVY, E., DOWNTON, W. J. S. (1982): Photosynthetic responses of the citrus varieties Rangpur Lime and Etrog Citron to salt treatment. Aust. J. Plant Physiol. 9, 783-790
- WARDLAW, I. F. (1965): The velocity and pattern of assimilate translocation in wheat plants during grain development. Aust. J. Biol. Sci. 18, 269-281
- WARDLAW, I. F. (1967): The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth I. Effect during grain development in wheat. Aust. J. Biol. Sci. 20, 25-39

- WARDLAW, I. F. (1968): The control and pattern of movement of carbohydrates in plants. *Bot. Rev.* 34, 79-105
- WARDLAW, I. F. (1969): The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. II. Effect during leaf development in *Lolium temulentum* L. *Aust. J. Biol. Sci.* 22, 1-16
- WARDLAW, I. F. (1971): The early stages of grain development in wheat: Response to water stress in a single variety. *Aust. J. Biol. Sci.* 24, 1047-1055
- WARDLAW, I. F. (1974): Phloem transport: Physical, chemical or impossible. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25, 515-539
- WARDLAW, I. F. (1976 a): Assimilate partitioning: Cause and effect. 381-391. In: *Transport and Transfer Processes in Plants*. Eds.: WARDLAW, I. F., PASSIOURA, J. B., Academic Press, New York
- WARDLAW, I. F. (1976 b): Assimilate movement in *Lolium* and *Sorghum* leaves. I. Irradiance effects on photosynthesis, export and the distribution of assimilates. *Aust. J. Plant Physiol.*, 3, 377-387
- WARDLAW, I. F. (1982): Assimilate movement in *Lolium* and *Sorghum* leaves. III. Carbon dioxide concentration effects on the metabolism and translocation of photosynthate. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 705-713
- WARDLAW, I. F., MARSHALL, C. (1976): Assimilate movement in *Lolium* and *Sorghum* leaves. II. Irradiance effects on the products of photosynthesis. *Aust. J. Plant Physiol.*, 3, 389-400
- WARDLAW, I. F., MONCUR, L. (1976): Source, sink and hormonal control of translocation in wheat. *Planta* 128, 93-100
- WAREING, P. F., KHALIFA, M. M., TREHARNE, K. J., (1968): Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. *Nature* 220, 453-457
- WAREMBOURG, F. R., PAUL, E. A. (1977): Seasonal transfers of assimilated ¹⁴C in grassland: Plant production and turnover, soil and plant respiration. *Soil Biol. Biochem.* 9, 295-301
- WATSON, B. T., WARDLAW, I. F. (1981): Metabolism and export of ¹⁴C labelled photosynthate from water-stressed leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 8, 143-153
- WEATHERLEY, P. E. (1975): Some aspects of the Münch hypothesis. 535-555. In: *Phloem Transport*. Ed.: ARONOFF, S., Plenum Press, New York, London
- WEATHERLY, P. E., PEEL, A. J., HILLS, G. P. (1959): The physiology of the sieve tube. Preliminary experiments using aphid mouth parts. *J. Exp. Bot.* 10, 1-16
- WEBB, J. A. (1967): Translocation of sugars in *Cucurbita melopepo*. IV. Effects of temperature change. *Plant Physiol.* 42, 881-885

- WEBB, J. A., GORHAM, P. R. (1964): Translocation of photosynthetically assimilated ^{14}C in straight-necked squash. *Plant Physiol.* 39, 663-672
- WEBER, A. (1979): Möglichkeiten und Grenzen der Kunststoffe. *VDI-Z.* 121, 168-175
- WEIMBERG, R., LERNER, H. R., POLJAKOFF-MAYBER, A. (1982): A relationship between potassium and proline accumulation in salt-stressed *Sorghum bicolor*. *Physiol. Plant.* 55, 5-10
- WEINREICH, R., RITZL, F., FEINENDEGEN, L. E., SCHNIPPERING, H. G., STÖCKLIN, G. (1975): Fixation, retention and exhalation of carrier-free ^{11}C labelled carbon monoxide by man. *Rad. and Environm. Biophys.* 12, 271-280
- WHIPPS, J. M., LYNCH, J. M. (1982): Studies of root exudation of wheat and barley grown in an atmosphere containing $^{14}\text{CO}_2$. 34-35. In: Agricultural Research Council Letcombe Laboratory. Annual Report 1982, Wantage, Oxfordshire
- WIEBE, H. H., WIHRHEIM, S. E. (1962): The influence of internal moisture stress on translocation. *Radioisotopes in Soil-Plant Nutrition Studies. Proc. Symp. Intern. At. Eng. Ag.*, Vienna, 279-288
- WIEDENROTH, E., POSKUTA, J. (1981): The influence of oxygen deficiency in roots on CO_2 exchange rates of shoots and distribution of ^{14}C photoassimilates of wheat seedlings. *Z. Pflanzenphysiol.* 103, 459-467
- WIENEKE, J., LÄUCHLI, A. (1979): Short-term studies on the uptake and transport of Cl^- by soybean cultivars differing in salt tolerance. *Z. Pflanzenernaehr. u. Bodenkd.* 142, 799-814
- WIENEKE, J., LÄUCHLI, A. (1980): Effects of salt stress on distribution of Na^+ and some other cations in two soybean varieties differing in salt tolerance. *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenkd.* 143, 55-67
- WIGNARAJAH, K., BAKER, N. R. (1981): Salt induced responses of chloroplast activities in species of differing salt tolerance. Photosynthetic electron transport in *Aster tripolium* and *Pisum sativum*. *Physiol. Plant* 51, 387-393
- WILKINS, M. B. (1969): Translocation of nutrients. 383-417. In: *Physiology of Plant Growth and Development*. Ed.: ZIMMERMANN, N.
- WILLIAMS, E. J., DALE, J. E., MOORBY, J., SCOBIE, J. (1979): Variation in translocation during the photoperiod: Experiments feedings $^{11}\text{CO}_2$ to sunflower. *J. Exp. Bot.* 30, 727-738
- WINTER, E., LÄUCHLI, A. (1982): Salt tolerance of *Trifolium alexandrinum* L. I. Comparison of the salt response of *T. alexandrinum* and *T. pratense*. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 221-226
- WOODWARD, R. G. (1976): Photosynthesis and expansion of leaves of soybean grown in two environments. *Photosynthetica* 10, 274-279

- WOODWARD, R. G., RAWSON, H. M. (1976): Photosynthesis and transpiration in dicotyledonous plants. II. Expanding and senescing leaves of soybean. Aust. J. Plant Physiol. 3, 257-267
- WOODWARD, R. G., BEGG, J. E. (1976): The effect of atmospheric humidity on the yield and quality of soya bean. Aust. J. Agric. Res. 27, 501-508
- YAMAUCHI, M., YAMADA, Y. (1980): Effect of CO₂ concentration on photorespiration, sucrose synthesis and carbon transport in C-3 and C-4 plants. Soil Sci. Plant Nutr. 26, 191-204
- YEO, A. R. (1981): Salt tolerance in the halophyte Suaeda maritima L. Dum.: Intracellular compartmentation of ions. J. Exp. Bot. 32, 487-497
- YOUNG, J. H., EVERT, R. F., ESCHRICH, W. (1973): On the volume-flow mechanism of phloem transport. Planta 113, 355-366
- ZIEGLER, H. (1963): Der Ferntransport organischer Stoffe in den Pflanzen. Naturwissenschaften. 50, 177-186
- ZIEGLER, H. (1971): Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschritte der Botanik, 33, 63-83
- ZIEGLER, H. (1975): Nature of transported substances. 59-100. In: Transport in Plants. Encyclopedia of Plant Physiology 1, Eds.: ZIMMERMANN, M. H., MILBURN, J. A. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York

Meinem verehrten Doktorvater, Herrn Prof. Dr. F. Führ
danke ich für die Überlassung des Themas und die
jederzeit gewährte, uneingeschränkte Unterstützung
bei dieser Arbeit. In gleicher Weise möchte ich
Herrn Dr. J. Wieneke für fruchtbare Gespräche
und kritische Hinweise bei der Durchführung
der Arbeit danken.

Herrn Prof. Dr. G. Stöcklin und seinen Mitarbeitern,
Institut für Chemie der Kernforschungsanlage
Jülich GmbH, danke ich für die Bereitstellung
des $^{11}\text{CO}_2$, wodurch erst die Durchführung
dieser Arbeit möglich wurde.

Besonderen Dank schulde ich auch Herrn H.-J. Reuter für
dessen Beratung und Hilfsbereitschaft bei Entwicklung
und Bau der Markierungsapparatur. Bei den Herren
Dipl. Phys. H.J. Probst, K. Krafft und W. Utecht,
Institut für Kernphysik und Institut für Chemie
der Kernforschungsanlage Jülich GmbH, möchte
ich mich für ihre Hilfe und die Überlassung
eines Meßplatzes bedanken. Herrn Dr. J. Warnusz,
Dipl. Math. W. Meyer und Frl. B. Hintz bin
ich für die Unterstützung bei der statistischen
Analyse der Ergebnisse zu Dank verpflichtet.
Außerdem gilt mein Dank Herrn J. Klaes für die
Erstellung der zur Auswertung nötigen Software
und Frl. I. Vekens für das sorgfältige
Schreiben des Manuskripts.

