

Department für Pflanzenwissenschaften

Lehrstuhl für Gemüsebau

**Untersuchungen zu verschiedenen Belüftungssystemen:
Wirkung auf die O₂-Dynamik im Boden
und das Wachstum von Gemüsepflanzen**

Susanne M. Walter

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines

Doktors der Agrarwissenschaften

genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr.agr. habil Kurt-Jürgen Hülsbergen
Prüfer der Dissertation: 1. Univ.-Prof. Dr.agr. Wilfried H. Schnitzler
2. Univ.-Prof. Dr.rer.hort., Dr.rer.hort.habil. Joachim Meyer

Die Dissertation wurde am 27.7.05 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 29.11.05 angenommen.

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis.....	5
Tabellenverzeichnis.....	8
Abkürzungsverzeichnis	8
1. EINLEITUNG	9
2. LITERATURÜBERSICHT: STAND DES WISSENS.....	11
2.1 Abläufe im Boden.....	11
2.1.1 Bodenluft.....	11
2.1.2 Bodenleben und die Bedeutung des Sauerstoffs	12
2.2 Ursachen für Sauerstoffmangel im Boden.....	13
2.3 Abläufe bei Sauerstoffmangel im Boden.....	15
2.4 Reaktionen von Pflanzen auf Sauerstoffmangel	18
2.5 Adaptionen und Toleranzen von Pflanzen auf Sauerstoffmangel.....	20
2.5.1 Morphologische und physiologische Adaptionen.....	21
2.5.2 Metabolische Adaptionen	22
2.6 Boden- und Substratbelüftung als pflanzenbauliche Kulturmaßnahme.....	26
2.6.1 Versuche zur Bodenbelüftung im Gartenbau	26
2.6.2 Chemische Belüftung mit Peroxiden	26
2.6.2.1 Natürliches Vorkommen von H ₂ O ₂	27
2.6.2.2 H ₂ O ₂ im Boden.....	29
2.7 Messmethodik zur Erfassung des Belüftungsstatus des Bodens.....	30
2.7.1 Indirekte Messmethoden	30
2.7.2 Sauerstoffmessmethoden	31
3. ZIELSTELLUNG	35
4. MATERIAL UND METHODEN	36
4.1 Sauerstoffmessmethodik.....	36
4.2 Einfluss von organischer Masse und Bepflanzung auf den O₂-Gehalt im Substrat	39
4.2.1 Versuch 1: Abnahme des O ₂ -Gehaltes in verschiedenen Substraten.....	39
4.2.2 Versuch 2: Abnahme des O ₂ -Gehaltes bei Bepflanzung	39
4.3 Screening verschiedener Gemüsearten auf Empfindlichkeit gegen O₂-Mangel	39
4.4 Ermittlung eines staunässe-anfälligen Substrates.....	40

4.5 Verträglichkeit und optimale Applikation von H₂O₂.....	41
4.5.1 Handhabung und Berechnung von H ₂ O ₂	41
4.5.2 Darstellung der Sauerstoffmesswerte.....	41
4.5.3 Verträglichkeit und optimale Applikation von H ₂ O ₂ 2002	43
4.5.4 Verträglichkeit und optimale Applikation von H ₂ O ₂ 2003	44
4.6 Auswirkungen verschiedener Belüftungsmethoden auf Boden und Pflanze.....	44
4.6.1 Versuchsvarianten	45
4.6.2 Anzucht und Kulturführung	47
4.6.3 Versuchsaufbau	47
4.6.4 Bewässerung.....	48
4.6.5 Messung der Saugspannung im Substrat.....	49
4.6.6 Berechnung H ₂ O ₂	49
4.6.7 Düngung und Pflanzenschutz.....	50
4.6.8 Klimaführung	51
4.6.9 Sauerstoffmessungen.....	51
4.6.10 Gaswechsellmessung.....	51
4.6.11 Chlorophyllfluoreszenz	51
4.6.12 Ertragsfassung	52
4.6.13 Wurzelbonitur.....	52
4.6.14 Statistische Auswertung	53
4.7 Verträglichkeit von H₂O₂ in einem hydroponischen System	53
4.7.1 Sauerstofffreisetzung von H ₂ O ₂	54
4.7.2 Verträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösung	54
4.7.2.1 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Zucchini.....	55
4.7.2.2 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Gurken.....	56
4.7.2.3 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Paprika.....	56
4.7.2.4 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Bohnen.....	56
4.7.2.5 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Chinakohl	56
5. ERGEBNISSE	57
5.1 Einfluss von organischer Masse und Bepflanzung auf den O₂-Gehalt.....	57
5.1.1 Versuch 1: Verlauf des O ₂ -Gehaltes in unterschiedlichen Substraten	57
5.1.2 Versuch 2: Verlauf des O ₂ -Gehaltes in Abhängigkeit von Bepflanzung.....	59
5.2 Screening verschiedener Gemüsearten auf Empfindlichkeit gegen O₂-Mangel.....	60
5.3 Ermittlung eines staunässe-anfälligen Substrates.....	63
5.4 Verträglichkeit und optimale Applikation von H₂O₂.....	64
5.4.1 Effizienz von H ₂ O ₂	64
5.4.2 Verträglichkeit und optimale Applikation von H ₂ O ₂ 2002	64
5.4.3 Verträglichkeit und optimale Applikation von H ₂ O ₂ 2003	68
5.5 Auswirkungen verschiedener Belüftungsmethoden auf Boden und Pflanze.....	71
5.5.1 Wasserverbrauch	71
5.5.2 Saugspannung im Substrat	72
5.5.3 Applikation von H ₂ O ₂	73
5.5.4 Sauerstoffverläufe	73
5.5.5 Gaswechsellmessungen.....	78
5.5.6 Chlorophyllfluoreszenz	79

5.5.7 Fruchtertrag	79
5.5.8 Wurzelbonitur	80
5.6 Verträglichkeit von H₂O₂ in einem hydroponischen System	81
5.6.1 Sauerstofffreisetzung aus H ₂ O ₂	81
5.6.2 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Zucchini.....	81
5.6.3 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Gurken.....	84
5.6.4 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Paprika.....	87
5.6.5 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Bohnen	90
5.6.6 Pflanzenverträglichkeit von H ₂ O ₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Chinakohl	93
6. DISKUSSION.....	96
6.1 Einfluss von organischer Masse und Bepflanzung auf den O₂-Gehalt	96
6.1.1 Einfluss organischer Masse auf den Sauerstoffgehalt im Boden.....	96
6.1.2 Einfluss von Bepflanzung auf den Sauerstoffgehalt im Boden	97
6.2 Empfindlichkeit verschiedener Gemüsearten auf O₂-Mangel.....	101
6.3 Verträglichkeit und optimale Applikation von H₂O₂	109
6.4 Auswirkungen verschiedener Belüftungsmethoden auf Boden und Pflanze.....	111
6.5 Effizienz von H₂O₂- und Druckluftbelüftung in einem hydroponischen System	125
6.6 Alternative Möglichkeiten zur Minimierung von Sauerstoffmangelschäden	128
7. SCHLUSSFOLGERUNGEN	131
8. ZUSAMMENFASSUNG	134
9. SUMMARY	137
10. LITERATUR.....	140
11. ANHANG.....	161

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Modell der Sauerstoffabnahme im Wurzelraum eines geschlossenen Systems	15
Abb. 2: Übersicht über die wichtigsten Abläufe im Boden bei Sauerstoffmangel und die daraus folgenden Abläufe in der Pflanzenwurzel und im Spross	25
Abb. 3: Eigenschaften des O ₂ -spezifischen Luminophors	36
Abb. 4: Lumineszenz-Abklingzeit (a) und Phasenwinkel (b) zwischen einem Referenzsignal und Messsignalen einer Optode	37
Abb. 5: Planaroptode mit schützender Stahlhülse	38
Abb. 6: Variabilität des O ₂ -Verlaufs aus den Versuchen 7 bis 9	42
Abb. 7: Vorratsbehälter für H ₂ O ₂ (Variante H1 und H2), AirJector Fa. Mazzei (Variante A), USA	46
Abb. 8: Aufbau der Rinnen für Versuch 7 bis 9	47
Abb. 9: Aufbau der Rinnen für Versuch 7, Querschnitt	48
Abb. 10: Aufbau der Rinnen für Versuche 8 und 9, Querschnitt.....	48
Abb. 11: Vier Sauerstoffverläufe in geflutetem Quarzsand, Messtiefe ca. 10 cm (Versuch 1)....	57
Abb. 12: Sechs Sauerstoffverläufe in Quarzsand/Oberboden 1:1 während Flutung und Drainage. Messtiefe ca. 10 cm (Versuch 1).....	58
Abb. 13: Sauerstoffverlauf in Unterboden, Unterboden + 20 % Kompost und Unterboden + 40 % Kompost während Flutung und Drainage. Messtiefe ca. 10 cm (Versuch 1)	58
Abb. 14: Sauerstoffverlauf in Unterboden + 40 % Kompost, bepflanzt mit Chinakohl. Messtiefe ca. 10 cm. (Versuch 2)	59
Abb. 15: Abfall des Sauerstoffgehalts in unterschiedlichen Substraten in den ersten 12 Stunden	60
Abb. 16: Reihenfolge des Welkens in Versuch 3 in Stunden nach Flutung	60
Abb. 17: Tomaten (A), Bohnen (B), Spinat (C), Blumenkohl (D), Chinakohl (E), Gurken (F) und Zucchini (G) nach 3 Tagen Flutung mit anschließender Drainage für 3 Tage im Vergleich zur ungefluteten Kontrolle	62
Abb. 18: Adventivwurzelbildung bei Tomaten (links) und Gurken (rechts, Versuch 3).....	63
Abb. 19: Einfluss eines Bewässerungsgangs in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten auf den Verlauf des Sauerstoffgehalts in 5 cm Tiefe (Versuch 5).....	65
Abb. 20: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H ₂ O ₂ -Belüftung von 0,4, 4, 8 mM und der unbelüfteten Kontrolle in 5 cm Tiefe (Versuch 5).....	65
Abb. 21: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H ₂ O ₂ -Belüftung von 0,4, 4, 8 mM und der unbelüfteten Kontrolle in 10 cm Tiefe (Versuch 5).....	66
Abb. 22: Wurzelsysteme von Tomaten nach 4 Wochen Belüftung mit verschiedenen H ₂ O ₂ –Konzentrationen in der Nährlösung: 0,4, 4 und 8 mM, sowie die unbelüftete Kontrolle (Versuch 5).....	67
Abb. 23: Substratoberflächen nach 4 Wochen Behandlung mit unterschiedlichen H ₂ O ₂ –Konzentrationen: 0,4, 4 und 8 mM, sowie der unbelüfteten Kontrolle (Versuch 5)	68
Abb. 24: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H ₂ O ₂ -Belüftung von 0,4, 0,8 und 4 mM sowie der unbelüfteten Kontrolle in 5 cm Tiefe (Versuch 6).....	69
Abb. 25: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H ₂ O ₂ -Belüftung von 0,4, 0,8 und 4 mM sowie der unbelüfteten Kontrolle in 10 cm Tiefe (Versuch 6).....	69
Abb. 26: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H ₂ O ₂ -Belüftung von 0,4, 0,8 und 4 mM sowie der unbelüfteten Kontrolle in 15 cm Tiefe (Versuch 6).....	70

Abb. 27: Wasserverbrauch in L pro Pflanze und Tag der Versuche 7 bis 9	72
Abb. 28: Repräsentative Tagesverläufe der Saugspannung in 10 cm Tiefe in den Versuchen 8 und 9	72
Abb. 29: Einfluss verschiedener Belüftungsbehandlungen auf den O ₂ -Gehalt (%) im Substrat im Tagesverlauf in 5, 10, und 15 cm unterhalb der Tropfstelle (Versuch 7)	74
Abb. 30: Einfluss verschiedener Belüftungsbehandlungen auf den O ₂ -Gehalt (%) im Substrat im Tagesverlauf in 5, 10, und 15 cm unterhalb der Tropfstelle (Versuch 8)	76
Abb. 31: Einfluss verschiedener Belüftungsbehandlungen auf den O ₂ -Gehalt (%) im Substrat im Tagesverlauf in 5, 10, und 15 cm unterhalb der Tropfstelle (Versuch 9)	77
Abb. 32: Gaswechsellmessungen in Versuchen 7 und 8	78
Abb. 33: Einfluss der Belüftungsbehandlungen auf die Parameter F ₀ und F _v /F _m der Chlorophyllfluoreszenz in den Versuchen 7, 8 und 9	79
Abb. 34: Fruchtertrag (kg/m ²) in den Versuchen 7 bis 9	80
Abb. 35: Bonitur des Durchwurzelungsgrades in den Versuchen 7 bis 9	80
Abb. 36: Einfluss einer einmaligen H ₂ O ₂ -Gabe auf den Sauerstoffgehalt in einem unbepflanzten Gefäß: Konzentrationen im Gefäß 0, 0,2, 0,4 und 4 mM H ₂ O ₂	81
Abb. 37 (a) – (d): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden auf Zucchini in Nährlösung vor (a) und nach sieben Tagen Behandlung: (b) Belüftung mit Druckluft, (c) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ , (d) unbelüftete Kontrolle (Versuch 10).....	82
Abb. 38 (a) – (d): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden auf Zucchiniwurzeln in Nährlösung vor (a) und nach sieben Tagen Behandlung: (b) Belüftung mit Druckluft, (c) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ , (d) unbelüftete Kontrolle mit starker Adventivwurzelbildung im oberen Teil außerhalb der Nährlösung (Versuch 10).....	83
Abb. 39: Einfluss der H ₂ O ₂ -Belüftung (0,4 mM Sollkonzentration im Gefäß) auf den Sauerstoffgehalt in einem mit vier Zucchini bepflanztem Gefäß (Versuch 10).....	84
Abb. 40 (a) – (d): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Gurken in Nährlösung: (a) Belüftung mit Druckluft, (b) unbelüftete Kontrolle, (c) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ , (d) Nahaufnahme Thripsschadbild vor der Behandlung (Versuch 11)	85
Abb. 41 (a) – (c): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Gurkenwurzeln in Nährlösung: (a) Belüftung mit Druckluft, (b) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ , (c) unbelüftete Kontrolle mit starker Adventivwurzelbildung (Versuch 11).....	86
Abb. 42: Sauerstoffverlauf in % direkt, 3cm und 4 cm unterhalb des Tropfers in einem Nährlösungsgefäß unmittelbar nach der Bewässerung.....	86
Abb. 43: Einfluss der H ₂ O ₂ -Belüftung (0,4 mM Sollkonzentration im Gefäß) auf den Sauerstoffgehalt in einem mit vier Gurken bepflanztem Gefäß (Versuch 11).....	87
Abb. 44 (a) – (d): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Paprika in Nährlösung: (a) Belüftung mit Druckluft, (b) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ , (c) unbelüftete Kontrolle, (d) Adventivwurzelbildung in der unbelüfteten Kontrolle (Versuch 12).....	88
Abb. 45 (a) – (b): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Paprikawurzeln in Nährlösung: (a) Belüftung mit Druckluft, (b) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ (Versuch 12).....	89
Abb. 46: Einfluss verschiedener Belüftungsbehandlungen auf Paprika in Nährlösung (Versuch 12).....	90
Abb. 47: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Bohnen in Nährlösung: (a) unbelüftete Kontrolle, (b) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ , (c) Belüftung mit Druckluft (Versuch 13)	91
Abb. 48: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Bohnenwurzeln in Nährlösung: (a) unbelüftete Kontrolle, (b) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ , (c) Belüftung mit Druckluft (Versuch 13).....	91

Abb. 49: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden auf Sproß- und Wurzelfrischmasse bei Bohnen in [g/Pflanze] nach sieben Tagen Behandlung (Versuch 13).....	92
Abb. 50: Einfluss der H ₂ O ₂ -Belüftung (0,4 mM Sollkonzentration im Gefäß) auf den Sauerstoffgehalt von Bohnen in Nährlösung (Versuch 13).....	93
Abb. 51: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach 12 Tagen Behandlung auf Chinakohl in Nährlösung: (a) unbelüftete Kontrolle, (b) Belüftung mit Druckluft, (c) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ (Versuch 14)	94
Abb. 52: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach 12 Tagen Behandlung auf Chinakohlwurzeln in Nährlösung: (a) unbelüftete Kontrolle, (b) Belüftung mit Druckluft, (c) Belüftung mit 0,4 mM H ₂ O ₂ (Versuch 14).....	94
Abb. 53: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden auf Sproß- [g/Pflanze] und Wurzelfrischmasse [mg/Pflanze] bei Chinakohl nach 12 Tagen Behandlung (Versuch 14)	95
Abb. 54: Sauerstoffverteilung in der Rhizosphäre von <i>Cucurbita pepo</i> L. in ungerührter Nährlösung.....	101
Abb. 55: Einfluss von 24 h Sauerstoffmangel auf das Trockengewicht pro Pflanze von Tomaten in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Flutung	102
Abb. 56: Einfluss der maximal möglichen Bewässerung (26 Bewässerungstermine pro Tag) auf den O ₂ -Gehalt (%) im Substrat im Tagesverlauf in 5 cm Tiefe unterhalb der Tropfstelle (Versuch 9).....	113
Abb. 57: Abbau von H ₂ O ₂ durch in destilliertem Wasser aufgelösten Boden (1:10 m/v)	117
Abb. 58: Bodensauerstoffkonzentrationen (mg O ₂ pro L Boden) in gewachsenem Boden mit (a) kontrollierten Wassergaben und (b) drei Flutungen, gemessen in jeweils 0,125 m, 0,25 m, 0,55 m und 0,85 m	122
Abb. 59: Sauerstoffkonzentration für 18 Tage im Herbst, Winter und Sommer	123

Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	Verwendete Messgeräte und Sensoren für Versuche 1 bis 14.....	38
Tab. 2:	Ausbringungskonzentration und geschätzte Konzentration von H ₂ O ₂ im Substrat für die Varianten I – III aus Versuch 5.....	43
Tab. 3:	Ausbringungskonzentrationen und geschätzte Konzentration von H ₂ O ₂ im Substrat für die Varianten I – III aus Versuch 6.....	44
Tab. 4:	Übersicht über Versuchsparameter der Versuche 7 bis 9.....	46
Tab. 5:	Anzahl Rinnen und Pflanzen pro Behandlung in den Versuchen 7 - 9.....	53
Tab. 6:	Übersicht über Versuchsparameter der Versuche 10 bis 14.....	55
Tab. 7:	Physikalische Parameter der untersuchten Substrate aus Versuch 4.....	64
Tab. 8:	Sprossfrischgewicht (g/Pflanze) und Ausprägung des Durchwurzelungsgrades nach zwei Wochen Behandlung mit unterschiedlichen H ₂ O ₂ -Konzentrationen in der Nährlösung.....	70
Tab. 9:	Wachstums- und Ertragssteigerungen durch Belüftung mit dem AirJector auf Sojabohnen und Baumwollpflanzen, verglichen zu einer bis zur Sättigung bewässerten und unbelüfteten Kontrolle.....	115

Abkürzungsverzeichnis

Tabelle der verwendeten Abkürzungen soweit nicht SI-Einheiten oder chemische Elemente und Verbindungen; alphabetische Reihenfolge

α	Signifikanzniveau
Abb.	Abbildung
ADH	Alkoholdehydrogenase
ADP	Adenosindiphosphat
ANP	anaerobe Polypeptide
ATP	Adenosintriphosphat
COP	critical oxygen pressure (kritischer Sauerstoffpartialdruck)
F0	Grundfluoreszenz
Fv/Fm	maximal mögliche Quantenausbeute des Photosystems II
GABA	γ -Aminobuttersäure
GR	Glutathionreduktase
n	Anzahl der Versuchswiederholungen
NADH	reduziertes Nicotinamid-adenin-dinucleotid
ODR	oxygen diffusion rate (Sauerstoffdiffusionsrate)
SOD	Superoxiddismutase
Tab.	Tabelle

1. Einleitung



Obwohl nicht sichtbar, sind die Wurzeln für das Wachstum von Pflanzen unverzichtbar. Schon 1941 wurde von DURELL festgestellt, dass die Sauerstoffversorgung der Wurzeln sowohl einen direkten Einfluss auf die Wasser- und Nährstoffaufnahme aus der Bodenlösung hat, als auch auf die Wurzelatmung selbst, welche für die kontinuierliche Neubildung von Wurzelgewebe und Wurzelhaaren vonnöten ist. Durch Beeinträchtigung des Wurzelwachstums oder ihrer Funktionen werden unweigerlich auch das Pflanzenwachstum und schließlich der Ertrag in Mitleidenschaft gezogen (MORARD und SILVESTRE 1996).

Im Zuge der Produktionsmaximierung wurden Anbausysteme entwickelt, die das Wurzelsystem reduzierten. Pflanzen werden mitunter über mehrere Monate in sehr wenig bis ohne Substrat kultiviert. Die gesteigerte Produktivität wurde durch eine zunehmende Kontrolle der Pflanzenumwelt erreicht. In der Landwirtschaft war die Kontrolle der Wurzelumgebung der Hauptfokus, im Gartenbau gewannen die Bedingungen sowohl über als auch unter der Bodenoberfläche große Bedeutung (BROUWER 1981).

Ein großer Teil des heute im geschützten Anbau kultivierten Gemüses wird nicht im natürlichen Boden kultiviert, sondern hauptsächlich in Substraten wie Steinwolle und Torfsubstraten (VEEN 1988). Wasser und Nährstoffe werden durch regelmäßiges Tröpfeln von Nährlösung verabreicht. Um Wassermangel und einer Anreicherung von Salzen im Wurzelraum entgegenzuwirken, wird durchschnittlich die doppelte Menge des täglichen Wasserbedarfs bewässert. Aufgrund unterschiedlicher Pflanzengrößen und der technisch bedingten variierenden Wasserverteilung selbst wird dieses Verhältnis von 2:1 oft noch erhöht. Unter diesen nassen Bedingungen wird die Diffusion von Sauerstoff zum Wurzelsystem als der limitierende Faktor der Wurzelatmung, und damit für das Wachstum und die Entwicklung der Pflanze, angesehen (VEEN 1988). Im Gegensatz zum Anbau im Freiland, in welchem durch Niederschläge zeitweilig Sauerstoffmangel entstehen kann, werden Pflanzen in künstlichen Substraten permanent mit suboptimalen Sauerstoffmengen versorgt (VEEN 1988). Auch im hydroponischen Anbau treten Sauerstoffmangelbedingungen auf, da die Wurzeln den in der Nährlösung gelösten Sauerstoff verbrauchen. Daher ist bei diesen Anbausystemen eine gute Belüftung der Nährlösung essentiell.

Zwischen den verschiedenen Pflanzenarten gibt es jedoch beträchtliche Unterschiede bezüglich des Sauerstoffbedarfs und der Empfindlichkeit auf Sauerstoffmangel im Wurzelbereich (CANNON 1923, YU et al. 1969). Die Bedürfnisse einer Art variieren mit der Temperatur des Wurzelmediums, dem Alter, der Besiedlung des Substrats mit Mikroorganismen, dem Feuchtegehalt des Substrats und vielen weiteren Faktoren. Das Unvermögen vieler Pflanzen, Staunässe zu tolerieren, hängt neben dem Sauerstoffmangel mit einer stark erhöhten

Konzentration von CO₂ und pflanzentoxischen Endprodukten der Fermentation zusammen, welche ein unweigerlicher Bestandteil der Anaerobiose sind (VLAMIS und DAVIS 1944).

Obwohl SEELEY schon 1949 statuierte, dass über die tatsächlichen Sauerstoffverhältnisse in Gewächshausböden wenig, und praktisch nichts über die Sauerstoffbedürfnisse der kultivierten Pflanzen bekannt ist, hat sich aufgrund mangelnder geeigneter Messmethodik bis heute nicht viel daran geändert. Bisher ist es nicht möglich, den Ertrag in Bezug zum Belüftungsstatus des Bodens zu setzen. Viele der Probleme überbewässerter Böden können durch die Verabreichung adäquater Sauerstoffmengen in das Bodenwasser unmittelbar nach der Bewässerung überwunden werden (HERR und JARELL 1980). Für den intensiven Anbau unter Glas sind solche Belüftungsmethoden bisher noch kaum untersucht.

2. Literaturübersicht: Stand des Wissens

2.1 Abläufe im Boden

2.1.1 Bodenluft

Das Luftvolumen eines Bodens (bei Feldkapazität) beträgt üblicherweise nicht mehr als 10 – 20 % des Bodenvolumens. Die Bodenatmosphäre ist die Luft in diesen Poren und besteht hauptsächlich aus Stickstoff, Sauerstoff, CO₂ und Wasserdampf (STEPNIEWSKI et al. 1994). Ihre biologische Bedeutung liegt in der Versorgung von Bodenorganismen und Pflanzenwurzeln (RUSSEL und APPLEYARD 1915).

In gut drainierten Böden sind die Grobporen mit Luft gefüllt und mit der Atmosphäre oberhalb des Bodens verbunden. Dadurch kann Sauerstoff mit einer Diffusionsrate von $2,05 \cdot 10^{-2} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (bei 23 °C) schnell bis in und innerhalb des Wurzelraums transportiert werden (ARMSTRONG 1978). ROMELL (1922) kam zu dem Schluss, dass die Sauerstoffkonzentration im Boden hauptsächlich durch Diffusion aufrechterhalten wird und kaum von anderen Faktoren wie Temperatur, Luftdruckschwankungen oder Wind abhängig ist.

In den meisten ungesättigten Böden mit Wurzel- und mikrobieller Atmung verändert sich die Zusammensetzung der Bodenluft mit zunehmender Bodentiefe. Der Sauerstoffgehalt nimmt ab, der CO₂-Gehalt nimmt zu, da Sauerstoff verbraucht wird und CO₂ entsteht. Der Sauerstoffgehalt der Bodenluft schwankt zwischen 21 % in gut belüfteten Böden und 0 % in gefluteten Böden. Ebenso bewegen sich die CO₂-Werte der Bodenatmosphäre von 0,03 % bis zu 20 % (HENDERSON und PATRICK 1982). Doch auch in gut drainierten Böden kann der Sauerstoffgehalt unter 10 % abfallen. Kritische Sauerstoffgehalte können zu jeder Zeit im Boden vorkommen (STOLZY et al. 1961).

RUSSEL und APPLEYARD (1915) beschreiben zwei Atmosphären im Boden: eine als freies Gas in den Grobporen, so sauerstoffreich wie die normale Luft und durch den unmittelbaren Kontakt zu feuchten Bodenpartikeln mit Wasserdampf nahezu oder vollkommen gesättigt, die andere gelöst in den Wasserfilmen um die Oberflächen der Bodenpartikel, fast gänzlich ohne Sauerstoff und hauptsächlich bestehend aus CO₂ und Stickstoff.

Der äußerst geringe Sauerstoffanteil der in diesen Wasserfilmen gelösten Luft zeigt, dass die Verbrauchsrate von Sauerstoff in der Lösung schneller ist als die Rate, mit welcher Sauerstoff aus der Bodenatmosphäre nachgeführt werden kann. Diffusion findet hauptsächlich durch die luftgefüllten Poren statt. Die Gase lösen sich jedoch nur langsam in Wasser, die Diffusionsrate von in Wasser gelöster Luft beträgt lediglich $2,267 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (bei 23 °C, ARMSTRONG 1978). Daher ist Wasser eine sehr effektive Gasbarriere. Für eine optimale Diffusion müssen die luftgefüllten Poren im Boden zusammenhängend sein, vor allem in vertikaler Richtung, da ein Wasserfilm zwischen zwei luftgefüllten Poren den Diffusionsweg blockiert (ROWELL 1994). Die Gasdiffusion wird normalerweise mit zunehmender Bodentiefe vermindert, da die Unterböden

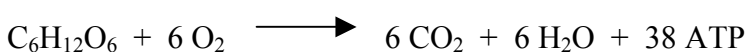
üblicherweise nasser und kompakter sind. Nach starken Regenfällen kann die Gasdiffusion jedoch auch in den Oberflächenhorizonten unterbunden sein. Die Zusammensetzung der Bodenluft ist daher innerhalb eines Bodenprofils und während des Tages sehr variabel (ROWELL 1994).

Die Konzentration von O₂ und CO₂ hängt vom Gleichgewicht zwischen Verbrauch und Angebot im Boden ab. Sogar in einem relativ gleichmäßigen, gut drainiertem Boden variieren diese Faktoren mit Bodentiefe und Zeit (ROWELL 1994). Im Gegensatz zur atmosphärischen Luft ist die Bodenatmosphäre in ihrer Zusammensetzung nicht konstant, sondern ändert sich von Tag zu Tag und auch innerhalb eines Tages zwischen unterschiedlichen Stellen im Boden. ROWELL (1922) erwähnt, dass es innerhalb sehr kleiner bzw. begrenzter Bodenregionen sehr schnell zu Unterschieden und Veränderungen im Sauerstoffgehalt kommen kann. Die exakt gleiche abrupte Veränderung im Sauerstoffgehalt ist auch bei den Ergebnissen von RUSSELL und APPELYARD (1915) erkennbar. Von RUSSEL und APPELYARD (1915) und ROWELL (1994) werden zwei große Schwankungstypen der Bodenluft beschrieben:

1. **Tägliche** Schwankungen, bedingt durch den erhöhten Sauerstoffbedarf der Pflanzenwurzeln tagsüber
2. **Jahreszeitliche** Schwankungen, welche den Verbrauch durch Temperatur und Wasserangebot beeinflussen (ROWELL 1994). Der Sauerstoffgehalt erreicht sein Minimum im Frühjahr und Herbst, sein Maximum im Sommer und Winter und ist stärker von der Temperatur als von der Bodenfeuchte abhängig. Diese zweite Schwankung ist so groß, dass sie die täglichen Fluktuationen verdecken kann (RUSSEL und APPELYARD 1915).

2.1.2 Bodenleben und die Bedeutung des Sauerstoffs

Sauerstoff ist eine essentielle Notwendigkeit für das Leben. Die komplexe Struktur der lebenden Zellen kann nur unter ständigem Energieaufwand aufrechterhalten werden. Die dazu notwendige Energiemenge, die Erhaltungsenergie, dient der Biosynthese notwendiger Substanzen und für Transportprozesse. Diese sind nötig, um Ungleichgewichte aufrecht zu erhalten (z.B. Ionenungleichgewichte an Membranen, Membranpotentiale). Andernfalls würden diese Ungleichgewichte durch Ausgleichsvorgänge (Diffusion) abgebaut werden. Darüber hinaus wird für die Ausführung wichtiger Funktionen die sogenannte Funktionsenergie, bei Pflanzen vor allem Wachstumsenergie benötigt. Erhaltungs- und Wachstumsenergie werden aus dem Abbau organischer Substanzen über die Lichtreaktion der Photosynthese gewonnen. Dieser energiefreisetzende Prozess wird die Dissimilation oder **Atmung** genannt (VEEN 1989, ROWELL 1994):



Die Gewinnung körpereigener organischer Substanzen aus körperfremden Stoffen heißt Assimilation, welche energieverbrauchend ist. Bei Pflanzen ist dieser Vorgang besser als Teil der **Photosynthese** (Dunkelreaktion) bekannt (HEß 1999):



All diese Stoffumsetzungen können nur unter ständigem Stoffaustausch mit der Umgebung erfolgen. Ausgetauscht werden vor allem Wasser, darin gelöste Substanzen (Nährstoffe), sowie Gase (vor allem O₂ und CO₂). Da durch den Stoffwechsel die für alle anderen Lebensfunktionen notwendigen Substanzen und Energiemengen bereitgestellt werden, ist der Stoffwechsel die zentralste Funktion der lebenden Materie.

Von den Wurzelzellen, welche nicht selbst assimilieren, wird deshalb für die Dissimilation kontinuierlich Sauerstoff benötigt. Dieser wird durch den Wasserfluss verabreicht oder kann auch direkt aus der gasförmigen Form aufgenommen werden (VEEN 1989). Sauerstoff kann von den oberirdischen Pflanzengeweben in die Wurzeln diffundieren, die Mengen zur Deckung des Sauerstoffbedarfs sind bei den meisten Landpflanzen allerdings nicht ausreichend (VEEN 1989).

Bodentiere, Pflanzenwurzeln und die Mehrheit der Mikroorganismen verwenden beim Prozess der Atmung zur Energiegewinnung Sauerstoff und setzen CO₂ frei. In diesem Sinne "atmen" Böden, um die biologische Aktivität aufrechtzuerhalten, wobei Sauerstoff in und CO₂ aus dem Boden in die Atmosphäre diffundieren (ROWELL 1994). Der Sauerstoffbedarf der Bodentiere ist im Vergleich zu dem der Pflanzenwurzeln und Bodenmikroorganismen klein. Letzere haben etwa einen gleich großen Bedarf wie die Wurzeln. Die Atmungsrate des Bodens (die Rate des O₂-Verbrauchs) hängt von der Aktivität dieser Organismen ab und wird durch Temperatur, Gehalt an organischer Masse im Boden, Bodenfeuchtegehalt und der Nährstoffversorgung beeinflusst (ROWELL 1994).

2.2 Ursachen für Sauerstoffmangel im Boden

Temporäre oder kontinuierliche Überflutungen sind weltweit verbreitet. Laut PONNAMPERUMA (1972) sind etwa 72 % der Landoberfläche von gefluteten Böden oder Sedimenten bedeckt. Viele Flutungen werden nach exzessiven Niederschlägen durch überfließende Flüsse verursacht. Mit Ausnahme der Antarktis ist davon jeder Kontinent betroffen. Zahlreiche katastrophale Überflutungen sind auch die Folge von Taifunen und Hurricanes. Vernässung und Überschwemmungen sind allerdings nicht nur auf niederschlagsreiche Gebiete begrenzt, da auch saisonale Regenfälle in semiariden Regionen lokale Vernässungen verursachen können (RICKMAN und KLEPPER 1980).

Bei hohen Bodentemperaturen kann Flutungsbewässerung zu einer schnellen Abnahme des Sauerstoffgehalts im Boden, und dadurch zur Schädigung der Kulturpflanzen führen (IOANNOU

et al. 1977, HODGSON 1982). SMITH (1977) schlussfolgerte, dass klimatische Faktoren einen größeren Einfluss auf den Belüftungsstatus eines Bodens haben als Verdichtung oder Bodenbearbeitung.

Gartenbaulich relevanter, weil häufiger auftretend, sind temporäre Sauerstoffmangelbedingungen durch Überbewässerung, Undichtigkeiten von Bewässerungskanälen sowie hohen Grundwasserständen (KOZLOWSKI 1984). DONMAN und HOUSTON schätzten 1967 dass 35 – 50 % des weltweit bewässerten Ackerlandes Drainageprobleme hatte. Manchmal hemmt der Sauerstoffmangel nach der Bewässerung das Pflanzenwachstum, und durch die langsame Erholung wird der Ertrag vermindert oder die Dauer bis zu optimalen Erträgen verlängert (LETEY et al. 1967). Auch durch schweren oder häufigen Maschinenverkehr auf den Anbauflächen werden über Bodenverdichtung und Pflugsohlen Sauerstoffmangelbedingungen begünstigt bzw. erzeugt.

Vernässung und die Ausprägung anaerober Bedingungen im Boden sind normalerweise nicht gleichmäßig (DREW 1983). Das Zentrum der Bodenpartikel kann, abhängig von der Bodentemperatur und ihrem Einfluss auf die Bodenatmungsrate, anaerob sein, auch wenn der Bodenpartikel selbst von gut drainierten Grobporen mit 21 Vol % Sauerstoff umgeben ist (GREENWOOD und BERRY 1962, CURRIE 1969, RADFORD und GREENWOOD 1970). Teilweise oder ganz können Pflanzenwurzeln daher anaeroben Bedingungen ausgesetzt sein, oder schwankenden Sauerstoffkonzentrationen von voll luftgesättigt bis anaerob (DREW 1983). Die ausgesprochene Heterogenität innerhalb eines Bodens spiegelt sich auch in der mikrobiellen Besiedlung: in einem typischen, gefluteten Boden mit einer dünnen aeroben Schicht über einer dicken, anaeroben Zone kommen verschiedene mikrobielle Populationen und Prozesse in unmittelbarer Nähe vor (GAMBRELL et al. 1990).

Oft reichen schon relativ kurze Phasen mit Sauerstoffmangel aus, um die physiologischen Prozesse einer Pflanze negativ zu beeinflussen. Die Auswirkungen von drei Stunden niedrigen Bodensauerstoffgehalts waren noch 24 Stunden danach offensichtlich, nachdem die Pflanzen wieder optimal belüftet waren (STOLZY et al. 1964). Untersuchungen des Wachstums, der Atmungsaktivität und der ATP-Gehalte (BRÄNDLE 1980) belegen, dass die umgebende Sauerstoffkonzentration nur von 21 Vol % auf 15 Vol % fallen muss, um einen stark hemmenden Effekt auf das Wachstum und den Metabolismus auch von flutungstoleranten Arten zu haben (CRAWFORD 1982).

Geflutete Böden sind sauerstoffarm (hypoxisch), oder sogar in den meisten Fällen, sauerstofffrei (anoxisch). Eine Zelle ist hypoxisch, wenn der Sauerstoffpartialdruck die Produktion energiereicher Bindungen (ATP) durch die Mitochondrien limitiert. Wenn die ATP-Produktion durch die oxidative Phosphorylierung im Vergleich zu der aus fermentativen Prozessen vernachlässigbar wird, ist die Zelle anoxisch (PRADET und BOMSEL 1978). BERRY und NORRIS (1949) prägten den Begriff des "critical oxygen pressure" (COP) als die Sauerstoffgrenzkonzentration, bei welcher eine konstante Atmungsrate sich zu vermindern

beginnt. Für die folgenden physiologischen Experimente bedeutet "Anoxia" das vollkommene Fehlen von Sauerstoff, "Hypoxia" beschreibt Bedingungen, in welchen Sauerstoff der limitierende Faktor ist (MORARD und SILVESTRE 1996).

2.3 Abläufe bei Sauerstoffmangel im Boden

Wenn der Boden gesättigt oder Wasser im Überschuss vorhanden ist, wird die Luft aus den Grobporen des Bodens verdrängt. Der einzig verfügbare Sauerstoff ist dann nur noch gelöst in der Bodenlösung. Da der Sauerstoffeintrag durch Diffusion in Wasser unbedeutend ist (GREENWOOD 1961, DREW 1983), kann der Sauerstoffbedarf der Bodenmikroorganismen und der Pflanzenwurzeln nicht mehr schnell genug durch Diffusion allein gedeckt werden (BERGMAN 1920).

Wenn der Porenraum vollständig mit Wasser gefüllt ist, wird der Sauerstoffverbrauch durch chemische und biologische Prozesse weitergehen, solange Sauerstoff verfügbar ist. Der Restsauerstoff wird von Mikroorganismen und Pflanzenwurzeln verbraucht. Die Geschwindigkeit liegt in der Größenordnung von einigen Stunden bis Tagen, abhängig von der Bodentemperatur und den Atmungsraten der Wurzeln und Mikroorganismen. Ist der Sauerstoff im Boden vollständig verbraucht, müssen andere alternative Elektronenakzeptoren für die mikrobielle Atmung und die Wurzelatmung verwendet werden. An diesem Punkt wird der Boden anaerob (GAMBRELL et al. 1990).

Die folgende Abnahmekurve wurde für Winterraps (SILVESTRE 1992), Weizen (BOUSQUÉ 1992), Veilchen (SHAN SEI FAN 1993) und Tomaten und Gurken (SCHAPIRA 1983) ermittelt.

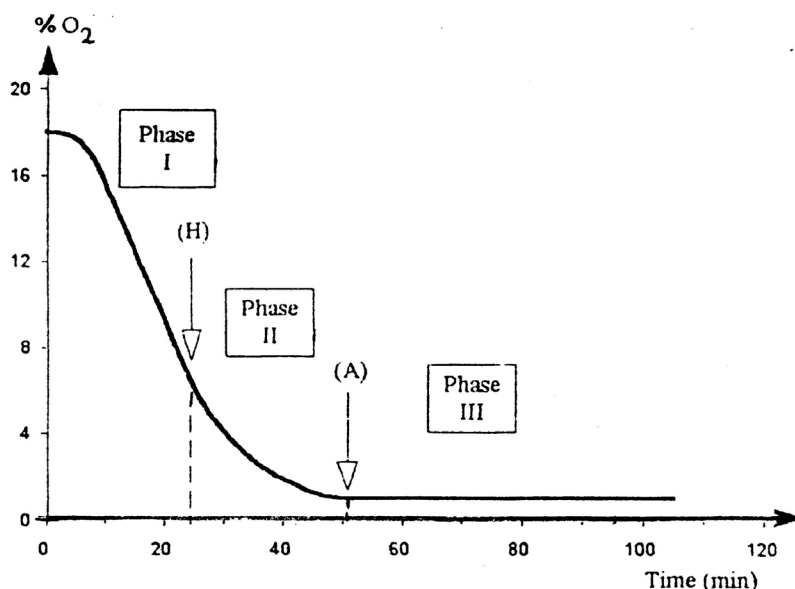


Abb. 1: Modell der Sauerstoffabnahme im Wurzelraum eines geschlossenen Systems (MORARD und SILVESTRE 1996)

Sauerstoffabnahmekurven sind vergleichbar und können in drei Phasen eingeteilt werden (Abb. 1):

Phase I: gleichmäßige und lineare Abnahme der Sauerstoffkonzentration auf 4 – 6 % des Sauerstoffpartialdrucks

Phase II: progressive Neigung der Kurve, welche mit einer zunehmend schwächeren Abnahme einhergeht und

Phase III: eine sich der Abszisse nähernde Asymptote bei ca. 1 % - O₂-Gehalt.

Das oben dargestellte Modell beschreibt auch die unterschiedlichen Atmungsraten:

Phase I: Der Beginn der linearen Abnahme der Sauerstoffkonzentration korrespondiert mit einer konstanten Atmungsrate. Die Bedürfnisse der Bodenmikroorganismen und Wurzelzellen sind gedeckt und Sauerstoff wird nicht als limitierender Faktor angesehen.

Phase II: Die Sauerstoffkonzentration wird ein limitierender Faktor und die Atmungsrate nimmt kontinuierlich ab (Hypoxia).

Phase III: die Sauerstoffkonzentration stabilisiert sich bei etwa 1 % Sauerstoffpartialdruck. Die Atmungsrate nähert sich Null (Anoxia).

In Abb. 1 beschreibt "H" den Beginn der hypoxischen Phase, der auch als der kritische Sauerstoffgehalt erachtet und COP (*critical oxygen pressure*) genannt wird (DREW 1983). "A" (für Anoxia) bezeichnet das vollkommene Fehlen jeglichen Sauerstoffs im gesamten Wurzelraum.

Die rapide Abnahme von Sauerstoff im gefluteten Boden wird von einem Anstieg anderer Gase begleitet, welche durch mikrobielle Atmungsprozesse in großen Mengen gebildet werden. CO₂, Stickstoff, Methan und Wasserstoff reichern sich in gefluteten Böden an. Die Konzentration der Gase variiert mit der Zeit nach der Flutung und ist abhängig vom Boden und anderen Umweltbedingungen, der mikrobiellen Besiedlung und der Art der vorhandenen organischen und anorganischen Energiequellen (PATRICK und MIKKELSEN 1971).

Bei Flutung ändert sich die mikrobielle Population zugunsten von Spezies, welche anaerobe Bedingungen überleben oder bevorzugen. Die aerobe mikrobielle Population eines Bodens, bestehend aus Bakterien, Aktinomyzeten und Pilzen nimmt nach der Flutung ab, während anaerobe Bakterien an Bedeutung gewinnen. Aerobe und fakultativ anaerobe Organismen erreichen 48 h nach Flutung ein Maximum, danach sinkt ihre Zahl sehr schnell. Anaerobe Organismen nehmen bis zu fünf Tage nach der Flutung zahlenmäßig zu, dann nehmen auch sie ab. Diese neue, anaerobe mikrobielle Population kann organische Masse nicht so effektiv abbauen wie die aerobe Population, was langfristig (z.B. in Mooren) zu einem Aufbau von Pflanzenrückständen und letztendlich zu einer Torfschicht führt. Dies zeigt, dass die Ökologie

von Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen alle mit der Bodenbelüftung vernetzt sind (PATRICK und MIKKELSEN 1971, Rowell 1994).

Die mikrobielle Population im Boden benötigt für die Synthese von Biomasse organische Substrate als C-Quelle. Verschiedene organische und anorganische Substrate, abhängig von der mikrobiellen Spezies werden als Energiequelle und Elektronenakzeptor für die Atmung benötigt. Bei der aeroben Atmung werden Elektronen und Protonen von Glukose auf Sauerstoff übertragen, um Wasser zu bilden. Aerobe und fakultativ aereobe Organismen verwenden Sauerstoff, wenn verfügbar, als letzten Elektronenakzeptor in der Atmung und sind daher überwiegend in gut belüfteten Böden aktiv (GAMBRELL et al. 1990). Sauerstoff ist der am häufigsten vorkommende Elektronenakzeptor, und wird in belüfteten als auch in gefluteten Böden von aeroben und fakultativ anaeroben Organismen und auch von den Wurzeln so lange wie vorhanden genutzt. Der Tricarbonsäurezyklus und der oxidative Pentosephosphatzyklus sind bei der aeroben Atmung die zwei am besten etablierten Mechanismen, mit welchen Organismen Nahrungsquellen zu CO₂ und Wasser oxidieren (PATRICK und MIKKELSEN 1971).

Während der Sauerstoffabnahme wird die aerobe Atmung durch die anaerobe Atmung ersetzt. Dieser fermentative Metabolismus sichert das Überleben unter anaeroben Bedingungen (DREW 1983, SAGLIO et al. 1980). Im Gegensatz zur aeroben Atmung werden bei der Glykolyse nur zwei Moleküle ATP, statt der 38 ATP unter aeroben Bedingungen produziert (s. 2.1.2). Dieser Vorgang sichert eine minimale Energiegewinnung, welche allerdings zur Aufrechterhaltung des Zellmetabolismus in höheren Pflanzen nicht ausreichend ist (DREW und LYNCH 1980).

Zur Aufrechterhaltung der Glykolyse müssen zu Sauerstoff alternative Elektronenakzeptoren verwendet werden. Fakultativ aerobe Organismen übertragen die bei der anaeroben Atmung anfallenden Elektronen auf organische oder anorganische Verbindungen, wodurch eine große Vielfalt reduzierter Verbindungen entsteht (ROWELL 1994). Die Reduktion von Bodenkomponenten als mögliche alternative Elektronenakzeptoren statt Sauerstoff erfolgt sequentiell: NO₃, Nitrit und Manganverbindungen werden zuerst reduziert, gefolgt von Eisenverbindungen und schließlich Sulfat (PATRICK und MIKKELSEN 1971). Die Sauerstoffkonzentration beeinflusst direkt den E_H-Wert, und bei Sauerstoffmangel sinkt das Redoxpotential.

Mit abnehmendem Redoxpotential treten essentielle Pflanzennährstoffe in reduzierter Form auf, Schwermetallionen werden reduziert und gehen in Lösung, Sulfat und Kohlendioxid werden zu Sulfid und Methan reduziert. Es werden potentiell toxische Substanzen wie H₂S gebildet (KLUDZE und DELAUNE 1996). Reduzierte Pflanzennährstoffe und Ionen, sowie Abbau- und Ausscheidungsprodukte, z.B. Ethylen und Ethanol, wirken auf die Wurzeln ein (ARMSTRONG und GAYNARD 1976, GAMBRELL et al. 1990, JACKSON et al. 1991). Auch bei der Reduktion von organischer Masse entstehen kurzkettige organische Säuren, die in ihrer undissoziierten Form phytotoxisch wirken (LYNCH 1977). Die Pflanzenwurzeln sind daher bei Vernässung im Boden in doppelter Hinsicht gestresst durch (1) Sauerstoffmangel (Hypoxia) oder –absenz (Anoxia) und (2) veränderte chemisch-physikalische Bodeneigenschaften. Der Stress nimmt mit Abnahme des

Sauerstoffgehaltes und des Redoxpotentials zu (BRÄNDLE 1996). Das Hauptproblem für die in gefluteten Böden lebenden Pflanzenorgane, welches die Atmung limitiert, war und ist jedoch die Diffusion von Sauerstoff in den Boden (PRADET und BOMSEL 1978).

Stickstoff ist üblicherweise der meist limitierte Nährstoff für die landwirtschaftliche und gartenbauliche Produktion, sowohl auf gut durchlüfteten als auch gefluteten Böden. $\text{NH}_4\text{-N}$ ist in anaeroben Böden stabil. NO_3 ist unter oxidierenden Bodenbedingungen stabil, wird jedoch unter reduzierenden Bodenbedingungen durch Denitrifikation schnell zu salpeterhaltigen Oxiden und molekularem Stickstoff reduziert, da Mikroorganismen es als letzten Elektronenakzeptor in der Atmung verwenden (GAMBRELL et al. 1990). Die Denitrifikation ist die bedeutendste biologische Reaktion mit NO_3 im gefluteten Boden. Sie ist der Hauptgrund für Stickstoffverluste in gefluteten oder schlecht belüfteten Böden, in denen fluktuierende aerobe als auch anaerobe Bedingungen auftreten. Denitrifikationsverluste von 50 % oder mehr des verabreichten Stickstoffs sind auf solchen Böden üblich (PATRICK und MIKKELSEN 1971). Doch auch in vermeintlich durchgehend aeroben Böden wird die Denitrifikation als Hauptursache der Stickstoffverluste angesehen (PATRICK und MIKKELSEN 1971).

2.4 Reaktionen von Pflanzen auf Sauerstoffmangel

Die für das aerobe Leben charakteristischen prinzipiellen Metabolismen stammen von Mechanismen ab, die schon existierten, als das Leben noch anaerob war (OPARIN 1968). Das Potential zur Synthese von Enzymen, welche das Funktionieren dieser metabolischen Wege ermöglichen, ist im Genom der meisten lebenden Zellen enthalten. Das vereinfacht wahrscheinlich die Aufrechterhaltung anaerober Metabolismen in den heutigen Pflanzen, welche vorübergehend unter Hypoxia oder Anoxia leiden (PRADET und BOMSEL 1978).

Neben den vorteilhaften Auswirkungen dieser Urgene zur Aufrechterhaltung des anaeroben Stoffwechsels kommt den Lebewesen jedoch auch eine breit gefächerte Diversifikation zugute, um sich an die Auswirkungen von Sauerstoffmangel individuell anpassen zu können. Bei der Regulation der Richtung und Aktivität der verschiedenen metabolischen Abläufe herrscht eine beträchtliche Variabilität zwischen den Lebewesen (DAVIES 1971). Die metabolische Adaption an Hypoxia und Anoxia wurde erst durch eine breite Diversität der Enzymaktivitäten und –synthesen und durch die Entwicklung unterschiedlicher Metabolismen in den verschiedenen Spezies möglich (PRADET und BOMSEL 1978). Die Samen und Wurzeln vieler Pflanzen sind daher in der Lage, in Hypoxia oder Anoxia für begrenzte Zeit zu überleben. Es sollte jedoch erwähnt werden, dass eine Adaption auf Anoxia immer begrenzt ist und nur ein kurzes Überleben ohne den Atmungsmetabolismus erlaubt.

Durch die multizelluläre Organisation der entstehenden Lebewesen wurde es zunehmend schwieriger, alle Zellen mit dem für die aerobe Atmung benötigtem Sauerstoff zu versorgen. Der

Diffusionskoeffizient von Sauerstoff ist in Luft sehr hoch, allerdings sehr niedrig wenn das Gas in Wasser gelöst ist. Konsequenterweise gibt es in den Zellen von Eukaryonten einen Konzentrationsgradienten zwischen der Zellaußenseite und den intrazellularen Orten des Atmungssystems (LONGMUIR 1957, LONGMUIR und BOURKE 1960). In der frühen Evolution (Kambrium) entwickelten die Tiere ein Verteilungssystem (Blutkreislauf), dessen Effizienz noch durch die anschließende Entwicklung von Sauerstoffträgern (Hämoglobin) erhöht wurde. Pflanzen bauten kein solches Verteilungssystem auf, und das Problem der Sauerstoffdiffusion in den Organen höherer Pflanzen war Anlass für viele Studien (PRADET und BOMSEL 1978).

Anhaltende Flutung der Wurzelzone stellt für die meisten Landpflanzen einen schwerwiegenden Stress dar, während andere Pflanzenspezies sich an länger andauernde Staunässebedingungen physiologisch angepasst haben (HOOK und CRAWFORD 1978). Sauerstoffmangel verursacht nicht den sofortigen Wurzeltod. Unter sauerstoffarmen oder -freien Bedingungen überleben Pflanzen in einem "standby" Stadium, indem sie günstigere Sauerstoffbedingungen abwarten. Abhängig von der Spezies kann diese Phase wenige Stunden oder Wochen ohne erkennbare äußerliche Symptome dauern.

Paradoxerweise ist eines der häufigsten Zeichen für überschüssiges Wasser im Wurzelraum die Entstehung eines Wasserdefizits in den Blättern (KRAMER 1951, KRAMER und JACKSON 1954). LIVINGSTON und FREE (1917) waren die ersten, welche als eines der ersten Symptome auf Sauerstoffmangel eine Beeinträchtigung der Wasseraufnahme durch die Wurzeln benannten. Das Welken und der Blattabwurf bei Flutung kann auf einen erhöhten Wurzelwiderstand gegen die Wasseraufnahme zurückgeführt werden (MEES und WEATHERLEY 1957). Die Wasserdurchlässigkeit der Wurzeln gefluteter Pflanzen nimmt sowohl mit hohen CO_2 als auch niedrigen O_2 -Gehalten ab, was zu einer verminderten Wasseraufnahme führt. Der direkt hemmende Effekt hoher CO_2 -Konzentrationen wirkt sehr schnell, Sauerstoffmangel dagegen langsamer (SLATYER 1967).

Nur wenige Pflanzenarten sind in der Lage, ihr Wachstum bei länger anhaltender Flutung des Wurzelraums aufrecht zu erhalten (KRAMER 1951, VALORAS und LETEY 1966, WENKERT et al. 1981). Während einer Flutung zeigen sich Stresssymptome in einer bestimmten Reihenfolge: Stomataschluss, Absterben des Feinwurzelsystems, Blattepinastie und eine verminderte Sproßwachstumsrate sind die ersten Pflanzenreaktionen auf Sauerstoffmangel und zeigen sich innerhalb von 24 Stunden (KOZLOWSKI 1982, DREW 1988, BRÄNDLE 1996). Landpflanzen mit gefluteten Wurzeln zeigen mehr oder weniger stark ausgeprägtes Welken nach ein bis drei Tagen. Hält die Flutung länger an werden die Blätter gelb und fallen ab (BERGMAN 1920). Chlorosen und Abszission der ältesten Blätter wurden bei Tomaten 72 bis 96 Stunden nach der Flutung beobachtet (JACKSON 1956, KRAMER 1951).

Die Wachstumshemmung tritt als Folge einer Reihe physiologischer und biochemischer Veränderungen auf, die unweigerlich auf die Flutung folgen. Dazu gehören eine reduzierte Wasser- und Nährstoffaufnahme (JACKSON 1956, KRAMER 1951, LEYSHON und SHEARD 1974), erhöhte Ethylenproduktion (TANG 1982), Chlorophyllabbau (KRAMER 1951, JACKSON 1955) und

eine reduzierte photosynthetische Kapazität (BRADFORD 1983). Die Synthese und der Transport von in der Wurzel gebildeten Hormonen wie Gibberelin und Cytokinin wird stark vermindert, die von ABA jedoch stark gesteigert (CRAWFORD 1982). Da statt des normalen, oxidativen Atmungsmetabolismus bei Anoxia vermehrt der alternative Metabolismus abläuft, werden sogenannte anaerobe Polypeptide (ANP) gebildet. Die meisten dieser Proteine dienen der Aufrechterhaltung des ATP-Gehalts in den Zellen. Einige ANPs wurden als glycolytische oder fermentative Enzyme (wie Sucrosesynthase, Phosphoglukoisomerase, Aldolase, Alkoholdehydrogenase und Pyruvatdecarboxylase) identifiziert (DREW 1988, 1992).

Je nach Pflanzenart zeigen die Wurzeln eine unterschiedlich begrenzte Fähigkeit, einen anoxischen Schock zu verkraften. Die Primärwurzeln von Mais (SAGLIO et al. 1988, JOHNSON et al. 1989) und Weizen (WATERS et al. 1991) überlebten einen anoxischen Schock nicht länger als 8 bis 10 Stunden. In einer frühen Studie von WEBB und ARMSTRONG (1981) mit Erbsen-, Kürbis- und Reiswurzeln zeigte sich, dass die Wurzelspitzen nur jeweils 6, 12 und 4 Stunden in Anoxia überlebten. Das Ausmaß des Flutungsschadens hing von der Sorte, der Bodentextur, der umgebenden Temperatur und den Bodenmikroorganismen ab (OPENJA et al. 1992). Die stärkere Auswirkung von Anoxia bei höheren Temperaturen u.a. durch eine geringere Löslichkeit von Sauerstoff in Wasser, einer erhöhten Empfindlichkeit der Kulturpflanzen und einem schnelleren Ablauf biologischer Vorgänge, wie der mikrobiellen Respiration und dem Sauerstoffverbrauch der Pflanzenwurzeln, wurde schon von HEINRICHS (1972), SOJKA et al. (1975) und DREW (1983) beschrieben. Für das Überleben der Pflanzen bei Überflutung spielt es außerdem eine große Rolle, ob das Überflutungswasser fließend, stehend, nährstoffreich oder -arm und die Flutung selbst von langer oder kurzer Dauer ist (CRAWFORD 1982).

2.5 Adaptionen und Toleranzen von Pflanzen auf Sauerstoffmangel

Wenn Pflanzen länger anhaltenden sauerstoffarmen Bedingungen ausgesetzt werden, sterben sie früher oder später ab. Falls jedoch vor dieser letalen Phase wieder aerobe Verhältnisse hergestellt werden können, ist die Wiederherstellung der physiologischen Funktionen möglich (MORARD und SILVESTRE 1996). Pflanzen können sich metabolisch anpassen, um Anoxia zu tolerieren (echte Anoxiatoleranz), morphologisch und physiologisch verändern, um Anoxia zu vermeiden (scheinbar anoxiatolerant) oder sie passen sich gar nicht an und sterben durch die Folgen von Anoxia sehr schnell ab (anoxiaintolerant, VARTAPETIAN 1978, JACKSON et al. 1992). Die wenigen Pflanzen, die andauernde Bodenflutung tolerieren, zeigen sowohl metabolische als auch vermeidende Strategien (HOOK et al 1971, JOHN und GREENWAY 1976, VARTAPETIAN et al 1978, HOOK und SCHOLTENS 1978, DAVIES 1980, KOZLOWSKI 1982), was zeigt, dass Flutungstoleranz nicht durch eine einzelne Adaption sondern eher aus der Kombination mehrerer morphologischer, physiologischer und metabolischer Adaptionen erreicht wird.

2.5.1 Morphologische und physiologische Adaptionen

Die veränderten morphologischen Eigenschaften werden durch Hormone und bestimmte metabolische oder biochemische Reaktionen verursacht, welche wiederum durch den Sauerstoffmangel in den gefluteten Geweben ausgelöst werden (BLOM et al. 1993). Die Koordination der meisten Stressreaktionen zwischen Wurzel und Sproß erfolgt durch Ethylen und ABA oder durch Veränderungen der Verhältnisse zu anderen Phytohormonen. Die hormongesteuerte Koordination ist auch Ausdruck dafür, dass der Überflutungsstress alle Organe in Mitleidenschaft zieht, obwohl nur das Wurzelsystem belastet wird (BRÄNDLE 1996).

Die adaptiven Veränderungen in der Morphologie und Anatomie stellen die für die Erhaltung und das Überleben essentiellen physiologischen Funktionen wieder her (BLOM et al. 1993). Zu diesen Adaptionen gehört die Bildung von Aerenchymen. Einzelne Kortikalzellen werden durch Erhöhung der Cellulaseaktivität durch lysigene oder schizogene Prozesse aufgelöst (MCPHERSON 1939, SIFTON 1945, DEWIT 1978, KAWASE 1981). Der Vorgang ist eine direkte Folge des akkumulierten Ethylens und konnte u.a. bei Mais, Gerste, Tomaten und Sonnenblumen nachgewiesen werden (KAWASE 1978, CRAWFORD 1982, DREW 1983, BRÄNDLE 1996). Durch die Ausprägung von Aerenchymen bzw. aerenchymatischen Wurzeln entsteht eine höhere Wurzelporosität, was für die Pflanze von Vorteil ist (SMIRNOFF und CRAWFORD 1983, LAAN et al. 1989, ARMSTRONG et al. 1991). Diese erhöhte Porosität reduziert wirkungsvoll den Wurzelwiderstand für Gasdiffusion und erleichtert die weitergehende aerobe Funktionsweise gefluteter Wurzeln (CRAWFORD 1982). Über die neu entstandenen, longitudinalen und miteinander verbundenen luftgefüllten Räume bei der Wurzelneubildung werden die Interzellularräume des Stammes und der Blätter vernetzt, was den Sauerstofftransport innerhalb der Pflanze vom Sproß zu den Wurzeln erleichtert (ARMSTRONG 1979). Zusätzlich wird Lignin in die Zellwände unmittelbar unter der Epidermis eingelagert (CLARK und HARRIS 1981, ARMSTRONG und ARMSTRONG 1988), was die Diffusion von Sauerstoff in der ausgewachsenen Wurzel nach außen verhindert, sodaß mehr Sauerstoff für die meristematischen Zonen mit dem höchsten Sauerstoffbedarf verfügbar ist (ARMSTRONG 1971, 1978). Nahe der Wurzelspitze nehmen die Zellwandinlagerungen ab, und Sauerstoffverluste in den umgebenden Boden bewirken eine lokal begrenzte oxidierte Atmosphäre. Die Entgiftung von reduzierenden Verbindungen wird dadurch gefördert (DREW 1990). Die Sauerstoffdurchlässigkeit von Wurzeln (von Feuchtgebietspflanzen) nimmt mit zunehmender Entfernung vom Wurzelapex stark ab (ARMSTRONG 1964) und ist in einer Entfernung von 2 cm nahezu Null (ARMSTRONG 1979). Diese abnehmende Durchlässigkeit ist deshalb wichtig, weil sich sonst mit der Zeit aerobe Populationen von Mikroorganismen entlang der oxidierten Zone aufbauen und die Kapazität der Wurzel, O₂ radial von der Wurzel abzugeben, überfordern können. Konsequenterweise könnte die radial oxidierte Zone kollabieren und den Influx von Phytotoxinen zulassen. Nachdem nur die wachsende Wurzelspitze ihre Umgebung oxidiert, haben mikrobielle Gemeinschaften keine Möglichkeit, Überhand zu nehmen (ARMSTRONG 1979).

Neben der Aerenchymbildung stimuliert Ethylen auch die Adventivwurzelbildung an der Sproßachsenbasis (ARMSTRONG 1979, KAWASE 1981). Die neugebildeten Gewebe und Organe sind stets gaswegig und bilden somit für Sauerstoff einen Diffusionsweg mit geringem Widerstand (DREW 1983). Die Bildung geht vom Korkkambium aus und umfasst Zellteilungen und Zellstreckungswachstum. Viele Landpflanzen verfügen über die Möglichkeit, Adventivwurzeln auszubilden, allerdings nicht im gleichen Grad wie Pflanzen, die in Feuchtgebieten heimisch sind. Aufgrund der verspäteten Initiation und auch der geringeren Verlängerungsrate der Adventivwurzeln sind diese nicht in der Lage, das alte Wurzelsystem vollkommen zu ersetzen (DREW 1983). Die Apikalmeristeme des Wurzelsystems sind außergewöhnlich empfindlich auf Sauerstoffmangel, da sie einen hohen Sauerstoffbedarf haben. Wurzelspitzen älterer und langer Wurzeln überleben Sauerstoffmangel nie (BRÄNDLE 1996). Sobald die Adventivwurzeln gebildet wurden, beginnen sich die Pflanzen zu erholen (BERGMAN 1920, KRAMER 1951, JACKSON 1956). Die Bedeutung von Adventivwurzeln als Mechanismus, um aktive Wurzeloberflächen während einer Flutung und anschließender Genesung aufrecht zu erhalten, wird in der Literatur schon seit langem betont (BERGMAN 1920, Review: JACKSON und DREW 1984).

2.5.2 Metabolische Adaptionen

Es sind noch keine anaeroben Metabolismusformen bekannt, welche das aktive Wachstum höherer Pflanzen unterstützen. Hierfür scheint eine dauerhafte Versorgung mit molekularem Sauerstoff unabdingbar zu sein (ARMSTRONG 1978). Organe mit ungenügender Sauerstoffversorgung müssen ihren Energiestoffwechsel drosseln und umstellen. Längere Anoxiaphasen werden durch einen auf Erhaltung reduzierten Energiestoffwechsel, d.h. durch Verzicht auf Wachstum, überwunden. Auch CRAWFORD (1982) beschreibt eine Reduktion des Gesamtmetabolismus, um Sauerstoff zu sparen.

Der Hauptmechanismus der **metabolischen** Anpassung ist die anaerobe Atmung, welche einen höheren Zuckerverbrauch pro gebildetem ATP hat als die aerobe Atmung (CRAWFORD 1982, JACKSON und DREW 1984, BRÄNDLE 1991). Ein weiterer besteht in der Beschleunigung der Glykolyse. Dieser 'Pasteur Effekt' sorgt für die Bildung von mehr ATP pro Zeiteinheit und wird meist durch die Induktion von Pyruvatdecarboxylase und Alkoholdehydrogenase begleitet. Diese beiden Schlüsselenzyme katalysieren die letzten Schritte der anaeroben Fermentation.

Eine verbindliche Darstellung für Stoffwechselprozesse unter Hypoxia und Anoxia gibt es nur in Ansätzen (KENNEDY et al. 1992, PERATA und ALPI 1993). Allen Pflanzen gemeinsam ist jedoch die Beeinträchtigung der mitochondrialen Atmung oder der Ersatz der Atmung durch Gärungen (BRÄNDLE 1996). Der Nachteil der Gärungen besteht darin, dass die Reduktionsäquivalente aus der Glykolyse nicht zur ATP-Bildung in der Endoxidation genutzt werden können, aber dennoch reoxidiert werden müssen, um den Fortgang der Glykolyse zu sichern (BRÄNDLE 1996). Die Energieausbeute ist deshalb nicht hoch. Die Umsetzung von einem Mol Glukose zu Ethanol oder Laktat ergibt nur zwei Mol ATP aus ADP und etwa 15 kcal. Aufgrund dieser geringen Effizienz

kann das benötigte ATP-Niveau nur für eine kurze Zeit aufrecht erhalten werden. Über längere Zeiträume tritt höchstwahrscheinlich ein Mangel an verstoffwechselbaren Zuckern auf (JACKSON und DREW 1984). Voraussetzung für einen länger anhaltenden, anaeroben Stoffwechsel ist die Fähigkeit, auch unter diesen Bedingungen Reservestoffe zu mobilisieren, was nicht immer der Fall ist (BRÄNDLE 1996). Die Bildung von Ethanol ist vollkommen von den in den Wurzeln gespeicherten Kohlehydraten abhängig (CRAWFORD 1982). Die Glykolyse ist deshalb nur eine kurzfristige Reaktion, die es der Pflanze ermöglicht, die Zeit zwischen dem Beginn der Anaerobiose und dem Funktionieren der eher längerfristigen Adaptionen zu überbrücken (DREW und LYNCH 1980, BLOM et al. 1993).

Alternativ zu Sauerstoff kann auch Nitrat als letzter Elektronenakzeptor in der Atmung dienen (GARCIA NOVO und CRAWFORD 1973). Die Reduktion von Nitrat über Nitrit und Ammonium zu Glutamat verbraucht insgesamt 10 Elektronen. Viele fakultativ anaerobe Mikroorganismen können mit dieser "Nitratatmung" in der vollkommenen Abwesenheit von Sauerstoff wachsen (FEWSON und NICHOLAS 1961). Zudem wird NADH zu NAD⁺ reoxidiert, was für die Fortführung der Glykolyse unabdingbar ist. In vielen anoxischen Pflanzengeweben findet diese Reoxidation durch ADH bei der Umsetzung von Acetaldehyd zu Ethanol, oder bei der Synthese von Milchsäure statt (DREW 1988).

Grundlegende Unterschiede im anaeroben Energiestoffwechsel zwischen anoxia-toleranten und intoleranten Pflanzen sind nicht vorhanden. Die Resistenz bzw. Nicht-Resistenz eines Organs ist eher eine Frage der metabolischen Regulation als der Entwicklung neuer metabolischer Abläufe (BRÄNDLE 1991). Oft tragen quantitativ kleine Abwandlungen des Stoffwechsels massgebend zur Anoxieresistenz bei (BRÄNDLE 1996).

Der wichtigste Faktor scheint nicht nur eine Energieeinsparung zu sein, sondern auch die Entsorgung fermentativer Endprodukte wie Ethanol, welches sehr leicht freigesetzt werden kann (STUDER und BRÄNDLE 1987). Acetaldehyd, Laktat als auch Ethanol sind für die Zelle hochtoxisch. Intolerante Gewebe bilden und akkumulieren beträchtliche Mengen von Milchsäure (SIEBER und BRÄNDLE 1991), welche als eine der Hauptursachen der cytoplasmatischen Acidose und schließlich des Zelltods gilt (ROBERTS et al. 1985).

Die Empfindlichkeit von Pflanzen auf Anoxia stammt hauptsächlich von der erhöhten intrazellulären Konzentration toxischer Verbindungen. Stark an Anoxia angepasste Pflanzen haben deshalb Mechanismen entwickelt, die Wirkung dieser toxischen Verbindungen zu vermindern, indem sie a) über die Lentizellen ausgeschieden werden wie z.B. bei Weiden und Pappeln (CHIRKOVA und GUTMAN 1972) oder b) in der Zelle durch einen gesteigerten Sekundärmetabolismus abgebaut werden und sich nicht anreichern können (CHIRKOVA 1978). Zu letzterem Punkt zählt die Bildung von Malat statt Ethanol (CRAWFORD und BAINS 1977). Eine c) erhöhte Widerstandskraft (Resistenz) gegenüber hoher Konzentrationen dieser Endprodukte ist auch möglich (CHIRKOVA 1978) oder d) die vermehrte Bildung von basischen Aminosäuren statt Lactat (BRÄNDLE 1996).

Eine häufig mit Anoxia korrelierte Erscheinung ist die cytoplasmatische Acidose. Gewöhnlich wird die Gärung durch einen pH-Stat geregelt, welcher die Bedingungen für die alkoholische Gärung optimiert. Bei vielen anoxia-intoleranten Vertretern läuft jedoch die ineffiziente Lactatgärung längere Zeit weiter, sodass das Cytosol übersäuert. Ursache des Zelltodes ist schließlich der Zusammenbruch des ATP-abhängigen Protonengradienten durch die Aktivität der ATPasen zwischen Cytosol und Vakuole. Durch eine pH-Wert Regulation innerhalb der Zellen können die schädlichen Auswirkungen der cytoplasmatischen Acidose vermindert werden. Das Ausmaß der cytoplasmatischen Acidose in pflanzlichem Gewebe wurde schon oft mit der Fähigkeit der Pflanzen, in der Abwesenheit von Sauerstoff zu überleben, korreliert (RICARD et al. 1994). Tolerante Pflanzen und Organe produzieren und akkumulieren nur wenig Lactat. Vielmehr werden basische Aminosäuren und GABA (γ -Aminobuttersäure) gebildet, wobei die GABA-Synthese bezeichnenderweise Protonen konsumiert und damit den pH-Wert erhöht. Die GABA-Bildung ist eine weit verbreitete Reaktion auf Anoxia oder Überflutung. Allein reicht sie jedoch nicht aus, um die Ansäuerung längerfristig zu unterbinden (BRÄNDLE 1996). Limitierend sind in jedem Fall früher oder später die Membranlipide. Unter Anoxia werden Membranlipide unterschiedlich schnell abgebaut (BRÄNDLE 1996). Besonders empfindlich sind die Mitochondrien und das endoplasmatische Retikulum, die beide zuerst ihre Form verändern und später ganz aufgelöst werden (JACKSON et al. 1991). Leben ohne Sauerstoff korreliert in vielen Fällen nicht allein mit der Verfügbarkeit von ATP, sondern auch mit dem Zustand und der Funktionstüchtigkeit der Membranen und Organellen (BRÄNDLE 1996).

Die Fähigkeit zur Bildung von Antioxidantien bzw. zur Radikalneutralisation wurde oft mit der Fähigkeit bei Sauerstoffmangel zu Überleben, in Verbindung gebracht (DREW 1992, MONK et al. 1987, BERGMANN et al. 1999, FAMBRINI et al. 1999). Wiederbelüftung mit Sauerstoff nach Sauerstoffmangel kann große Verletzungen verursachen und ist vielleicht schädlicher für Pflanzen oder Pflanzengewebe als der Sauerstoffmangel selbst (CRAWFORD 1992, ALBRECHT und WIEDENROTH 1994, MONK et al. 1987). Das Phänomen der posthypoxischen oder postanoxischen Schäden entsteht durch die Bildung reaktiver Sauerstoffradikale und toxischer oxidativer Verbindungen wie Acetaldehyd (CRAWFORD 1992). Um den schädlichen Auswirkungen der Sauerstoffradikale vorzubeugen, haben alle aeroben Organismen ein komplexes antioxidatives Verteidigungssystem sowohl mit Enzymen (z.B. Superoxiddismutase SOD, Katalase und Glutathionreduktase GR), als auch freien Radikalfängern wie Ascorbat, Glutathion und Tocopherol entwickelt (BIEMELT et al. 1998, SCANDALIOS 1993). Superoxiddismutasen katalysieren die Disproportion des Superoxidradikalanions zu Wasserstoffperoxid und molekularem Sauerstoff (BOWLER et al. 1992), arbeiten mit anderen Enzymen der Wasserstoffperoxid-Neutralisation zusammen und spielen beim Schutz der lebenden Zellen gegen die indirekt schädlichen Auswirkungen des freien Superoxidradikals eine entscheidende Rolle (SCANDALIOS 1993, BOWLER et al. 1994). In vielen Organen sind bei Postanoxia die Schutzsysteme offensichtlich überlastet. Meistens ist dies in der Anfangsphase

der Wiederbelüftung der Fall, wenn plötzlich große Mengen von Radikalen anfallen (BRÄNDLE 1996).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass der Grad der Flutungstoleranz einer Pflanze von ihrer Fähigkeit abhängt, sowohl kurzfristige metabolische als auch langfristige morphologische oder physiologische Adaptionen zu entwickeln (BLOM et al. 1993). Alle Unterschiede zwischen anoxia-toleranten und intoleranten Pflanzen sind letztlich graduell. Da Pflanzenzellen Anoxia nur wenige Stunden überleben können, ist die Unterscheidung zwischen anoxiatolerant und –intolerant nur relativ (DREW 1997). Es gibt keine absolut toleranten Gewebe. Die zum Teil einander bedingenden Abläufe bei Sauerstoffmangel im Boden, in der Wurzel und im Spross der Pflanzen wurden in folgendem Schema nach BRÄNDLE (1996) zusammengefasst (Abb. 2):

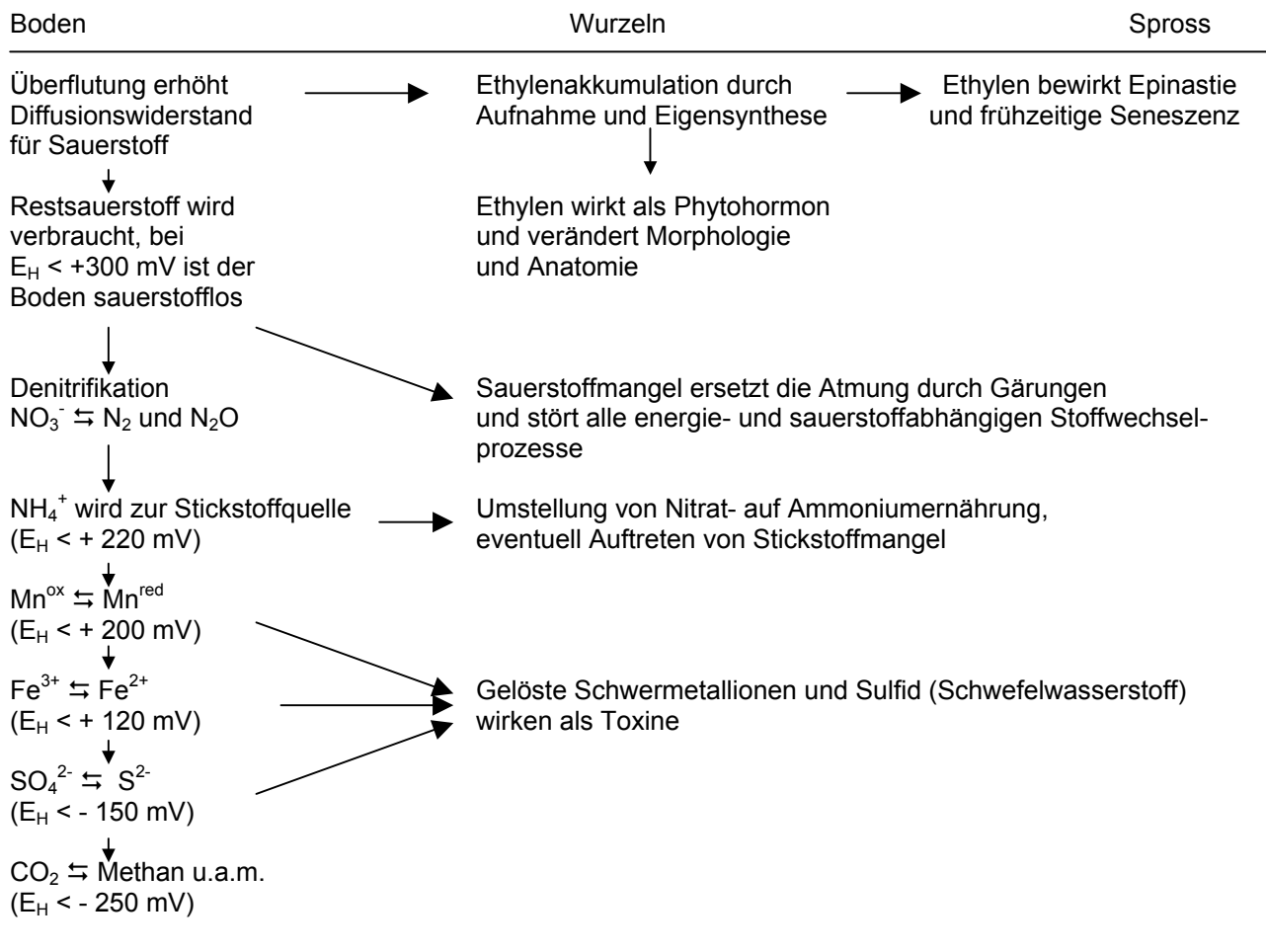


Abb. 2: Übersicht über die wichtigsten Abläufe im Boden bei Sauerstoffmangel und die daraus folgenden Abläufe in der Pflanzenwurzel und im Spross. E_H : Redoxpotential auf pH 7 bezogen (BRÄNDLE 1996)

2.6 Boden- und Substratbelüftung als pflanzenbauliche Kulturmaßnahme

2.6.1 Versuche zur Bodenbelüftung im Gartenbau

Belüftung von Böden und Substraten im geschützten Anbau kann bis in die frühen 40er Jahre des letzten Jahrhunderts zurückverfolgt werden. BOICOURT und ALLEN (1941) konnten das absolute Wachstum von Rosen in Lehmboden oder einer Lehm-Torfmischung durch Infusion von Luft verdoppeln. Dieses Ergebnis ist umso bemerkenswerter, wenn man bedenkt, dass täglich nur für eine Stunde belüftet wurde. Die positiven Auswirkungen von Belüftung wurden im geschützten Anbau für Tomaten (VLAMIS und DAVIES 1944, HOPKINS et al. 1950, BUSSCHER 1982), Rosen (SEELEY 1949), Auberginen, Paprika (BUSSCHER 1982) und Gurken (BOWEN 1983) als auch im Freiland für Karotten, Pastinaken, Bohnen, Brokkoli, Kohl, Blumenkohl, Auberginen und Tomaten (DAIGGER et al. 1979, ENYEART 1977, 1979) beschrieben. Die essentielle Bedeutung der Belüftung in Nährlösung wurde wiederholt für Bohnen (BROUWER 1981), Tomaten (TACHIBANA 1991, VEEN 1988), Gurken (VEEN 1988) und Spinat (TESI et al. 2003) bestätigt. Bis heute findet die Belüftung nur im hydroponischen Anbau breitere Anwendung.

2.6.2 Chemische Belüftung mit Peroxiden

Da Sauerstoff nur begrenzt in Wasser löslich ist, wurde nach weiteren und besser löslichen Sauerstoffquellen zum Einsatz im Pflanzenbau gesucht. Nur der in Wasser gelöste Sauerstoff wird von den Zellen aufgenommen (SCHLEGEL 1977).

Belüftung ohne Luft durch die Verwendung von Peroxiden wurde erstmals von MELSTED et al. (1949) angewendet, welcher damit bei Mais eine Ertragssteigerung erzielen konnte. Peroxid im Bewässerungswasser zerfällt bei Kontakt mit dem Boden und setzt Sauerstoff frei. Dies sollte den generellen Effekt einer Erhöhung der Sauerstoffkonzentration im Bodenwasser haben und speziell hypoxische oder anoxische Bodenzonen mit zusätzlichem Sauerstoff versorgen (BRYCE et al. 1982). Der Hauptvorteil von H_2O_2 gegenüber Druckluft oder molekularem Sauerstoff ist die wesentlich bessere Löslichkeit in Wasser. H_2O_2 ist in Wasser um den Faktor sieben besser löslich als molekularer Sauerstoff (SEINFELD 1986). Daher kann durch die Injektion von H_2O_2 wesentlich mehr Sauerstoff verabreicht werden als mit gasförmigem Sauerstoff. Außerdem ist es relativ billig und leicht erhältlich (BRITTON 1985, AINSWORTH 1989). Der aus der Disproportionierung entstehende Sauerstoff ist (für Mikroorganismen) verfügbar (SCHLEGEL 1977), es kann in hohen Konzentrationen ausgebracht werden und sorgt dadurch für eine Sauerstoffversorgung, die einige Größenordnungen konzentrierter ist als es durch die Sättigung von Wasser mit reinem Sauerstoff möglich wäre. Es ist im Boden nicht persistent bzw. hinterlässt keine pflanzentoxischen Abfallprodukte.

Nachteile, die eine Anwendung von H_2O_2 in größerem Maßstab erschweren, sind die toxische Wirkung auf Mikroorganismen und Pflanzen, wenn die Ausbringungskonzentration zu hoch ist, und eine unvorhersehbare Disproportionierungs- und Dekompositionsrate. Die Applikationsfähigkeit und Effizienz der Sauerstofffreisetzung verschiedener Peroxide wurde für

Mikroorganismen in Suspensionskultur (H_2O_2 , SCHLEGEL 1977), Alfalfa, Tomaten und Zuckerrüben (CaO_2 , SCOTT und ERICKSON 1964), Chrysanthemen (Harnstoffperoxid, HERR und JARELL 1980), Tomaten (Harnstoffperoxid, BRYCE et al. 1982), Croton, Azaleen, Cyclamen und Poinsettien (CaO_2 , TESI und IACOPONI 1990), Olivenstecklinge (H_2O_2 , RUGINI et al. 1997), Sojabohnen, Baumwolle und Zucchini (H_2O_2 , BHATTARAI et al. 2004) untersucht.

2.6.2.1 Natürliches Vorkommen von H_2O_2

H_2O_2 ist eine kleine, aber wichtige Komponente des Metabolismus aller Lebewesen. Peroxidatische Aktivität wurde erstmals 1863 in Bakterien entdeckt (SCHUMB et al. 1955). Die Katalase war eines der ersten Enzyme, welches in Bakterien gefunden und in hohem Reinheitsgrad isoliert wurde (HERBERT und PINSENT 1948). Die Enzyme des H_2O_2 -Kreislaufs wurden gut untersucht (SCHUMB et al. 1955).

Es gibt 3 Arten biochemischer Prozesse, bei denen H_2O_2 berücksichtigt werden muss:

- (1) H_2O_2 -bildende Prozesse
- (2) katalytischer Abbau und
- (3) Reaktionen in denen H_2O_2 als Oxidans fungiert (SCHUMB et al. 1955).

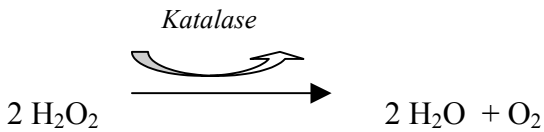
H_2O_2 nimmt an diesen Reaktionen nur in Spurenmengen teil und wird üblicherweise ab einer Konzentration von 0,1 mM in der Zelle als toxisch erachtet.

H_2O_2 entsteht kontinuierlich als Nebenprodukt des normalen Stoffwechsels (MCCORD et al. 1971). Enzyme, die H_2O_2 im Zuge ihrer normalen metabolischen Funktion freisetzen, beinhalten aerobe Dehydrogenasen (durch welche H_2 -Ionen von den Substraten entfernt und schließlich mit molekularem Sauerstoff zusammengeführt werden), Aminoxidasen (MALSTRÖM et al. 1975), Flavoproteinenzyme, Laktatoxidase, Lysinmonooxygenase (MASSEY und HEMMERICH 1975), Xanthinoxidase (BRAY 1975) und Cytochrom *o* (WEBSTER 1975). Der größtmögliche Teil dieses entstandenen H_2O_2 muß kontrolliert werden, um Zellschäden durch Hydroxyl- und Superoxidradikale zu verhindern, welche analog zur Fentonreaktion aus H_2O_2 entstehen. H_2O_2 dringt sehr schnell in bakterielle Zellmembranen ein, sodass es wenig Widerstand gegen den Transport von H_2O_2 in die Zelle gibt (BORG et al. 1984). Verantwortlich für den Schutz, das Abfangen und die Reparatur von Radikalschäden sind Antioxidantien und Enzyme (SIES 1984). Enzyme mit schützender Funktion sind die Katalase, Peroxidasen und Superoxiddismutasen, welche einige gemeinsame Eigenschaften besitzen:

- (1) sie sind in der Natur weit verbreitet
- (2) sie kommen in den Zellen in hohen Konzentrationen vor und
- (3) spezifische Metalle sind bei ihrer katalytischen Wirkung beteiligt (Fe, Mn, Cu, Zn, Se).

Katalase

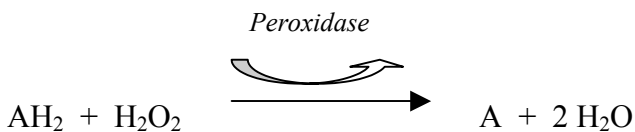
Disproportion von 2 mol H_2O_2 durch Katalase ergibt 1 mol gelösten Sauerstoff und 2 mol Wasser:



Die Katalase hat eine der höchsten spezifischen Aktivitäten von allen bekannten Enzymen (Umsatzrate $19 \cdot 10^6$, HERBERT und PINSENT 1948). Die Umsatzrate eines Enzyms beschreibt die Anzahl Substratmoleküle, die pro Enzymmolekül pro Minute umgesetzt werden. Eine solch hohe spezifische Aktivität, kombiniert mit den hohen intrazellulären Konzentrationen der Katalase, legt nahe, dass der katalytische Abbau von H_2O_2 in Umgebungen mit einer hohen Anzahl Katalase-positiver – MO schnell verläuft.

Peroxidase

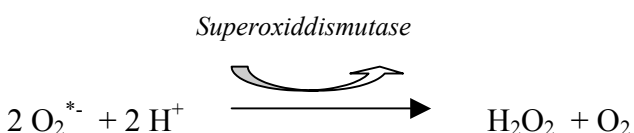
Peroxidasen aktivieren H_2O_2 , und geben ihm dadurch die Möglichkeit bei der Oxidation einer Vielzahl organischer Verbindungen mitzuwirken. Die Reaktion folgt der allgemeinen Stöchiometrie (DAWSON 1988):



Eine wichtige Eigenschaft der Peroxidreaktionen ist, dass kein molekularer Sauerstoff freigesetzt wird (SCHUMB et al. 1955). Es ist jedoch schwierig zwischen abiotischen Oxidationen und durch von mikrobiellen Peroxidasen – verursachten Reaktionen zu unterscheiden (PARDIECK et al. 1992).

Superoxiddismutase (SOD)

Die Funktion der SOD ist die Eliminierung von Superoxidionen in der Zelle. Superoxidionen können zelluläre Elemente schädigen. SODs katalysieren die Dismutationsreaktion nach folgender Stöchiometrie (FRIDOVICH 1981):



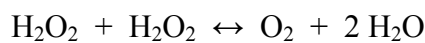
Diese Reaktion verläuft sehr schnell, nahe der diffusionslimitierenden Rate, sodass der Gleichgewichtszustand des intrazellulären Superoxids sehr niedrig ist. Der katalytische H_2O_2 -Abbau durch SOD und andere Zellvorgänge verhindert die Bildung von Superoxid- und Hydroxylradikalen. Es sind diese Radikale, die aus H_2O_2 entstehen, und nicht H_2O_2 selbst, die für die toxischen Auswirkungen bei höheren H_2O_2 -Konzentrationen verantwortlich sind.

2.6.2.2 H₂O₂ im Boden

Nach der Zugabe von H₂O₂ in den Boden laufen bezüglich der Sauerstoffbildung drei wesentliche Prozesse ab (MURZAKOV et al. 1987):

- 1) Disproportionierung
- 2) Biochemischer Abbau von H₂O₂ durch Katalasen und Peroxidasen
- 3) Katalytischer Abbau von H₂O₂ durch gelöste Eisenoxide und andere im Boden vorhandene Metalle (wie Mn)

1) Verglichen mit molekularem Sauerstoff (O₂) und Wasser ist H₂O₂ thermodynamisch instabil und tendiert zur Disproportionierung, sobald es im Boden ist:



Der daraus entstehende gelöste Sauerstoff sollte dann für die Atmung von Bodenmikroorganismen und Pflanzenwurzeln zur Verfügung stehen. Unter optimalen Bedingungen verläuft die Disproportionierung langsam genug, um kontinuierliche Elektronenakzeptoren zum bakteriellen Gebrauch bereitzustellen. Läuft die Disproportionierung zu schnell ab, können durch die Entstehung von Sauerstoffgas Blasen gebildet werden, welche die Sauerstoffverfügbarkeit für aerobe Respiration vermindern (HULING et al. 1990).

2) Organische Verbindungen können von H₂O₂ in Anwesenheit von Enzymen (Peroxidasen) oder Metalloxid – Katalysatoren direkt oxidiert werden, wobei kein molekularer Sauerstoff freigesetzt wird (SCHUMB et al. 1955, PARDIECK et al. 1992). Wenn dies ein signifikanter Vorgang im Boden wird, wird die verfügbare gelöste Sauerstoffmenge aus der Disproportionierung von H₂O₂ verringert.

Diese sogenannten Peroxidationen werden biotisch oder abiotisch katalysiert. Biotische Katalysatoren beinhalten Peroxidasen. Abiotische Prozesse brauchen üblicherweise einen Katalysator oder Promoter wie Fe oder Mn, obwohl einige Reaktionen bei geeigneten Umweltbedingungen spontan ablaufen (PARDIECK et al. 1992, WATTS et al. 1993).

3) Die meisten H₂O₂-Reaktionen mit Metallen oder Metalloxiden sind in Übereinstimmung mit einem modifiziertem Haber-Weiss-Mechanismus. Das wichtigste Merkmal dieses Mechanismus ist die Bildung von Superoxid- und Hydroxylradikalen (Fentonreaktion) durch Ein-Elektronentransfers mit Metallen.

In natürlichen Systemen verändert die extreme Reaktivität von Superoxid und den Hydroxylradikalen das Gesamtergebnis des H₂O₂-Abbaus. Natürliche und xenobiotisch organische Verbindungen, reduzierte Schwefelverbindungen (MCARDLE und HOFFMANN 1983), und eine Vielzahl weiterer natürlich vorkommender Reduktanden verbrauchen Superoxid- und

Hydroxylradikale in Reaktionen ähnlich der Autooxidation. Dadurch wird oxidative Kapazität verbraucht und der Ertrag molekularen Sauerstoffs vermindert.

Daraus ergibt sich, dass sowohl die Abbaurate des H_2O_2 im Boden, als auch die Veratmung des freigesetzten Sauerstoffs von verschiedenen Faktoren abhängt, wie der Konzentration anorganischer Verbindungen und potentieller Katalysatoren wie Fe und Mn und ihrer Oxide, der Menge und der Eigenschaften der organischen Masse, der Art der bodenbürtigen Mikroorganismen, der Konzentration des verabreichten H_2O_2 und der Applikationsart, sowie von der Auswirkung weiterer Zugaben wie Nährstoffen oder Stabilisatoren für das H_2O_2 . Der exzessive Abbau von H_2O_2 wird durch die Zugabe von Phosphat vermindert, indem teilgebundenes oder gelöstes Fe gebunden wird und damit für die katalytische Disproportionierung des H_2O_2 im Boden nicht mehr zur Verfügung steht. Den größten Einfluss auf den H_2O_2 -Abbau haben erhöhte Konzentrationen der katalytischen Metalle wie Fe und Mn, sowie höhere Populationsdichten der katalase-positiven Mikroorganismen. Nachdem die Vorkommen von Fe, Mn organischer Masse und anderer H_2O_2 – reaktiver Spezies im Boden stark variieren, können die Auswirkungen von *in situ* Belüftungen mit H_2O_2 daher ebenfalls beträchtlich schwanken (PARDIECK et al. 1992).

Aufgrund seiner antimikrobiellen und stark oxidativen Eigenschaften wird H_2O_2 kommerziell weitläufig als Desinfektionsmittel und zur *in-situ*-Dekontamination belasteter Böden eingesetzt. H_2O_2 -Konzentrationen im Bereich von 10 – 1000 mg/L (0,001 - 0,1 %) hemmen das bakterielle Wachstum bei Raumtemperatur, höhere Konzentrationen sind letal (SCHUMB et al. 1955). In höheren Konzentrationen (7 %) wird H_2O_2 standardmäßig zur Entfernung organischer Masse in kontaminierten Böden eingesetzt (KUNZE und DIXON 1986), wobei CO_2 freigesetzt wird (MURZAKOV et al. 1987). In der organischen Masse sorbierte Schadstoffe wie z.B. Chlorphenol werden dadurch freigesetzt und anschließend durch H_2O_2 oxidiert (YEH et al. 2002).

2.7 Messmethodik zur Erfassung des Belüftungsstatus des Bodens

2.7.1 Indirekte Messmethoden

Zur Bestimmung des Belüftungsstatus im Boden sind mehrere, indirekte Methoden gebräuchlich, die aus Gründen der Übersichtlichkeit und des Verständnisses zur Literatur hier kurz vorgestellt werden sollen. Allerdings kann keine der vorgestellten Methoden alleine den Belüftungsstatus des gesamten Bodens exakt wiedergeben (STEPNIEWSKI et al. 1994).

Luftgefüllter Porenraum (*Air-filled porosity*)

Der luftgefüllte Porenraum ist die Volumenfraktion des Bodens, welche mit Luft gefüllt ist und die Fähigkeit des Bodens zum Speichern und Transportieren von Luft bestimmt. Er ist der einfachste und wahrscheinlich älteste Indikator des Bodenbelüftungsstatus, aber noch gebräuchlich und relevant. Ein luftgefüllter Porenraum von 25 % steht für eine gute Belüftung,

im Bereich von 10 – 15 % kann es zu einer Behinderung des Gasaustauschs kommen, Werte kleiner als 10 % sind charakteristisch für mangelnde Belüftung (GRABLE 1971). Komplementär zur luftgefüllten Porosität ist der wassergefüllte Porenraum (*water-filled porosity*).

Luftdurchlässigkeit (*Air permeability*)

Die Luftdurchlässigkeit (und der relative Gasdiffusionskoeffizient) beschreiben das Lufttransportvermögen des Bodens. Die Luftdurchlässigkeit kennzeichnet die Fähigkeit des Bodens zu Diffusion und Massenfluss von Bodengasen in Abhängigkeit von Druckgradienten.

Relativer Gasdiffusionskoeffizient

Der Gasdiffusionskoeffizient ist der Hauptparameter zur Charakterisierung des Lufttransportvermögens des Bodens und hängt u.a. von der Kontinuität und der Durchgängigkeit der Bodenporen ab.

Zusammensetzung der Bodenluft

Die Zusammensetzung der Bodenluft beschreibt den unmittelbaren Belüftungsstatus des Bodens, allerdings nur seiner Gasphase. Im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Transportparametern ist sie direkt.

Redoxpotential

Das Redoxpotential gibt Aufschluss über die chemischen und biologischen Bodenvorgänge, die mit dem Bodenbelüftungsstatus in Zusammenhang stehen. Es beschreibt das Ausmaß der Reduktion in Böden ohne molekularen Sauerstoff. Es ist ein sehr wichtiger Gradmesser von Reduktionsvorgängen in vernässten und anoxischen Böden, wenn andere Meßmethoden wie z.B. die Sauerstoffdiffusionsrate oder die gasförmige Sauerstoffkonzentration keine aussagekräftigen Werte mehr liefern. Der Bereich des Redoxpotentials in Böden erstreckt sich von + 800 mV bis - 400 mV (s. Abb. 2).

2.7.2 Sauerstoffmessmethoden

Die ersten Sauerstoffmessungen der Bodenluft wurden von BOUSSINGAULT (1853) durchgeführt (Durchleiten der Bodenluft durch Bariumoxid, Rückwiegen des ausgefallten Karbonats), allerdings nicht über längere Zeiträume oder unter Berücksichtigung von Temperatur, Feuchtegehalt oder anderen beeinflussenden Faktoren. Dies wurde erst von PETTENKOFER (1871 und 1873) untersucht. Ein Überblick über diese ersten Veröffentlichungen findet sich bei FODOR (1881), WOLLNY (1897), LETTS und BLAKE (1900) sowie RUSSEL und APPLEYARD (1915), letztere mit einer detaillierten Beschreibung der verwendeten Messmethoden.

Während der letzten Jahrzehnte wurden mehrere Methoden angewandt um die Bodenbelüftung zu charakterisieren. Einige Untersuchungen verwendeten vergrabene, poröse hohle Zylinder mit

anschließender Analyse des O₂-Gehalts mittels Gaschromatographie (RANEY 1949, SMITH 1983). Der nächste Schritt waren im Boden vergrabene Kammern, welche für mehrere Messungen im Boden verbleiben konnten (BOYNTON und REUTHER 1938, PATRICK 1977, CARTER et al. 1984). Eine andere Möglichkeit war es, die Bodengase mit einer Spritze abzusaugen, was jedoch nicht bei gefluteten Böden möglich war (STALEY 1980, DASBERG und BAKKER 1970).

Schon CANNON (1922) realisierte, dass für die Pflanzenaktivitäten die Sauerstoffversorgungsrate wesentlich bedeutsamer ist als der Partialdruck eines Gases in der Bodenatmosphäre. Auch HUTCHINS (1926) war überzeugt, dass die Pflanzenreaktion auf die Sauerstoffbedingungen im Boden von der Möglichkeit der Aufnahme durch die Wurzeln abhängen, und nicht so sehr von der Sauerstoffkonzentration in der Bodenluft.

Doch erst 30 Jahre später verwendeten LEMON und ERICKSON (1952) zum ersten Mal die **Platinumelektrode** zur Bestimmung der Sauerstoffdiffusion in der Bodenlösung, was leichtere und bessere Messungen der Diffusion erlaubte. Das Prinzip beruht darauf, dass die Stromstärke von der Reduktion von Sauerstoff an einer Platinumboberfläche (weitgehend) durch die Rate bestimmt wird, mit der Sauerstoff zur Elektrodenoberfläche (stellvertretend für die Wurzeloberfläche) nachgeliefert wird. Indem man zwischen einer Platinum- und einer Kalomelektrode eine konstante Spannung anlegt, kann man durch die gemessene Stromstärke die Sauerstoffdiffusionsrate (*oxygen diffusion rate*, ODR) berechnen.

STOLZY et al. (1961) gingen von der Annahme aus, dass die Sauerstoffkonzentration an der Wurzel vom Gleichgewicht zwischen der Sauerstoffversorgungsrate des Bodens (ohne Berücksichtigung des longitudinalen, internen Sauerstofftransports innerhalb der Pflanze) und der Sauerstoffverbrauchsrate der Atmung abhängt. Es wird dabei weiter angenommen, dass die Affinität der Wurzel für Sauerstoff sehr hoch ist, sodass die Sauerstoffkonzentration an der Wurzeloberfläche annähernd Null ist. Der Platinumdraht ist demnach ein Modell einer Sauerstoff-absorbierenden Wurzel, und die Intensität des Sauerstoffflusses zur Elektrode zeigt die maximale Sauerstoffmenge, die für eine Wurzel an derselben Stelle wie die Elektrode verfügbar wäre. Es ist daher eine indirekte Methode, die potentielle Sauerstoffverfügbarkeit für Pflanzenwurzeln zu messen (GLINSKI und STEPNIEWSKI 1985).

Messsysteme basierend auf elektrochemischen Methoden haben mehrere Nachteile: sie verbrauchen selbst Sauerstoff, brauchen eine elektrolytische Lösung, werden durch die Flussrate oder Rührgeschwindigkeit der Probe beeinflusst, sind kreuzempfindlich auf CO₂ und H₂S, und auch der Abbau der Membran kann ein ernstes Problem sein (GNAIGER und FORSTNER 1982, ÖHME und SCHULER 1983). Der methodische Fehler ist, dass die elektrische Spannung durch die Dissoziation von Wasserstoff an der Elektrode erhöht wird (ARMSTRONG 1967, BLACKWELL 1983). Die Methode versagt auf relativ trockenen Böden, da die Elektrode von einem Feuchtigkeitsfilm umgeben sein muß. Die Sauerstoffelektroden sind schwer sauberzuhalten und im Freiland in Betrieb zu halten (STEPNIEWSKI et al. 1994). Die Werte der ODR sind nicht leicht zu interpretieren, da sie von vielen Bodenfaktoren (Temperatur, pH-Wert, Salzgehalt, Feuchte,

Gehalt an organischer Substanz) abhängig sind, welche zusätzlich auf die Sauerstoffdiffusion einwirken (BLACKWELL und WELLS 1983). Ohne genaue Angaben sind die Werte deshalb nur schwer vergleichbar. Zudem schwanken die Werte sehr und korrelieren nicht unbedingt mit dem absoluten Sauerstoffgehalt. Nach Absenken des Wasserspiegels wurden erhöhte Sauerstoffgehalte und auch ein höheres Redoxpotential nicht immer von einer erhöhten ODR begleitet, was auf Unregelmäßigkeiten oder Blockierung der betreffenden luftgefüllten Porenräume durch einen Wasserfilm hindeutet (MUKHTAR et al. 1996). Den gleichen Effekt beobachteten schon KRISTENSEN und ENOCH (1964): bei hohen Sauerstoffgehalten im Boden streuten die ODR-Werte enorm.

Seit ihrer Entwicklung war die Platinelektrode weit gebräuchlich, aber Gegenstand beträchtlicher Diskussion (LEMON und ERICKSON 1955, LEMON 1962, STOLZY und LETEY 1964 b, LETEY 1965, MCINTYRE 1966, 1970 und viele andere). Obwohl u.a. an der Höhe der angelegten Spannung Zweifel geäußert wurden (MCINTYRE 1970, BLACKWELL 1983) ist diese Methode prinzipiell immer noch zur Bestimmung des Sauerstoffbedarfs relevant (DREW 1992). MCINTYRE (1970) nennt einige theoretische Einwände und empfiehlt, die Methode nur für vergleichende oder qualitative Zwecke einzusetzen. Da sehr viele Faktoren die ODR-Messung beeinflussen können, sind die Ergebnisse mitunter nur für die spezifischen Verhältnisse und experimentellen Bedingungen einer jeweiligen Untersuchung gültig (MCINTYRE 1970). Es ist daher ausgesprochen wichtig, dass zur Vergleichbarkeit der Ergebnisse verschiedener Autoren standardisierte Messmethoden angewendet werden. Für eine detaillierte Auflistung der bei der Messung mit der Platinelektrode zu beachtenden Faktoren, sowie ihrer beeinflussenden Faktoren, sei auf die Veröffentlichungen von MCINTYRE (1970), BIRKLE (1964) und PHENE (1986) verwiesen.

WILLEY und TANNER (1963) bestimmten die Sauerstoffkonzentration der Bodenluft mit einer **polarographischen Elektrode**, welche von einer sauerstoffdurchlässigen Plastikmembran umhüllt ist. Wenn zwischen der polarographischen Kathode und der unpolaren Anode eine Spannung angelegt wird, wird der zur Kathode diffundierende Sauerstoff fast gänzlich reduziert und die O₂-Konzentration an der Elektrodenoberfläche nähert sich Null. Die resultierende Stromstärke ist proportional zur Reduktionsrate von Sauerstoff, welche wiederum von der Diffusionsrate von Sauerstoff zur Elektrode limitiert wird. Die von WILLEY und TANNER (1963) entwickelte Messmethode ist temperaturkompensiert und erlaubt eine präzise, kontinuierliche *in situ* Messung des Bodensauerstoffs (PHENE 1986).

ISHII und KADOYA (1991) entwickelten einen wasserfesten **Zirkoniasauerstoffsensor**, welcher auf Veränderungen der Bodensauerstoffkonzentration hochempfindlich reagierte. Dieser Sensor erwies sich in seinen Messwerten beim Eingraben im Boden als verlässlich und stabil, was ein kontinuierliches Aufzeichnen ermöglichte. Bei der Messung entsteht allerdings Wärme, was ein Nachteil ist.

Seit 1997 werden von der Firma PreSens, Regensburg **optische Sauerstoffsensoren** (Optoden) entwickelt und vertrieben, die mit hoher temporaler und räumlicher Auflösung Sauerstoff sowohl in der gasförmigen als auch in der flüssigen Phase messen können (KLIMANT et al. 1995, TRETTNAK et al. 1995, TRETTNAK et al. 1996, GLUD et al. 1996). Entwickelt wurde dieser Sensortyp am Max-Planck-Institut für marine Mikrobiologie in Bremen. Im Vergleich zu den bisher gebräuchlichen Elektroden liegen die Hauptvorteile dieses neuen Sensortyps in einer einfacheren und weniger zeitraubenden Herstellung und einer überragenden Langzeitstabilität (KLIMANT und WOLFBEIS 1995, KLIMANT et al. 1995). Seit 2002 sind die Messgeräte temperaturkompensiert, was die Einsatzmöglichkeiten enorm erweiterte: die Erstellung von Sauerstoffprofilen in Sedimentkernen (GLÜCKER und FISCHER 2003), die Erfassung und Überwachung des Sauerstoffgehalts in lebendem Gewebe durch Implantation von Sensoren in Fischen (FARRELL und CLUTERHAM 2003) und der Sauerstoffgehalt in keimenden Samen bei hypoxischen Bedingungen (ROLLETSCHKEK et al. 2002, 2003) sind nur einige ausgewählte Beispiele einer sehr breitgefächerten Anwendungsmöglichkeit. Gegenüber den bisher üblichen Sauerstoffelektroden haben die Optoden mehrere Vorteile. Mit den Optoden ist es erstmals möglich, den absoluten Sauerstoffgehalt in gasförmigen wie in flüssigen Medien zu bestimmen. Für Messungen in Böden mit ihrer großen Heterogenität ist dies essentiell. Im Gegensatz zu den Sauerstoffelektroden befinden sich die Optoden nicht in einem „Steady-State“, sondern in einem thermodynamischen Gleichgewicht mit der Umgebung. Es wird deshalb kein Sauerstoff verbraucht. Die Optoden reagieren sehr schnell und präzise, die Reaktionszeit liegt deutlich unter einer Sekunde. Bei Bruch der Optode wird die Probe nicht mit Pufferlösung geflutet und verfälscht bzw. zerstört. Diese Sensoren wurden in den vorliegenden Untersuchungen verwendet.

Abschließend sei darauf hingewiesen, dass die Messung von Sauerstoffkonzentrationen, entweder in der Bodenatmosphäre oder in der Lösung, nicht das einzige Kriterium der Bodenbelüftung ist. Obwohl es der direkteste Weg ist, um die Sauerstoffversorgung von Pflanzen zu untersuchen, ist es jedoch wichtig, sich auch die indirekten Auswirkungen eines Sauerstoffdefizits zu vergegenwärtigen (CONWAY 1940).

Die Komplexität der Bestimmung, ob ein Boden schlecht belüftet ist oder nicht, wird durch die stark variierenden Messwerte des Sauerstoffgehalts an verschiedenen Stellen im Boden verdeutlicht. Ein einzelner Messwert repräsentiert nicht den Belüftungsstatus des gesamten Bodens.

Letztendlich müssen alle Messwerte in Korrelation zur Pflanzenreaktion gesehen werden, auch wenn es bisher nicht möglich ist, wie von STOLZY et al. (1961) festgestellt, einem spezifischen Sauerstoffgehalt eine bestimmte Pflanzenreaktion zuzuordnen.

3. Zielstellung

Die Ziele dieser Arbeit waren:

- Etablierung von Sauerstoffoptoden als neue Messmethode zur kontinuierlichen Überwachung des absoluten Sauerstoffgehalts im Boden bzw. Substrat – sowohl in der Bodenluft als auch in der Bodenlösung
- Ermittlung der Sauerstoffmangelempfindlichkeit verschiedener Gemüsearten im Boden und in Nährlösung
- Evaluation verschiedener Belüftungsmethoden im geschützten Anbau in Substrat: Wirkung von chemischer Belüftung mit H_2O_2 , Belüftung mit Druckluft (*porous pipes*) und Verwirbelung von Luft im Gießwasser (AirJector) auf Bodensauerstoffgehalt und Ertrag
- Vergleich zwischen chemischer Belüftung (H_2O_2) und Belüftung mit Druckluft im hydroponischen Anbau

4. Material und Methoden

4.1 Sauerstoffmessmethodik

Die Sauerstoffmessung erfolgte durch Detektion der Lumineszenz-Abklingzeit eines Sauerstoffsensitiven Farbstoffes unter Verwendung der Phasenmodulationstechnik. Der Nachweis von Sauerstoff geschieht durch einen Luminophor, der seine Eigenschaften selektiv in Abhängigkeit von Sauerstoff verändert: der an der Spitze einer Optode aufgetragene Luminophor wird durch energiereiches blaues Licht angeregt (Abb. 3, (1)) und geht in einen angeregten Zustand über (2).

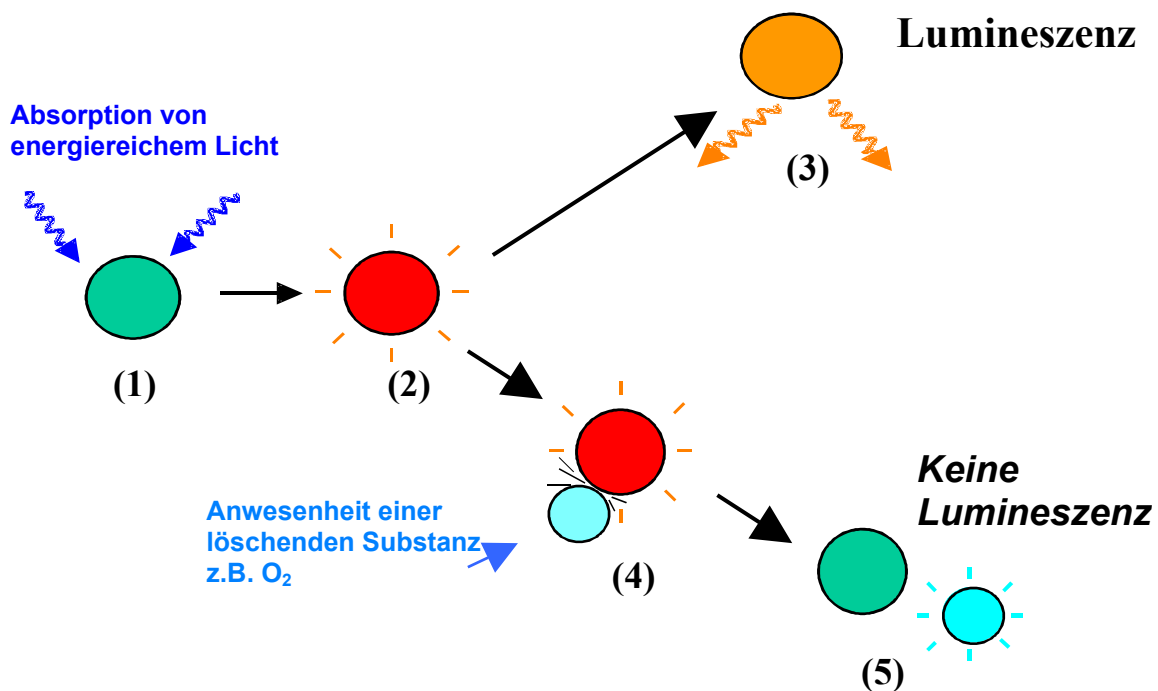


Abb. 3: Eigenschaften des O₂-spezifischen Luminophors (Abbildung nach PreSens)

Nach der Absorption von energiereichem Licht (1) wird der Luminophor angeregt (2). Ist kein Sauerstoff vorhanden gibt der Luminophor die Energie durch Lumineszenz ab (3). Bei Anwesenheit von Sauerstoff (4) übernimmt dieser die Energie und es kommt zu keiner Lumineszenz (5).

Innerhalb einer bestimmten Zeit gibt der Luminophor diese Energie in Form von rotem Licht wieder ab (3). Ist Sauerstoff anwesend, so kann dieser die Energie des angeregten Luminophors übernehmen (4), der Sauerstoff geht in den angeregten Zustand über, und der Luminophor sendet weniger rotes Licht aus (5). Diese Reaktion ist hochspezifisch für Sauerstoff (KAUTSKY 1939).

Wenn der Luminophor mit einem sinusartig moduliertem Licht angeregt wird (Abb. 4 b), verursacht die Dauer der Lumineszenz eine Zeitverzögerung zwischen dem Referenzsignal und den zurückgesendeten Messsignalen. Bei Anwesenheit von Sauerstoff wird dieser sogenannte Phasenwinkel den Wert F_1 haben (Abb. 4 b, blaue Kurve). Nimmt der Sauerstoffgehalt ab,

werden sich Dauer und Intensität der Lumineszenz vergrößern (da weniger Quenching der angeregten Luminophormoleküle), der Phasenwinkel nimmt den Wert F_0 an (gelbe Kurve). Anhand der Differenz der Lumineszenz-Abklingzeiten $t_1 - t_0$ (Abb. 4 a, Sauerstoffgehalt $t_1 >$ Sauerstoffgehalt t_2) ist es möglich, den absoluten Sauerstoffgehalt zu bestimmen. Die Messung der Fluoreszenzabklingzeit bietet gegenüber der Intensitätsmessung erhebliche Vorteile, da die optischen Eigenschaften der Probe wie Farbe, Trübung, Brechungsindex, und, bei faseroptischen Sensoren besonders wichtig, Lichtverluste durch Verbiegen der Faser, nahezu keinen Einfluß auf die Abklingzeit haben. Auch ein Ausbleichen des Indikators oder Schwankungen in der Lichtquelle führen bei Sensoren basierend auf Intensitätsmessungen zu großen Fehlern, sie haben aber auf Abklingzeit nahezu keinen Einfluß.

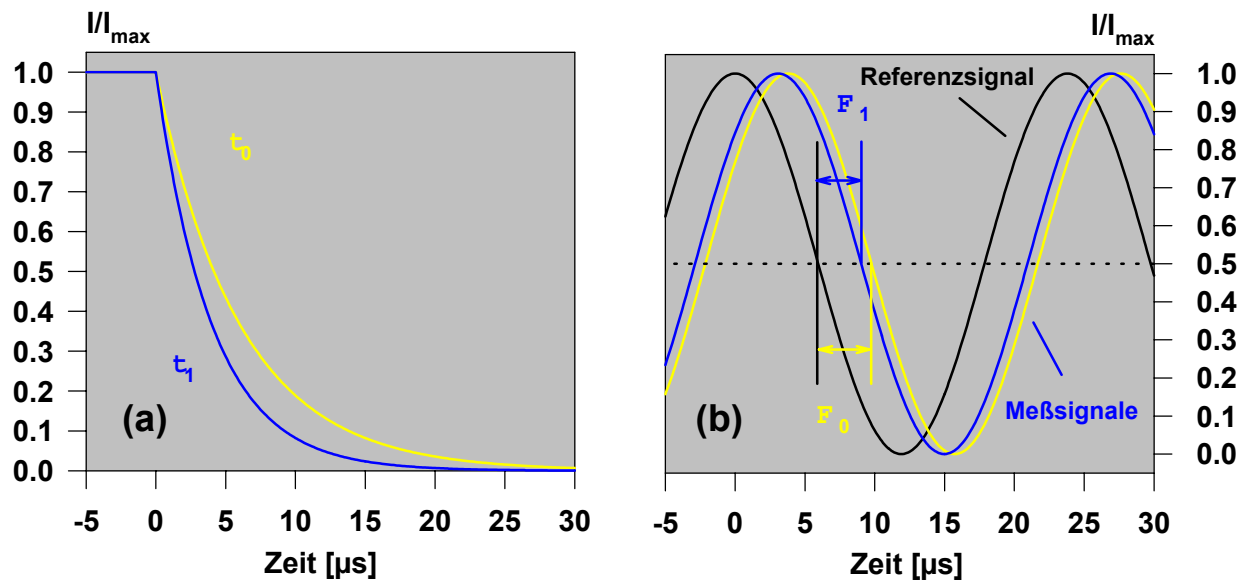


Abb. 4: Lumineszenz-Abklingzeit (a) und Phasenwinkel (b) zwischen einem Referenzsignal und Messsignalen einer Optode (PreSens)

Alle Geräte und Sensoren zur Sauerstoffmessung wurden vom Entwickler und Hersteller PreSens GmbH, Regensburg, bezogen. Die ersten Messungen (Versuche 1 und 2) wurden mit einem Microx 8 (8 Kanäle) und Mikrosensoren Typ A (\varnothing Sensorspitze 50 – 160 µm, Messbereich 0 – 500 % O_2 , implantierbar, flach gebrochen und mit optischer Isolierung) durchgeführt. Die Reaktionszeit der Typ A – Sensoren betrug für gelösten Sauerstoff weniger als 30 s, für gasförmigen Sauerstoff weniger als 10 s. Aufgrund der noch nicht vorhandenen Temperaturkompensation des Microx 8 waren diese Versuche auf stabile Temperaturbedingungen und somit die Klimakammer angewiesen. Eine Steigerung von 1 °C bewirkte ein Absinken des O_2 -Gehalts von 2 – 2,5 %. Wegen des hohen Verschleißes der sehr zerbrechlichen Mikrosensoren beim Einführen in den Boden wurden ab November 2001 (Versuche 3 bis 6) robustere Sensoren und ein temperaturkompensiertes Messgerät verwendet: Microx TX (1 Kanal) mit den zugehörigen Planaroptoden (Typ PSt3, Messbereich 0 – 500 % O_2 , mit optischer Isolierung), welche einen Durchmesser von 2 mm haben (Abb. 5). Zudem ist die

Sensorspitze nicht mit dem Luminophor direkt beschichtet, sondern mit einer dünnen Folie, auf die der Luminophor aufgebracht ist. Die Reaktionszeit der PSt3 – Planaroptoden betrug für gelösten Sauerstoff weniger als 60 s, für gasförmigen Sauerstoff weniger als 10 s. Für die Versuche 7 bis 14 waren Fibox 2 – Geräte im Einsatz, die ebenfalls mit den Planaroptoden betrieben wurden, diesmal zusätzlich geschützt durch eine Stahlhülle (Abb. 5). Der große Vorteil der Fiboxgeräte bestand darin, dass sie an einen DL2-Datalogger (Delta-T Devices) angeschlossen werden konnten, selbständig Daten sammeln und speicherten. Ein PC / Laptop war nur noch zum Kalibrieren und Daten abrufen nötig, nicht mehr für die gesamte Zeit der Datenerfassung. Somit war es nun möglich, mit vier Geräten gleichzeitig zu messen. Die für die einzelnen Versuche verwendeten Geräte mit den zugehörigen Sensoren sind zusammenfassend in Tabelle 1 dargestellt.

Tab. 1: Verwendete Messgeräte und Sensoren für Versuche 1 bis 14

Versuch	Gerät	Sensor	Max. Anzahl parallele Messg.	Temperaturkompensation	Datenaufzeichnung
1 - 2	Microx 8	Microoptoden Typ A	8	nein	Laptop
5 - 6	Microx TX	Planaroptoden	5	ja	Laptop
7 - 14	Fibox 2	Planaroptoden + Stahlhülle	4	ja	Laptop/Logger

Die Eichung der Sensoren erfolgte durch eine Zweipunkt-Kalibrierung: für jeden Sensor wurde der 0 % O₂-Wert durch eine sauerstofffreie 1 %-ige Na₂SO₃-Lösung und der 100 % O₂-Wert durch bis zur Sättigungsgrenze angereicherte feuchte Luft ermittelt. 100 % der angegebenen Sauerstoffwerte entsprachen 21 Vol % O₂ normaler Luft. Durch chemische Belüftung war es möglich, den Sauerstoffgehalt auf über 100 % zu steigern. Innerhalb des für die Sensoren angegebenen Messbereichs von 0 - 500 % O₂ betrug der Fehler maximal ± 1 %.



Abb. 5: Planaroptode mit schützender Stahlhülle (PreSens)

4.2 Einfluss von organischer Masse und Bepflanzung auf den O₂-Gehalt im Substrat

Um den spezifischen Sauerstoffverlauf in anorganischen und organischen Substraten bei Flutung und Drainage, mit und ohne Bepflanzung, zu ermitteln, wurden vergleichende Versuche in einer Klimakammer (Heraeus Vötsch Anlage) durchgeführt (durchschnittliche Temperatur 18 °C, rel. Luftfeuchte 60 – 70 %, Assimilationsbelichtung von 7.30 – 21.00 Uhr mit 120 – 150 µmol/m²s). Der O₂-Verlauf wurde jeweils mit Mikrosensoren (Microx 8) in ca. 10 cm Tiefe gemessen.

4.2.1 Versuch 1: Abnahme des O₂-Gehaltes in verschiedenen Substraten

Jeweils zwei weiße 5 l-Plastikeimer (d.h. keine Erwärmung der Töpfe aufgrund der Außenfarbe) mit gebohrtem Drainageloch wurden mit (1) Quarzsand (Körnung 0,6 – 1,2 mm), (2) einer 1:1 Mischung aus Quarzsand und Oberboden (sL), (3) reinem Unterboden (IS), (4) Unterboden + 20 % Betriebskompost (pH-Wert 7,3; lösliche Salze in Wasser 1,46 g/l) oder (5) Unterboden + 40 % Betriebskompost befüllt. Die Füllmenge betrug pro Eimer bis 3 cm unterhalb des oberen Randes (ca. 4,8 – 4,9 l). Mit verschlossenem Drainageloch (durch Gummistopfen) wurden die Eimer solange geflutet, bis der O₂-Gehalt auf 0 % abgesunken war. Anschließend wurde der Gummistopfen entfernt und die Eimer drainiert. Der Sauerstoffgehalt wurde solange aufgezeichnet, bis die Werte wieder annähernd 100 % erreicht hatten.

4.2.2 Versuch 2: Abnahme des O₂-Gehaltes bei Bepflanzung

Chinakohl [*Brassica pekinensis* (Lour.) Rupr.] 'Niko F1' (Fa. Juliwa) wurde in mit Torfkultursubstrat 1 (TKS 1, Fa. Floragard) befüllten Vefipots ausgesät. Nach fünf Wochen Anzuchtphase unter konstanten Bedingungen in der Klimakammer (durchschnittliche Temperatur 18 °C, rel. Luftfeuchte 60 – 70 %, Assimilationsbelichtung von 7.30 – 21.00 Uhr mit 120 – 150 µmol/m²s) wurden jeweils vier Pflanzen zusammen in einen weißen 5 l-Plastikeimer gepflanzt (d.h. keine Erwärmung der Töpfe aufgrund der Außenfarbe), welcher mit Unterboden + 40 % Betriebskompost befüllt war. Es wurden insgesamt vier Eimer bepflanzt. Nach weiteren drei Wochen wurden drei Eimer geflutet, bis der O₂-Gehalt auf 0 % abgesunken war. Anschließend wurde der Gummistopfen entfernt und die Eimer drainiert. Der Sauerstoffgehalt wurde solange aufgezeichnet, bis die Werte wieder annähernd 100 % erreicht hatten. Als Kontrolle diente ein beplanter Eimer, der bei Überschreitung von 120 hPa Saugspannung bewässert wurde. Der Versuch dauerte vier Tage.

4.3 Screening verschiedener Gemüsearten auf Empfindlichkeit gegen O₂-Mangel

Gurken (*Cucumis sativus* L.), Tomaten [*Lycopersicon lycopersicum* (L.) Karst. ex Farw.], Zucchini (*Cucurbita pepo* L. convar. *giromontiina*), Blumenkohl [*Brassica oleracea* L. convar. *botrytis* (L.) Alef. var. *botrytis* L.], Chinakohl [*Brassica pekinensis* (Lour.) Rupr.], Spinat (*Spinacia oleracea* L.) und Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L. ssp. *vulgaris* var. *vulgaris*) wurden

am 23.5.01 in Vefipots ausgesät und unter optimalen Bedingungen angezogen. Nach ca. zwei Wochen wurden jeweils zwei Pflanzen in weiße 5 L-Plastikeimer gepflanzt (d.h. keine Erwärmung der Töpfe aufgrund der Außenfarbe) und im Gewächshaus auf Tischen aufgestellt. Pro Art wurden vier Eimer bepflanzt. Die Eimer waren mit einer Mischung aus Unterboden + 10 % Kompost gefüllt und hatten 1 cm über dem Boden ein gebohrtes Loch. Dieses konnte für die Dauer der Flutung mit einem Gummistopfen verschlossen werden. Am 6.7.01 wurden pro Art zwei Eimer für drei Tage manuell bis 3 cm über der Substratoberfläche geflutet (vier Pflanzen je Art pro Behandlung). Die Geschwindigkeit und Reihenfolge des Welkens der Pflanzen wurde bestimmt. "Welke" wurde durch den nachlassenden Turgordruck definiert, aufgrund dessen es zu beginnendem Herabhängen der Blätter kam. Nach diesen drei Tagen wurden die Gefäße drainiert und nach weiteren drei Tagen beurteilt, inwieweit sich die Pflanzen bezüglich Turgor, Farbe und Wachstum erholt hatten (photographische Auswertung). Die Kontrollen (zwei Eimer jeder Art) wurden bei Überschreitung von 120 hPa Saugspannung bewässert (zwei Pflanzen je Art pro Behandlung). Aufgrund der fehlenden Temperaturkompensation des Microx 8 konnte in diesem Versuch der Sauerstoffgehalt in den Gefäßen nicht aufgezeichnet werden, da der Versuch im Gewächshaus stattfand. Es wurde jedoch bewusst eine Flutungsdauer von drei Tagen gewählt um sicher zu gehen, dass alle Behandlungen unter absolutem Sauerstoffmangel (Anoxia) litten.

4.4 Ermittlung eines staunässe-anfälligen Substrates

Gemäß einer modifizierten Schnellmethode nach Bohne (BOHNE et al., 1998) wurden vier Substrate auf ihre Wasserkapazität untersucht: Torfkultursubstrat 1 (TKS 1, Floragard), eine Mischung TKS 1 : Holzfaser (Toresa spezial, Intertoresa AG) 1:1, Holzfaser und Pelargoniensubstrat (Klasmann-Deilmann).

Zuerst wurden die Substrate auf Topffeuchte angefeuchtet, um alle Feinporen im Substrat mit Wasser zu füllen. Anschließend wurde gemäß VDLUFA das standardisierte Volumengewicht bestimmt (für Toresa spezial VDLUFA 1997, für die anderen Substrate VDLUFA 1991, Tab. 2). Zur Bestimmung der Wasserhaltekapazität wurde die erforderliche Substratmenge für 385 ml bei Standardvolumengewicht abgewogen, in unten mit einem Netz verschlossene Zylinder gefüllt und auf 10 cm gleichmäßig verdichtet. Nach dem Glattstreichen der Oberfläche wurden die so befüllten Zylinder auf ein Sandbett in einer Kiste gestellt und bis knapp unter den oberen Zylinderrand geflutet. Da das Wasser die in den Substraten eingeschlossene Luft erst allmählich verdrängte, wurde der Wasserpegel immer wieder kontrolliert und angepasst. Nach acht Stunden Flutung wurde die Sandkiste für weitere acht Stunden drainiert, das Gewicht der Zylinder bestimmt und die Wasserhaltekapazität in % (Vol/Vol) berechnet.

4.5 Verträglichkeit und optimale Applikation von H₂O₂

4.5.1 Handhabung und Berechnung von H₂O₂

Das Peroxid wurde in technischer Reinheit in 30 %-iger Lösung von Fa. Nierle, Freising bezogen und war mit Phosphorsäure stabilisiert. Die Überprüfung der Sauerstoffkonzentration in der Nährlösung mit Indikatorstäbchen (Fa. Merck) erwies sich als ungeeignet, da nur eine grobe Farbskala für H₂O₂ in mg/l angegeben war, aber keine absoluten Sauerstoffwerte.

Basierend auf der Erkenntnis von PARDIECK et al. (1992), demzufolge eine H₂O₂-Konzentration von 0,1 mM innerhalb einer Zelle toxisch wirkt, wurde der Schwerpunkt der folgenden Versuche 5 bis 9 auf eine Sollkonzentration von 0,4 mM **im Substrat** gelegt, da von Verlusten durch Disproportionierung und Peroxidasen in den Zellwänden und auch durch den Verbrauch durch Mikroorganismen im Substrat ausgegangen werden kann.

Die anzusetzende H₂O₂-Konzentration für eine Sollkonzentration von 0,4 mM **im Substrat** für Versuch 5 und 6 wurde folgendermaßen berechnet:

Die jeweils neun 5 l – Töpfe pro Variante auf den Tischen waren mit Pelargoniensubstrat gefüllt, welches eine Wasserhaltekapazität von 66 % hat, d.h. in 1 l Substrat sind 660 g Wasser. In jedem Topf sind somit bereits 3,3 l Wasser enthalten. Pro Tag wurde acht mal für jeweils 10 min mit 2 l/h – Tropfern bewässert. Pro Bewässerungsgang kamen 0,333 l in den Topf, was einen Verdünnungsfaktor von $3,333 \text{ l} / 0,333 \text{ l} = 10$ ergibt.

Für eine Sollkonzentration von 0,4 mmol H₂O₂/l Substrat pro Bewässerungsgang musste die Konzentration der **Ausbringungslösung** in den Vorratsbecken unter den Tischen $0,4 \text{ mmol/l} \times 10$ (Verdünnungsfaktor) = 4 mmol/l sein. Dies entspricht einer Konzentration von $4 \text{ mmol/l} / 1000 = 0,004 \text{ mol/l}$; oder $0,004 \text{ mol/l} \times 34 \text{ g/mol}$ (Molmasse von H₂O₂) = 0,136 g/l H₂O₂ (0,014 %-ige H₂O₂-Lösung).

Diese ausgeführte Beispielsrechnung wurde dementsprechend für die Konzentrationen 0,8 mM, 4 mM und 8 mM durchgeführt. Für Versuch 6 wurden die neu eingesetzten 4 l/h – Tropfer berücksichtigt.

4.5.2 Darstellung der Sauerstoffmesswerte

Die Darstellung aller Messverläufe für alle Versuchsvarianten war bei Versuch 1 und 2 noch möglich, da diese Versuche noch wenig Varianten hatten. Für die Versuche 5 bis 9 mit mehreren Varianten und Messungen in jeweils drei Bodentiefen (5, 10 und 15 cm) hätte die Darstellung aller Messverläufe die Übersichtlichkeit und Vergleichbarkeit stark beeinträchtigt.

Trotz eines homogenen Substrates war die Streuung innerhalb der wiederholten Messungen an gleicher Stelle enorm hoch. In Abb. 6 dargestellt sind jeweils fünf (Variante H2, links) und vier (Variante A, rechts) Wiederholungsmessungen in der jeweils gleichen Bodentiefe. Prinzipiell

wurden alle Sauerstoffmessungen direkt unterhalb einer Tropfstelle durchgeführt, um den maximal verfügbaren Sauerstoffeintrag zu erfassen und die Streuung zu minimieren.

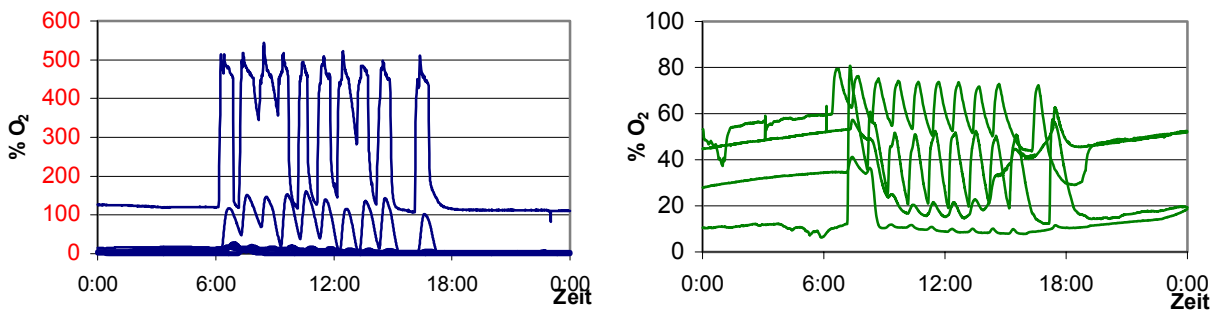


Abb. 6: Variabilität des O₂-Verlaufs aus den Versuchen 7 bis 9 in Variante H2 in 5 cm Tiefe (fünf Wiederholungsmessungen, links) und in Variante A in 10 cm Tiefe (vier Wiederholungsmessungen, rechts). 100 % O₂-Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff

Anhand Abb. 6 wird deutlich, dass es nicht möglich ist, innerhalb einer definierten Bodentiefe exakte Angaben über deren Sauerstoffgehalt zu machen. Aufgrund der großen Empfindlichkeit der Sensoren wurden auch Gasverhältnisse in Mikroporen erfasst, welche auf engstem Raum sehr unterschiedlich sein können. Für den Vergleich besser geeignet als ein absoluter und fixer Wert ist deshalb ein Cluster von z.B. $\pm 20\%$ O₂, innerhalb dessen der größte Teil der gemessenen Sauerstoffverlaufskurven mit hoher Wahrscheinlichkeit anzutreffen ist. Die gewählten Beispiele in Abb. 6 sind bewusst extrem gewählt, jedoch war eine größere Streuung auch bei allen anderen Messungen der Fall.

Es wurde deshalb versucht, "repräsentative" Tagesverläufe darzustellen. Prinzipiell wurde in jeder Variante und jeder Bodentiefe mehrere Tage gemessen. Nach Setzen der Optode in die entsprechende Tiefe dauerte es in der Regel einen Tag, bis sich der Verlauf stabilisierte. Durch nicht nachvollziehbare Schwankungen der Pumpenleistungen variierten die "Bewässerungsspitzen" an manchen Tagen atypisch. Diese Kurven wurden nicht dargestellt. Aus dem nach diesen Auswahlverfahren verbliebenen Bündel an mehr oder weniger streuenden Kurven wurde versucht, eine Kurve auszuwählen, die einem Mittelwert nahe kam.

Auf eine Summierung und Bilanzierung der einzelnen Kurven zur Ermittlung einer "echten" Mittelwertskurve wurde bewusst verzichtet, weil damit auch ein großer Informationsverlust einher gegangen wäre, den jede Messkurve individuell birgt.

So sind nicht nur die Maximal- und Minimalwerte einer Messkurve von Belang, sondern auch der Beginn der Bewässerung (ersichtlich an der ersten "Bewässerungsspitze"), die Anzahl der Bewässerungen (Anzahl der "Bewässerungsspitzen"), der Grad, wie schnell der Sauerstoffgehalt jeweils nach einer Bewässerung abfällt (Sauerstoffbedarf des Substrats) und ob er eventuell bis zur nächsten Bewässerung wieder steigt; der Grad, wie stark der Sauerstoffgehalt insgesamt über alle Bewässerungstermine während eines Tages abfällt und wie stark der Sauerstoffgehalt über die bewässerungsfreie Nacht wieder ansteigt (Drainageeigenschaften des Substrats). Auch die Effekte der Belüftungsmethoden sind nicht nur an einem höheren Sauerstoffgrundniveau, sondern auch an wesentlich stärker ausgeprägten Bewässerungsspitzen ersichtlich.

Für eine bessere Anschaulichkeit wurde für die Versuche 7 bis 9 zusätzlich zu den Graphiken mit den nach oben beschriebenen Kriterien ausgewählten Kurven jeweils eine vereinfachte Graphik erstellt. Diese "bereinigte" Graphik (jeweils in der rechten Spalte dargestellt) weist für jede Bodentiefe nur eine einzige – möglichst "mittlere" Kurve auf. Dies soll Vergleiche erleichtern – allerdings immer im Hinblick auf die Streubreite aller gemessenen Kurven (jeweils in der linken Spalte dargestellt).

Die Variabilität zwischen den Sensoren ist einerseits auf unterschiedliche Kalibration (jeder Sensor musste einzeln kalibriert werden) durch ev. schwankende Konzentrationen der Eichmedien und eine unterschiedliche Luminophorbeschichtung (durch häufiges Messen im Boden war ein Abrieb des aufgetragenen Luminophors vorhanden) zurückzuführen. Diese beiden Faktoren führten zu einer "Grundschwankung" von weniger als 5 % zwischen den Sensoren. Der Großteil der Streuung ist sicherlich auf die Heterogenität des Bodens zurückzuführen. Auch spielte es eine Rolle, ob die Messwerte nur mit einem PC (Laptop) oder dem Datenlogger aufgezeichnet wurden. Aus nicht geklärten Gründen lagen die aufgezeichneten Messwerte des Datenloggers generell ca. 10 % höher als die eines PCs. Mehrere Inspektionen sowohl des Datenloggers durch die Fa. UMS, München, als auch der Fibox-Geräte durch PreSens kamen diesem Umstand nicht auf die Spur.

4.5.3 Verträglichkeit und optimale Applikation von H₂O₂ 2002

Tomaten [*Lycopersicon lycopersicum* (L.) Karst. ex Farw.] 'Douglas F1' wurden am 10.12.01 ausgesät, am 18.1.02 in 12 cm Töpfe und am 14.2.02 in 5 l – Plastiktöpfe gepflanzt (eine Pflanze pro Topf), die mit Pelargoniensubstrat gefüllt waren (Fa. Klasmann-Deilmann). Die Töpfe wurden in Haus 2/1 der Versuchsstation Dürnast aufgestellt und mit einem Bewässerungscomputer (Multirain) acht mal pro Tag für jeweils 10 min tropfbewässert. Pro Topf und Pflanze wurde ein Tropfer mit einer Leistung von 2 l/h gesteckt. Der EC-Wert wurde mittels der für den parallel laufenden Versuch 6 verwendeten Stammlösungen auf 2,0 – 2,5 mS/cm eingestellt. Pro Tisch (1,65 m x 2,0 m, entspricht einer Parzelle) wurden neun Töpfe aufgestellt (neun Pflanzen pro Behandlung und Wiederholung). Der Versuch wurde in einer Blockanlage mit zweifacher Wiederholung durchgeführt. Ab dem 26.2.02 wurden die Pflanzen für vier Wochen mit folgenden H₂O₂-Konzentrationen in der Nährlösung behandelt (Tab. 2):

Tab. 2: Ausbringungskonzentration und geschätzte Konzentration von H₂O₂ im Substrat für die Varianten I – III aus Versuch 5

	Variante I		Variante II		Variante III	
	in %:	in mM:	in %:	in mM:	in %:	in mM:
Ausbringungskonzentration:	0,0136	4	0,136	40	0,272	80
Konzentration im Substrat:		0,4		4		8

Das Peroxid wurde in entsprechender Menge in die Vorratsbecken unter den Tischen gegeben und somit bei jedem Bewässerungsgang automatisch über die Tropfer appliziert. Die Kontrollpflanzen wurden ohne Zugabe von H_2O_2 bewässert. Während der Behandlung wurde der Sauerstoffgehalt in 5 und 10 cm Tiefe aufgezeichnet. Nach Versuchsende am 2.4.02 wurden Wurzelwachstum und -verteilung photographisch bonitiert.

4.5.4 Verträglichkeit und optimale Applikation von H_2O_2 2003

Tomaten [*Lycopersicon lycopersicum* (L.) Karst. ex Farw.] 'L973B' wurden am 17.2.03 ausgesät, pikiert, in 12 cm Töpfe getopft und am 9.4.03 in 5 l – Plastiktöpfe gepflanzt (eine Pflanze pro Topf), die mit Pelargoniensubstrat gefüllt waren (Fa. Klasmann-Deilmann). Die Töpfe wurden in Haus 2/1 der Versuchsstation Dürnast aufgestellt und mit einem Bewässerungscomputer (Multirain) acht mal pro Tag für jeweils 10 min bewässert. Pro Topf und Pflanze wurde ein Tropfer mit einer Leistung von 4 l/h gesteckt. Der EC-Wert wurde mittels Flory 9 (Euflor Flory 9 Hydro, 10 % NO_3-N , 5 % NH_4-N , 7 % P_2O_5 , 22 % K_2O , 6 % MgO + Spurenelemente, angesetzt mit Umkehrosmosewasser) auf 2,2 mS/cm eingestellt. Die Temperaturführung lag bei 19 °C tagsüber und 15 °C nachts. Pro Tisch (1,65 m x 2,0 m, entspricht einer Parzelle) wurden zehn Töpfe aufgestellt (zehn Pflanzen pro Behandlung und Wiederholung). Der Versuch wurde in einer Blockanlage mit zweifacher Wiederholung durchgeführt. Ab dem 15.4.03 wurden die Pflanzen für zwei Wochen mit folgenden H_2O_2 -Konzentrationen in der Nährlösung behandelt (Tab. 3):

Tab. 3: Ausbringungskonzentrationen und geschätzte Konzentration von H_2O_2 im Substrat für die Varianten I – III aus Versuch 6

	Variante I		Variante II		Variante III	
	in %:	in mM:	in %:	in mM:	in %:	in mM:
Ausbringungskonzentration:	0,0068	2	0,0136	4	0,068	20
Konzentration im Substrat:		0,4		0,8		4

Die Kontrollpflanzen wurden ohne Zugabe von H_2O_2 bewässert. Während der Behandlung wurde der Sauerstoffgehalt in 5, 10 und 15 cm Tiefe aufgezeichnet. Nach Versuchsende am 29.4.03 wurde das Sprossfrischgewicht und der Durchwurzelungsgrad im Substratvolumen bestimmt. Eins beschreibt den besten Durchwurzelungsgrad, vier den schlechtesten.

4.6 Auswirkungen verschiedener Belüftungsmethoden auf Boden und Pflanze

Um die Wirksamkeit und Effizienz verschiedener Belüftungsmethoden zu ermitteln, wurde über zwei Jahre ein dreiteiliger Gewächshausversuch mit Tomaten in Substratkultur mit rezirkulierender Nährlösung durchgeführt.

4.6.1 Versuchsvarianten

H1 0,4 mM H₂O₂ im Substrat

H2 0,8 mM H₂O₂ im Substrat

Die individuell angesetzten H₂O₂-Lösungen wurden mit Magnetdosierpumpen (gamma/ L Vers. A, Typ 0708) der Fa. Prominent Heidelberg mit einer Rate von 3,5 l/h (H1) und 3,1 l/h (H2) in den Bewässerungskreislauf injiziert. Pro Variante wurden jeweils 50 l in lichtgeschützten Kunststoffbehältern angesetzt, die etwa nach sieben Tagen (Variante H1) bzw. nach 14 Tagen (Variante H2) aufgebraucht waren (Abb. 7 links). Um eine gleich bleibende Konzentration von H₂O₂ im Substrat gewährleisten zu können, mussten die Lösungen abhängig von der Bewässerungsdauer (und damit – menge) neu angesetzt werden, da die Bewässerungsdauer fortwährend an die Pflanzenbedürfnisse angepasst wurde. Es wurde versucht, die Konzentration der ausgebrachten Lösungen für H1 und H2 annähernd konstant zu halten. Eine technisch bedingte Schwankung ließ sich nicht vermeiden.

A Belüftung mit einem Venturi- Luft -Injektor (AirJector Modell A3, Eingangsdruck ≈ 2,5 bar, Ausgangsdruck ≈ 2,0 bar, Gas/Flüssigkeitsverhältnis ≈ 10 – 13 %, Fa. Mazzei, Kalifornien, Abb. 7 rechts)

P Belüftung mit Porous Pipes (Leaky Pipe Systems Ltd, England), die mit Druckluft durchströmt wurden (ca. 8 m³/h, jeweils für 20 min zeitgleich zur Bewässerung = 2,7 m³ pro Bewässerungsgang) und in 15 cm Tiefe im Substrat verlegt wurden. Nur im 8. und 9. Versuch. Ursprünglich waren diese aus Altgummi hergestellten schwarzen Schläuche für die Bewässerung entwickelt worden, hatten sich aber aufgrund ungleichmäßiger Wasserabgabe nicht durchgesetzt.

Generell wurden alle Belüftungsvarianten mit einer Drainquote von mindestens 50 % bewässert. Der jeweilige Beginn der Belüftungsbehandlungen als auch eine Übersicht über die Varianten sind in Tab. 4 angegeben.

Für **Versuch 7** diente als Kontrolle (alle Belüftungsbehandlungen hatten jeweils nur einen Tropfschlauch auf dem Substrat verlegt):

K1 Bewässerung mit einem auf dem Substrat verlegten Tropfschlauch wie in den Belüftungsvarianten, gleiche Bewässerungsmenge wie in den Belüftungsvarianten

K2 Bewässerung mit Mikroschläuchen (Tropfleistung 2 l/h, 1 Tropfer pro Pflanze), mit gleicher Bewässerungsmenge wie in den Belüftungsvarianten. Diese Kontrolle sollte als Variante mit "Good agricultural practice" dienen.



Abb. 7: Links: Vorratsbehälter für H₂O₂ (Variante H1 und H2) in einer außer Betrieb genommenen Gefriertruhe zur Temperaturstabilisierung des Peroxids. Rechts: AirJector Fa. Mazzei (Variante A), USA

In den Versuchen 8 und 9 hatten beide Kontrollen wie die Belüftungsbehandlungen jeweils zwei Tropfschläuche (auf dem Substrat und in 10 cm Tiefe), allerdings mit unterschiedlichen Bewässerungsmengen:

K1 Bewässerungsmenge wie in den Belüftungsvarianten

K2 optimale Bewässerung wie praxisüblich (Drainquote ca. 30 %)

Tab. 4: Übersicht über Versuchsparameter der Versuche 7 bis 9

Versuch	Aussaat	Pflanzung	Varianten	Behandlungsbeginn	Erntebeginn	Versuchsende
7	14.6.02	15.7.02	H1, H2 K1, K2 A	21.8.02	24.9.02	18.11.02
8	29.11.02	27.1.03	H1, H2 K1, K2	10.3.03	21.4.03	7.7.03
9	6.6.03	9.7.03	A, P	26.8.03	8.9.03	31.10.03

4.6.2 Anzucht und Kulturführung

Die Pflanzen (*Lycopersicon lycopersicum* (L.) Karst. ex Farw.] 'Douglas F1' (Fa. Juliwa)) wurden ausgesät, mehrmals pikiert, um die Wurzelbildung anzuregen und in 12er Plastiktöpfe gepflanzt. Die Anzucht erfolgte unter optimalen kontrollierten Bedingungen im Gewächshaus. Ab einer Höhe von ca. 30 cm wurden die Pflanzen in Rinnen (4,9 m x 28,5 cm) in Gewächshaus 4 der Versuchsstation Dürnast gepflanzt. Pro Rinne wurden jeweils 22 Pflanzen gepflanzt (11 Pflanzenpaare, jeweils nebeneinander). Kultiviert wurden die Pflanzen im Ablagesystem, d.h. sie wurden um eine Stützschnur gewickelt oder geklipst (mit Gurkenklipsen) bis sie die Höhe des Energieschirms erreicht hatten (ca. 2,50 m). In regelmäßigen Abständen wurden die Pflanzen ausgeizt und abgehängt, damit die Höhe von 2,50 m nicht überschritten wurde. Die genauen Aussaat- und Pflanztermine, Beginn der Ernte sowie das Versuchsende sind in Tabelle 4 dargestellt.

4.6.3 Versuchsaufbau

Der Aufbau der Rinnen ist Abb. 8 bis 10 zu entnehmen. Die Rinnen (4,9 m x 28,5 cm) waren mit weißer Folie ausgelegt, welche durch ein Holzgerüst 30 cm hoch gestützt wurde (Abb. 8). Zuerst wurden die Rinnen mit einer 5 cm – Schicht Drainagekies befüllt, auf die ein Vlies gelegt wurde. Anschließend wurden 20 cm Pelargoniensubstrat (Fa. Klasmann-Deilmann) eingefüllt, in welches die Bewässerungsschläuche (T-Tape, Tropferabstand 20 cm) eingebettet wurden. Für Versuch 7 wurde pro Rinne nur ein Tropfschlauch auf der Substratoberfläche verlegt (Abb. 9), für die Versuche 8 und 9 wurde zusätzlich zu diesem Oberflächenschlauch ein weiterer Tropfschlauch in 10 cm Tiefe eingebettet (Abb. 10). Wie sich in Versuch 7 gezeigt hatte, war ein Tropfschlauch für die Versorgung der Pflanzen zwar ausreichend, allerdings nicht fähig, das Substrat konstant nass zu halten. Deshalb wurde in den Versuchen 8 und 9 ein weiterer Tropfschlauch in 10 cm Tiefe verlegt, um andauernde staunasse Bedingungen simulieren zu können. Ein weiterer Grund war die möglichst wurzelnahe Applikation von der mit Peroxid bzw. Luft angereicherten Nährlösung. Auch wurde bei Versuch 8 und 9 zusätzlich ein Pressluftschlauch in 15 cm Tiefe verlegt (Variante P). Die mit H₂O₂ (Variante H1 und H2) und Luft (Variante A) angereicherte Nährlösung wurde durch die Bewässerungsschläuche appliziert. Pro Rinne wurden jeweils 22 Pflanzen gepflanzt (11 Pflanzenpaare, jeweils nebeneinander).



Abb. 8: Aufbau der Rinnen für Versuch 7 bis 9

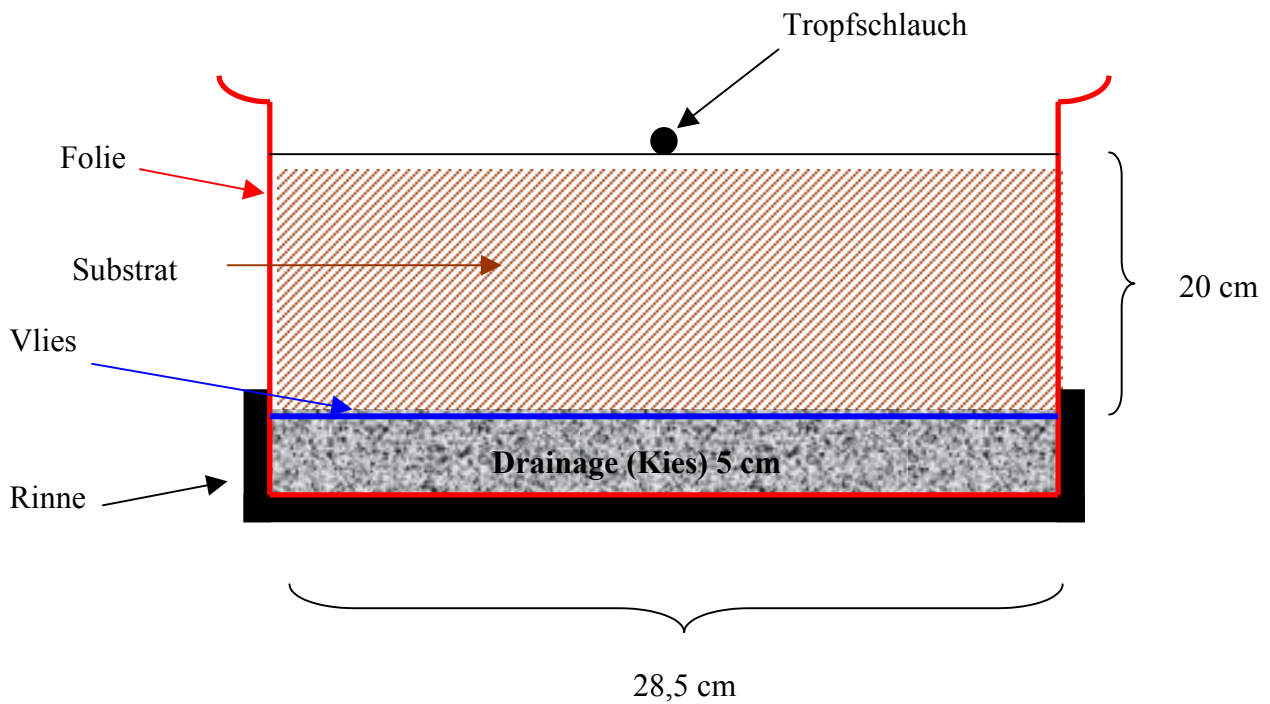


Abb. 9: Aufbau der Rinnen für Versuch 7, Querschnitt

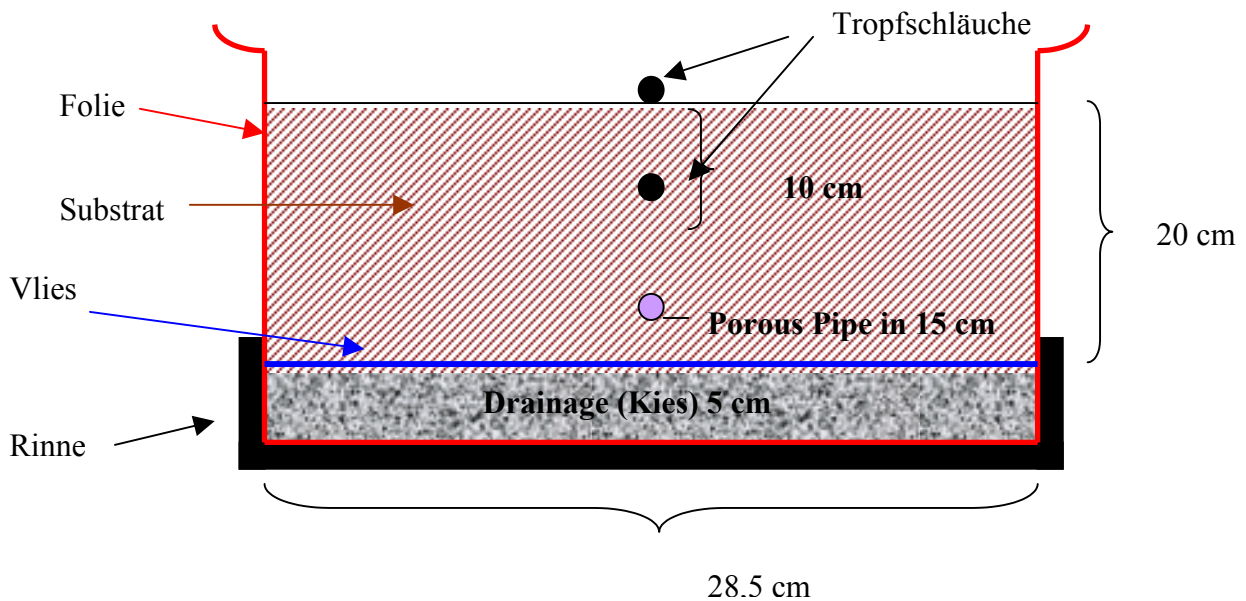


Abb. 10: Aufbau der Rinnen für Versuche 8 und 9, Querschnitt

4.6.4 Bewässerung

Bewässert wurde in einem geschlossenen System mit T-Tape Tropfschläuchen Typ 504, die einen Tropferabstand von 20 cm hatten. Die durchschnittliche Tropfleistung pro Tropfstelle betrug abhängig vom Betriebsdruck 0,8 – 1,2 l/h. Die Steuerung der Bewässerung erfolgte mit einem Kriwan- Gewächshauscomputer zeitabhängig zehn mal pro Tag. Die Bewässerungsmenge richtete sich nach dem Alter und Bedarf der Pflanzen – Ziel war es, eine Drainquote von 50 – 70 % für alle Varianten zu erreichen, mit Ausnahme der Optimalkontrolle K2 in Versuch 8 und 9, welche lediglich mit einer Drainquote von 30 % bewässert wurde. Hierfür wurde die

Bewässerung von 0,5 l/Pflanze/Tag nach der Pflanzung bis mitunter zu 7 l/Pflanze/Tag kurz vor Versuchsende im Sommer (Versuch 7 und 9) gesteigert. Die Bewässerungsdauer variierte durch die sich verändernden Bedürfnisse der Pflanzen als auch durch die jeweiligen Förderleistungen der Bewässerungspumpen. Eine lichtgesteuerte Bewässerung war aus technischen Gründen nicht möglich. Somit wurde die Bewässerung nur bedingt den Pflanzenbedürfnissen angepasst.

Versuch 7 wurde nur mit einem Tropfschlauch auf der Substratoberfläche, Versuch 8 und 9 mit zwei Tropfschläuchen (auf der Oberfläche und in 10 cm Tiefe) bewässert. Der untere Schlauch wurde ca. vier Wochen nach der Pflanzung aktiviert, da zu dieser Zeit das Wurzelsystem der Pflanzen bereits stark genug entwickelt war, um auch aus tieferen Schichten applizierte Nährlösung aufzunehmen. Zudem stieg der Wasserbedarf der Pflanzen. Alle Varianten hatten eigene Sandfilter und separate Bewässerungskreisläufe (Vorlauf und Drainwasserrücklauf). Der wirkliche Wasserverbrauch pro Behandlung in l / Pflanze, errechnet aus Bewässerungsmenge – Drainwassermenge, ist in Abb. 27 dargestellt.

4.6.5 Messung der Saugspannung im Substrat

Pro Variante wurden drei bis vier ca. 40 cm lange Tensiometer der Firma UMS (\varnothing 2 cm) in etwa 10 cm Tiefe gesteckt. Die Saugspannung wurde von einem Klima-Wasser-Dünge-Computer (Kliwadu, FH-Weihenstephan) in Intervallen von 10 Minuten kontinuierlich aufgezeichnet.

4.6.6 Berechnung H_2O_2

Pelargoniensubstrat hat eine Wasserhaltekapazität (WHK) von 66 %, d.h. in 1 l Substrat sind 660 g Wasser. Eine Rinne hat 4,9 m (Länge) x 0,285 m (Breite) x 0,2 m (Füllhöhe) = 0,2793 m³ Substratvolumen. Dies entspricht pro Rinne etwa 280 Litern Substrat (1 dm³ = 1 l). Eine Variante hatte in Versuch 7 jeweils fünf Rinnen: pro Variante waren es daher also 280 l x 5 = 1400 l Substrat, worin 924 l Wasser enthalten waren (WHK 66 %).

Die durch Auslitern ermittelte mittlere Flussrate pro Tropfer von Variante H1 betrug 13 ml/min (= 0,78 l/h), die von Variante H2 17 ml/min (= 1,02 l/h). Jede Variante hatte insgesamt 123 Tropfer (Rinnenlänge 4,9 m x 5 Rinnen = 24,5 m Tropfschlauch; Tropferabstand 0,2 m → insgesamt 24,5 m / 0,2 m = 123 Tropfer). Die Flussrate pro Variante betrug daher für Variante H1 0,78 l/h x 123 = 96 l/h, die für Variante H2 1,02 l/h x 123 = 126 l/h.

Jeden Tag gab es zehn Bewässerungstermine. Für eine Bewässerungsvorgabe von 1 l/Pflanze/Tag (zu Beginn des Versuchs) wurden 110 Liter pro Tag bewässert (jede Variante hatte insgesamt 110 Pflanzen). Pro Bewässerungsgang waren das 110 l / 10 = 11 l pro Variante. Durch die schon im Substrat vorhandenen 924 l Wasser ergab sich mit den neu hinzukommenden 11 l pro Bewässerungsgang ein Verdünnungsfaktor von 924 l / 11 l = 84 (dies galt nur für die Bewässerungsvorgabe 1 l/Pflanze/Tag!)

Für eine Sollkonzentration von 0,4 mmol H₂O₂/l Substrat pro Bewässerungsgang musste die Konzentration der Ausbringungslösung 0,4 mmol/l x 84 (Verdünnungsfaktor) = 33,6 mmol/l sein.

Die Zudosierung der Magnetpumpen war für Variante H1 auf 3,5 l/h, für Variante H2 auf 3,1 l/h eingestellt. Beide Magnetpumpen waren an die normale Bewässerung elektrisch gekoppelt, d.h. sobald die normale Bewässerung lief, wurde automatisch auch mit den Magnetpumpen zudosiert. Bei der Bewässerungsvorgabe von 1 l/Pflanze/Tag wurde in Variante H1 pro Bewässerungsgang für 6,9 min bewässert (Flussrate Variante H1 96 l/h → $t = 11 \text{ l} \times 60 \text{ min} / 96 \text{ l} = 6,9 \text{ min}$). In diesen 6,9 min wurden mit der Magnetpumpe 6,9 min x 3,5 l / 60 min = 0,4 l zudosiert.

Gemäß der Formel $c_1 \times v_1 = c_2 \times v_2$ ergibt sich für die H₂O₂-Konzentration im Vorratsbehälter der Magnetdosierpumpe eine Konzentration von $c_1 = 33,6 \text{ mmol/l} \times 11 \text{ l} / 0,4 \text{ l} = 924 \text{ mmol/l}$. Dies entspricht einer Konzentration von 924 mmol/l / 1000 = 0,924 mol/l; oder 0,924 mol/l x 34 g/mol (Molmasse von H₂O₂) = 31,4 g/l H₂O₂ (3,14 %-ige H₂O₂-Lösung).

Diese ausgeführte Beispielsrechnung wurde dementsprechend für Variante H2 und die Konzentration von 0,8 mM durchgeführt und wöchentlich an die schwankende Flussrate von Variante H1 und H2 und den wachsenden Pflanzenbedarf (von 0,5 l/Pflanze/Tag auf bis zu 7 l/Pflanze/Tag) angepasst. Auch der Gebrauch eines (Versuch 7) oder zweier Bewässerungsschläuche (Versuch 8 und 9), sowie die Anzahl der Rinnen pro Variante (jeweils fünf in Versuch 7, jeweils vier in Versuch 8 und 9) musste berücksichtigt werden.

4.6.7 Düngung und Pflanzenschutz

Gedüngt wurde mit Einzelnährstoffdüngern der Fa. Hydro Agri, die mittels eines Düngeprogrammes ("Substrafeed" Vers. 4.0, Hydro Agri, Rotterdam), welches auch die Drainwasseranalysewerte berücksichtige, an den Pflanzenbedarf angepasst wurden. Das Ausgangsrezept, auf dessen Basis jeweils die neuen Rezepte abzüglich der noch vorhandenen Nährstoffe im Drainwasser berechnet wurden, ist im Anhang angegeben. Der EC wurde während der Kulturperiode entsprechend dem Alter und Bedarf der Pflanzen zwischen 2,0 mS/cm und 3,5 mS/cm variiert. Der pH-Wert schwankte zwischen 6,0 und 7,0. Alle zwei Wochen wurden Proben des Drainwassers genommen und mittels AAS (Atomabsorptionsspektroskopie VARIAN Spectra AA 100, für die Elemente K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn und Cu) und einem Testkit-System der Firma WTW (für NO₃, NH₄ und P) analysiert. Basierend auf diesen Werten wurde ein neues Düngerezept erstellt und angesetzt.

Soweit möglich wurden Hummeln für die Befruchtung, *Encarsia formosa* und *Eretmocerus eremicus* gegen *Trialeurodes vaporariorum* (weiße Fliege), gegen *Thrips tabacii* *Amblyseius cucumeris* und *Macrolophus caliginosus* und gegen *Bradysia paupera* (Trauermücken) *Bacillus turingiensis* Israel eingesetzt (Fa. Hatto Welte) sowie nützlingsverträgliche Pflanzenschutzmittel verwendet (Euparen, Loxiran, Applaud, Neudosan). Mit Beginn der Fruchtbildung wurden die

Pflanzen regelmäßig mit CaCl_2 -Blattspritzungen gegen Blütenendfäule, sowie mit MgSO_4 und den Pflanzenstärkungsmitteln Neudovital, Wuxal und Aminosol behandelt.

4.6.8 Klimaführung

Die Temperaturführung wurde optimal für die Entwicklung der Pflanzen und Fruchtbarkeit gehandhabt (Tag/Nachttemperatur bei 17-22 °C/15-20 °C). Die Lüftungstemperaturen wurden abhängig von der Außentemperatur variiert, um die Solltemperaturen im Gewächshaus möglichst konstant zu halten.

4.6.9 Sauerstoffmessungen

Der Sauerstoffgehalt wurde für jede Variante in den Tiefen 5, 10 und 15 cm im Substrat über mehrere Tage aufgezeichnet. In den Ergebnissen dargestellt ist jeweils ein repräsentativer Tagesverlauf (s. 5.5.4). Für die Messungen waren Fibox-Geräte mit stahlhülsenverstärkten Planaroptoden im Einsatz (Tab. 1).

4.6.10 Gaswechsellmessung

Für die Versuche 7 und 8 wurde die CO_2 -Austauschrate und die Transpirationsrate mit einem Blattkammeranalysator (ACD LCA 4, Analytical Development Company, England) durch Infrarot Gasanalyse an der Pflanze jeweils an einem Fiederblättchen in der Mitte für 5 min gemessen, bis sich der Wert annähernd stabilisiert hatte. Ziel dieser Untersuchungen war, den Stressgrad der Pflanzen auf die Sauerstoffmangelbedingungen und Belüftungsbehandlungen zu untersuchen. Gemessen wurde jeweils von 11.00 – 14.00 Uhr an wolkenlosen Tagen, um eine maximale und konstante Einstrahlung zu gewährleisten. Die Messtermine waren der 29.10.02 für Versuch 7 und der 25.6.-7.7.03 für Versuch 8. In jeder Variante wurden mindestens 5 Pflanzen bemessen.

4.6.11 Chlorophyllfluoreszenz

Für den 7. bis 9. Versuch wurde die Chlorophyllfluoreszenz mit einem portablen Chlorophyllfluorometer (PAM-2000, Fa. Walz, Deutschland) bestimmt. Die Chlorophyllfluoreszenz ist eine Methode, um die Funktionsfähigkeit des Photosyntheseapparates zu beschreiben. Essentiell für diese Art der Messung ist die Dunkeladaptation der Pflanzen. Für Pflanzen in einem Gewächshaus ist es ausreichend, wenn man am frühen Morgen misst, bevor die Blätter mit direktem Sonnenlicht bestrahlt werden (Portable Fluorometer PAM-2000 and data acquisition software DA-2000, Heinz Walz GmbH 1993). Aus der Vielzahl an messbaren Parametern wurden zwei ausgewählt, um den unterschiedlichen Stressgrad der Pflanzen durch die Staunässe zu ermitteln:

- F_0 : Der Wert von F_0 bedeutet die Grundfluoreszenz oder minimale Fluoreszenz eines Blattes. Er bezeichnet die Ausbeute der Fluoreszenz bei geöffneten Reaktionszentren in der Dunkelheit. Diese ist die absorbierte Energie, die während des Übergangs von den Antennenpigmenten zu den Reaktionszentren verloren geht und als Chlorophyll α Fluoreszenz abgestrahlt wird (VERHOEVEN et al. 1997, MATSCHKE et al. 1996, MATSCHKE und AMENDA 1997)
- F_v/F_m : der Quotient beschreibt die maximal mögliche Quantenausbeute des Photosystems II, er ist das Verhältnis der variablen zur maximalen Fluoreszenz. Er zeigt die Effizienz des Photosystems II, daher wird dieser Parameter als Indikator der photosynthetischen Leistungsfähigkeit verwendet. Die Werte zeigen die Quantenausbeute der dunkeladaptierten Pflanzen an und können über die Schädigung des Photosystems II Auskunft geben (MATSCHKE et al. 1996, MATSCHKE und AMENDA 1997).

Für die Messungen wurde jeweils das erste voll entwickelte Blatt genommen. Messtermine waren der 25.10.02 für Versuch 7, der 4.7.03 für Versuch 8 und der 19.11.03 für Versuch 9, jeweils von 6.00 Uhr bis die Blätter mit direktem Sonnenlicht bestrahlt wurden (ca. 8.00 – 8.30 Uhr). Von jeder Variante wurden mindestens acht Pflanzen gemessen.

4.6.12 Ertragserfassung

Die Erfassung des Fruchtertrags wurde nach Bedarf vorgenommen. Im Sommer war dies zweimal wöchentlich, mit Abnahme der Lichteinstrahlung nur noch einmal wöchentlich. Die Früchte wurden nach Durchmesser sortiert: > 40 mm (groß), $35 - 40$ mm (mittel) und < 40 mm (klein). Früchte mit anormalen Verformungen, Blütenendfäule, Rissen oder starkem Rußtaubefall wurden als Ausfall separat erfasst.

4.6.13 Wurzelbonitur

Nach Versuchsende wurde das inzwischen völlig durchwurzelt Substrat aus der Rinne entfernt und an dessen Unterseite auf Art (Grob- oder Feinwurzeln) und Dichte der Durchwurzlung bonitiert. Hierfür wurde pro Rinne ein repräsentatives Stück mit sechs Pflanzen von mehreren Personen bonitiert. Die in Abb. 35 dargestellten Ergebnisse sind der Mittelwert aus drei (Versuch 7), sieben (Versuch 8) und neun Boniturnoten (Versuch 9) jeder einzelnen Wiederholung. Bedingt durch die unterschiedlichen Blockanlagen in Versuch 7 und den Versuchen 8 und 9 war damit in Versuch 7 $n = 15$ für H1 und H2; $n = 18$ für A und $n = 12$ für K1 und K2. In Versuch 8 und 9 betrug $n = 28$, in Versuch war $n = 36$ für alle Varianten.

4.6.14 Statistische Auswertung

Der 7. Versuch wurde in einer nicht orthogonalen Blockanlage durchgeführt. Für die Varianten H1 und H2 gab es fünf Wiederholungen, für A sechs Wiederholungen und für die Kontrollen jeweils vier Wiederholungen. Die Versuche 8 und 9 wurden in einer orthogonalen Blockanlage durchgeführt, mit jeweils vier Wiederholungen pro Variante. Die genaue Anzahl der Wiederholungen (Rinnen) und der Pflanzen pro Behandlung sind in Tab. 5 dargestellt (pro Rinne jeweils 22 Pflanzen). Von jeder Behandlung wurden alle Pflanzen ausgewertet.

Tab. 5: Anzahl Rinnen (Wiederholungen) und Pflanzen pro Behandlung in den Versuchen 7 - 9

Varianten:	Versuch 7:		Versuch 8 und 9:	
	Anzahl Rinnen	Anzahl Pflanzen	Anzahl Rinnen	Anzahl Pflanzen
H1	5	110	4	88
H2	5	110	4	88
A	6	132	4	88
P	---	---	4	88
K1	4	88	4	88
K2	4	88	4	88

Die Daten der pflanzenbaulichen Parameter (Gaswechsellmessungen, Chlorophyllfluoreszenz, Ertrag und die Wurzelbonitur) wurden varianzanalytisch verrechnet (einfaktorielle Blockanlage, MUNZERT 1992) und die Mittelwerte mit dem Tukey-Test (KÖHLER et al. 1995) auf Signifikanzunterschiede untersucht. Die den Berechnungen zu Grunde gelegte Irrtumswahrscheinlichkeit betrug 5 % ($\alpha = 0,05$). In den Darstellungen der Ergebnisse sind die Signifikanzen mit Buchstaben dargestellt. Unterschiedliche Buchstaben stehen für signifikante Unterschiede in den Werten. Alle statistischen Auswertungen wurden mit SPSS (12.0.1) erstellt. Die vorherige Bearbeitung der Daten erfolgte mit MS Excel (Microsoft Excel, Version 9.0).

4.7 Verträglichkeit von H₂O₂ in einem hydroponischen System

Die folgenden Nährlösungsversuche sollten mehrere, noch offene Fragen klären:

- ist H₂O₂ in den verwendeten Konzentrationen (0,4 mM bzw. 0,8 mM, Versuche 5 bis 9) schon pflanzenschädigend?
- Wie groß ist die Sauerstofffreisetzung einer definierten Konzentration und Menge von H₂O₂?
- Zeigen auch andere Gemüsearten intensive Adventivwurzelbildung, wie dies bei den Versuchen 5 bis 9 an der Tomate beobachtet wurde?
- Gibt es bei annähernd gleichem Sauerstoffgehalt in der Nährlösung Unterschiede zwischen einer Belüftung mit normaler Luft und mit H₂O₂?

4.7.1 Sauerstofffreisetzung von H₂O₂

Um genau abschätzen zu können, welche Menge H₂O₂ wieviel Sauerstoff in eine Lösung abgibt, wurden in einem mit normalem Leitungswasser gefülltem Gefäß folgende H₂O₂-Konzentrationen eingestellt: 0, 0,2, 0,4 und 4 mM (Zugabe von 0, 83,2 µl, 166,4 µl und 1663,7 µl 30 % H₂O₂). Nach Zugabe des Peroxids wurde der Sauerstoffgehalt im Gefäß für 10 min aufgezeichnet.

4.7.2 Verträglichkeit von H₂O₂ in Nährlösung

Zucchini (*Cucurbita pepo* L. convar. *Girromontina* 'Ambassador'), Gurken (*Cucumis sativus* L. 'Melodie'), Paprika (*Capsicum annuum* L. 'Topboy'), Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L. ssp. *vulgaris* var. *vulgaris* 'Markant') und Chinakohl [*Brassica pekinensis* (Lour.) Rupr. 'Nikko F1'] wurden in Torf-Tonsubstrat in Vefipots ausgesät, nach vier Wochen in schwarze 12 cm – Plastiktöpfe, gefüllt mit gewaschenem Quarzfeinstmehl (Körnung 0 – 0,7 mm), umgepflanzt und unter optimalen Bedingungen auf eine Größe von ca. 20 – 30 cm kultiviert. Dann wurden jeweils vier Pflanzen mit ausgewaschenen Wurzeln in weiße, 3 – L zylindrische Plastikgefäße (Ø 15 cm, Höhe 22 cm) umgesetzt, welche mit Nährlösung gefüllt waren. Jedes Gefäß hatte einen weißen Plastikdeckel mit mehreren vorgebohrten Löchern (Ø 1,5 cm). Vier dieser Löcher wurden zusätzlich mit aufgeklebten 2 cm hohen Plastikhülsen verstärkt, um den Pflanzen mehr Stabilität zu geben. Die jeweils vier Pflanzen pro Gefäß wurden durch diese hülsenverstärkten Löcher gesteckt (s. Abb. 40 c, d).

Um den Verlust an Nährlösung durch Transpiration und Evaporation auszugleichen, wurde jedes Gefäß mit einem Tropfer ausgestattet (4 L/h), welcher jeden Tag von 7.00 Uhr bis 21.00 Uhr alle 25 min jeweils 300 ml pro Gefäß bewässerte und eine Überschuß-Bewässerung gewährleistete. Jedoch gab es eine leichte Schwankung der tatsächlichen Bewässerungsmenge, abhängig von der Untertisch-Bewässerungspumpe und den Tropfern, die trotz Umkehrosmosewasser und gereinigten Becken und Leitungen öfter verstopften.

Der EC-Wert der Nährlösung wurde regelmäßig kontrolliert und mit einem Standarddünger für Nährlösungskulturen (Euflor Flory 9 Hydro, 10 % NO₃-N, 5 % NH₄-N, 7 % P₂O₅, 22 % K₂O, 6 % MgO + Spurenelemente, angesetzt mit Umkehrosmosewasser) auf folgende Werte eingestellt: Zucchini 2,1 – 2,2; Gurke 1,7 – 1,8; Paprika 1,25 – 1,5; Bohnen 2,3 – 2,5 und Chinakohl 1,0 mS/cm.

Die Belüftungsversuche starteten nach weiteren zwei Wochen nach der Umsetzung in die Gefäße. Diese Zeit war für die Pflanzen sehr wichtig, um das durch das Umsetzen oft stark beschädigte Wurzelsystem wieder zu regenerieren. Um die Wurzelneubildung anzuregen, wurde in dieser Adaptionsphase ununterbrochen mit Druckluft belüftet.

Eine Pumpe belüftete jeweils zwei Gefäße. Für eine kontinuierliche Druckluftbelüftung wurden die Belüftungsschläuche etwa 5 – 10 cm in die Gefäße gesteckt. Sobald der Belüftungsschlauch zu tief in das Gefäß gesteckt wurde, versiegte der Luftstrom. Die Leistung der Druckluftpumpen reichte nicht aus, um zwei Gefäße von ganz unten (in 20 cm Tiefe) zu belüften. Abhängig von

der jeweiligen Leistung der Pumpe und der Einstecktiefe der Luftschläuche in die Gefäße variierte der Sauerstoffgehalt deshalb in der Druckluftvariante zwischen 80 und 95 % O₂.

Die Belüftungsvarianten waren:

- Belüftung mit Druckluftpumpen (miniport von knf Neuberger; 0,012 kW, 50 Hz; max. Förderleistung 5 l/h) für 24 h täglich
- Belüftung mit 0,4 mM H₂O₂ in der Nährlösung (≈ 100 % O₂, H₂O₂ wieder mit Phosphorsäure stabilisiert) pro Bewässerungsgang und
- eine unbelüftete Kontrolle.

Die Applikation von H₂O₂ über das Bewässerungssystem erfolgte von 7.00 Uhr bis 21.00 Uhr. Alle Versuche wurden nacheinander im Gewächshaus 2/1 der Versuchsstation Dürnast unter kontrollierten Bedingungen durchgeführt. Die Sauerstoffkonzentration in der Nährlösung wurde mit Fibox 2 – Geräten und Planaroptoden überwacht und aufgezeichnet.

Eine Übersicht der jeweiligen Aussaat- und Umsetztermine in die Gefäße, der Start der Belüftungsbehandlungen, die Dauer der Behandlung und die bestimmten Parameter sind in Tabelle 6 dargestellt.

Tab. 6: Übersicht über Versuchsparameter der Versuche 10 bis 14

Pflanze	Aussaat	Umsetzen in Gefäße	Start Behandlungen	Dauer [Tage]	Bestimmte Parameter
Zucchini	7.7.03	19.5.03	28.5.03	7	Photograph.
Gurken	1.4.03	11.6.03	24.6.03	7	Photograph.
Paprika	7.4.03	25.7.03	12.8.03	7	Photograph.
Bohnen	25.7.03	26.8.03	1.9.03	7	Photograph. Sproß/Wurzel- frischgewicht
Chinakohl	25.7.03	11.9.03	15.10.03	12	Photograph. Sproß/Wurzel- frischgewicht

4.7.2.1 Pflanzenverträglichkeit von H₂O₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Zucchini

Pro Variante fünf Gefäße mit je vier Pflanzen. Die Auswertung wurde photographisch vorgenommen.

4.7.2.2 Pflanzenverträglichkeit von H_2O_2 in Nährlösungskultur, Bsp. Gurken

Pro Variante fünf Gefäße mit je vier Pflanzen.

4.7.2.3 Pflanzenverträglichkeit von H_2O_2 in Nährlösungskultur, Bsp. Paprika

Pro Variante sechs Gefäße mit je vier Pflanzen. Erstmals wurden die Tropfer in auf die Gefäßdeckel aufgeklebten Hülsen gesteckt, um eine vollständige Befüllung des Gefäßes bis unter die Abdeckung zu gewährleisten. Dadurch sollte die Adventivwurzelbildung oberhalb des Nährlösungsrandes unterbunden werden. Um eine optimale Durchmischung des Peroxids mit der Nährlösung zu erreichen, wurden die Gefäße dieser Variante auf Magnetrührer gestellt und permanent gerührt.

4.7.2.4 Pflanzenverträglichkeit von H_2O_2 in Nährlösungskultur, Bsp. Bohnen

Pro Variante sechs (Belüftung mit Druckluft), sieben (Belüftung mit 0,4 mM H_2O_2) und vier Gefäße (unbelüftete Kontrolle) mit jeweils vier Pflanzen. Zur optimalen Durchmischung des Peroxids wurden wieder Magnetrührer eingesetzt. Nach Ende des Versuchs wurden Sproß- und Wurzelfrischgewicht bestimmt und auch photographisch ausgewertet.

4.7.2.5 Pflanzenverträglichkeit von H_2O_2 in Nährlösungskultur, Bsp. Chinakohl

Pro Variante zehn (Belüftung mit Druckluft), fünf (Belüftung mit 0,4 mM H_2O_2) und zwei Gefäße (unbelüftete Kontrolle) mit jeweils vier Pflanzen. Diese jeweils ungewöhnliche Anzahl wurde durch einen hohen Ausfall von Pflanzen schon in der Adaptionphase verursacht. Zur optimalen Durchmischung des Peroxids wurden wieder Magnetrührer eingesetzt. Insgesamt wurde die Peroxidlösung dreimal erneuert (17.10., 22.10. und 24.10.). Nach Ende des Versuchs wurden Sproß- und Wurzelfrischgewicht bestimmt und auch photographisch ausgewertet.

5. Ergebnisse

5.1 Einfluss von organischer Masse und Bepflanzung auf den O₂-Gehalt

5.1.1 Versuch 1: Verlauf des O₂-Gehaltes in unterschiedlichen Substraten

Der Einfluss des Gehalts an organischer Masse auf den Sauerstoffgehalt in einem gefluteten Substrat ist anhand von Abb.11 bis 13 ersichtlich. Gleichfarbige Kurven in den Graphiken sind Wiederholungsmessungen unter gleichen Bedingungen. Diese Verläufe wurden bewusst eingefügt, um das Ausmaß der Streuung zu verdeutlichen. Auch nach 16 Tagen war in reinem Quarzsand aufgrund fehlender Sauerstoffkonsumenten wie Bodenmikroorganismen oder Pflanzenwurzeln kein nennenswerter Abfall des Sauerstoffgehaltes zu erkennen, weshalb dieser Versuch nach 16 Tagen ohne Drainage abgebrochen wurde (Abb. 11). Dargestellt in Abbildung 11 sind vier Sauerstoffverläufe. Die Schwankungen des Sauerstoffverlaufs sind auf die Temperatursteuerung in der Klimakammer zurückzuführen, die die durch die Assimilationsbelichtung entstehende zusätzliche Wärme nicht kompensieren konnte. Die Tages- und Nachttemperaturen unterschieden sich um etwa 2 – 3 °C, was eine scheinbare Differenz im Sauerstoffgehalt von ca. 5 – 10 % Punkten verursachte.

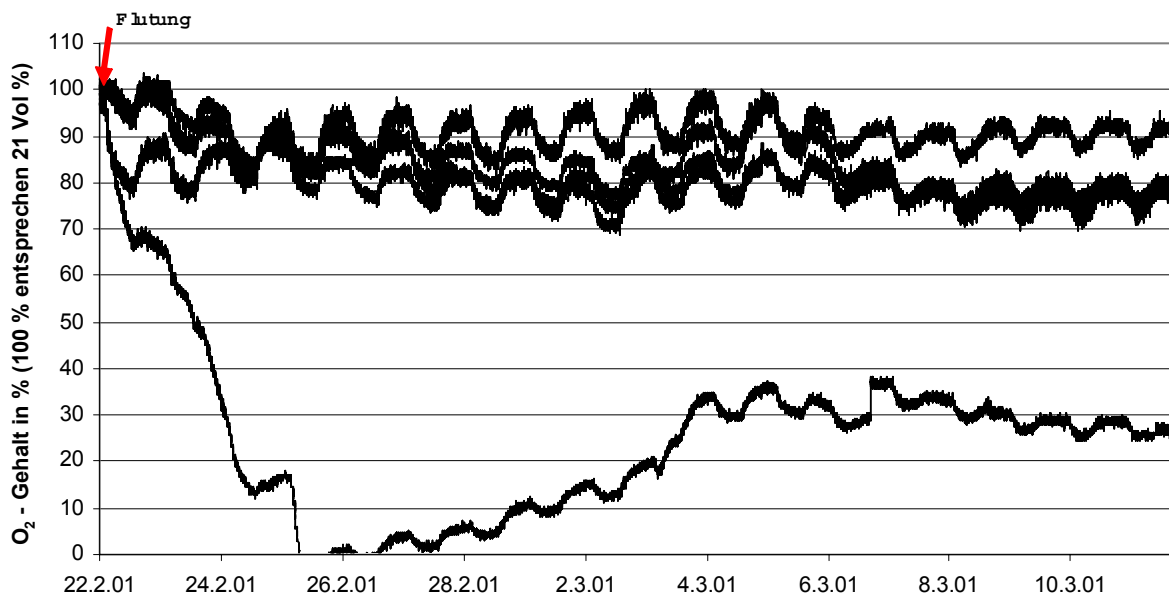


Abb. 11: Vier Sauerstoffverläufe in geflutetem Quarzsand, Messtiefe ca. 10 cm (Versuch 1)

Bei der Mischung Quarzsand / Oberboden fielen die sechs dargestellten Sauerstoffverläufe sehr schnell ab (Abb. 12): innerhalb von sechs Stunden waren sie auf nahezu 0 %. Auffällig ist bei diesem Versuch, dass durch eine Drainage nicht gewährleistet wurde, dass der Boden auch wieder über optimale Sauerstoffverhältnisse verfügte. Erst nach mehreren Tagen war dies der Fall. Die Wiederbelüftung erfolgte in den wenigsten Fällen gleichmäßig: so war der Sauerstoffanstieg nach der Drainage mitunter kontinuierlich (Quarzsand/Oberboden) oder eher sprunghaft.

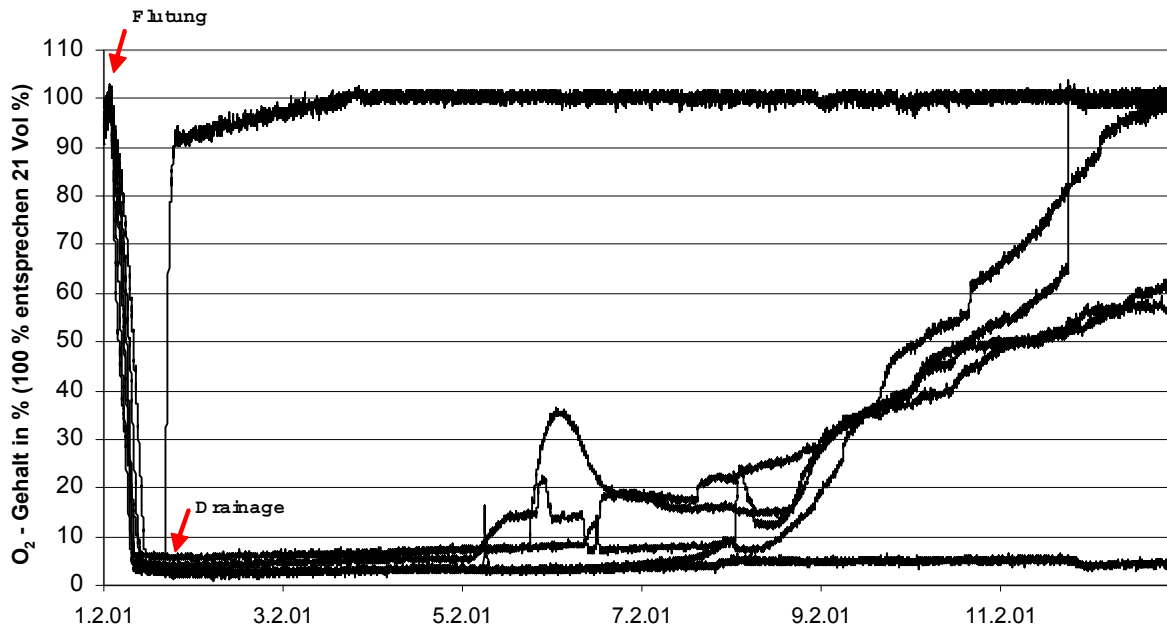


Abb. 12: Sechs Sauerstoffverläufe in Quarzsand/Oberboden 1:1 während Flutung und Drainage. Messtiefe ca. 10 cm (Versuch 1)

Durch die Zumischung von je 20 (drei Messverläufe) und 40 % Kompost (zwei Messverläufe) fielen die Sauerstoffgehalte noch schneller ab: nach ca. 3 h waren sie auf annähernd 0 % (Abb.13). Wie zuvor dauerte es nach der Drainage mehrere Tage, bis die Sauerstoffverläufe wieder zu steigen begannen. Am schnellsten war dies bei einem der beiden dargestellten Messverläufe der Variante Unterboden + 40 % Kompost der Fall, die über die meisten Grobporen verfügte. Erstaunlich ist auch der offensichtlich geringe Gehalt an Sauerstoffverbrauchenden Bodenmikroorganismen in reinem Unterboden ähnlich wie in reinem Quarzsand (drei Messverläufe): nach sieben Tagen war hier der Sauerstoffgehalt nur auf ca. 60 % gesunken. Diese Variante wurde nicht drainiert.

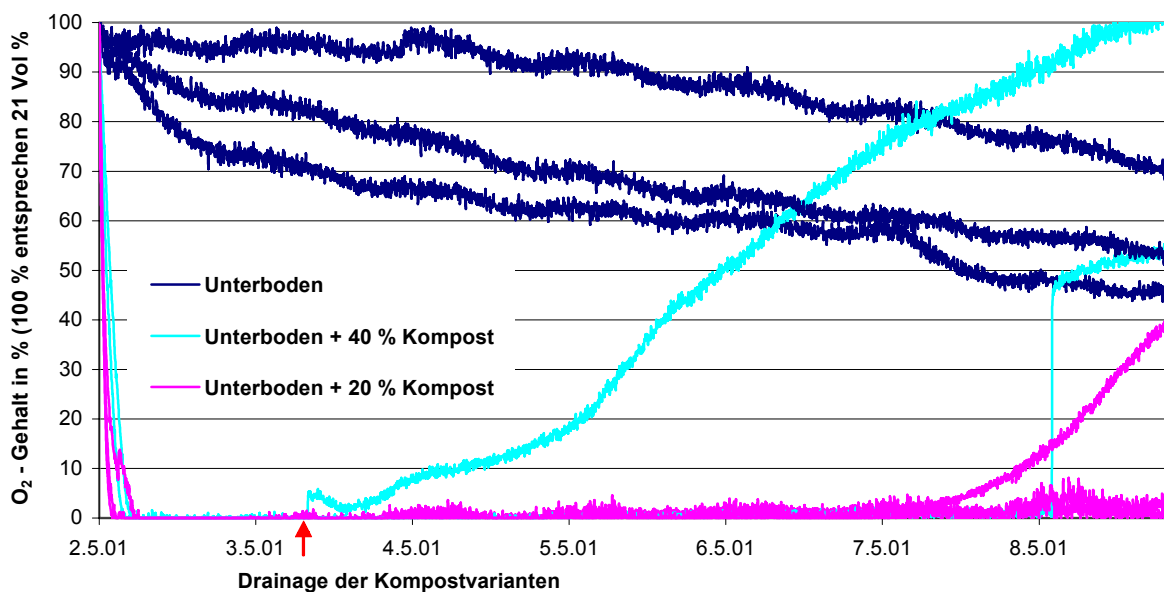


Abb. 13: Sauerstoffverlauf in Unterboden, Unterboden + 20 % Kompost und Unterboden + 40 % Kompost während Flutung und Drainage. Messtiefe ca. 10 cm (Versuch 1)

Verantwortlich für das Phänomen der ungleichmäßigen Wiederbelüftung ist die Heterogenität des Bodens. Abhängig von der Lage des Sensors, ob in Grob-, Mittel- oder Feinpore, ist der aufgezeichnete Sauerstoffverlauf linear oder sprunghaft. Generell erfolgt die Wiederbelüftung schneller und sprunghafter, je mehr Grobporen ein Substrat aufweist (vergleiche Abb. 13).

5.1.2 Versuch 2: Verlauf des O₂-Gehaltes in Abhängigkeit von Bepflanzung

Der Abfall des Sauerstoffgehaltes in bepflanzten Gefäßen erfolgte annähernd gleichschnell wie in den unbepflanzten Substraten, nach 1,5 h war der O₂-Gehalt bei etwa 0 % (Abb. 14). Verglichen mit den unbepflanzten Gefäßen aus Versuch 1 (Mischung Oberboden + Quarzsand und Unterboden + Kompost) war die Wiederbelüftung bei diesem Versuch deutlich schneller und immer sprunghaft.

Auffällig ist auch hier die extreme Streuung der Verlaufskurven. Die Sauerstoffverlaufskurven wurden unterschiedlich grün dargestellt, damit ersichtlich ist, dass ein schneller Sauerstoffabfall nicht notwendigerweise auch mit einer schnellen Wiederbelüftung einhergeht. Zusätzlich wurden die beiden Sauerstoffverläufe der unbepflanzten Unterboden + 40 % Kompost -Variante aus Versuch 1 eingefügt, um einen Vergleich der Wiederbelüftungsdauer von bepflanzten und unbepflanzten Gefäßen zu ermöglichen.

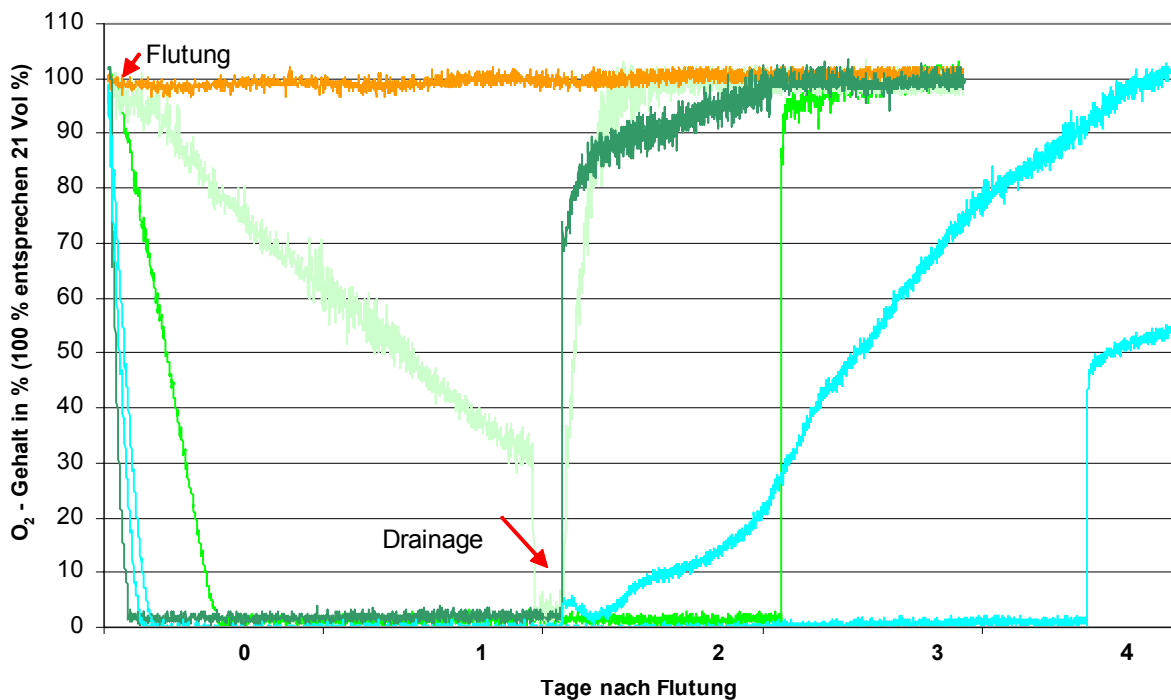


Abb. 14: Sauerstoffverlauf in Unterboden + 40 % Kompost, bepflanzt mit Chinakohl. Messtiefe ca. 10 cm. Orange = ungeflutete Kontrolle, Grün = geflutete Varianten, Blau = unbepflanzte Vergleichskurven aus Versuch 1 (Versuch 2)

Zum Vergleich der unterschiedlichen Geschwindigkeit, mit der der Sauerstoffgehalt auf 0 % abfiel, wurden die ersten 12 Stunden nach Flutung für alle Substrate (bepflanzt und unbepflanzt) in Abb. 15 dargestellt. Generell scheint der Gehalt an organischer Masse eines Substrates einen größeren Einfluß auf den Sauerstoffgehalt zu haben als die Bepflanzung. Die Pflanzen wirken

neben ihrem eigenen Sauerstoffverbrauch auch indirekt auf den Sauerstoffgehalt eines Substrates ein, indem sie durch ihren Wasserbedarf das Substrat aktiv drainieren. Den schnellsten Sauerstoffentzug hat Unterboden + 40 % Kompost mit Bepflanzung, gefolgt von Unterboden + 20 % Kompost, Unterboden + 40 % Kompost, Oberboden + Quarzsand, Unterboden und Quarzsand (abnehmende Reihenfolge). Eine absolute Reihenfolge ist jedoch aufgrund der sichtbar großen Streuung der Kurven schwierig. So wäre es logisch nachvollziehbarer, wenn die Unterboden + 40 % Kompost – Variante einen schnelleren Sauerstoffverbrauch hätte als die Unterboden + 20 % Kompost – Variante.

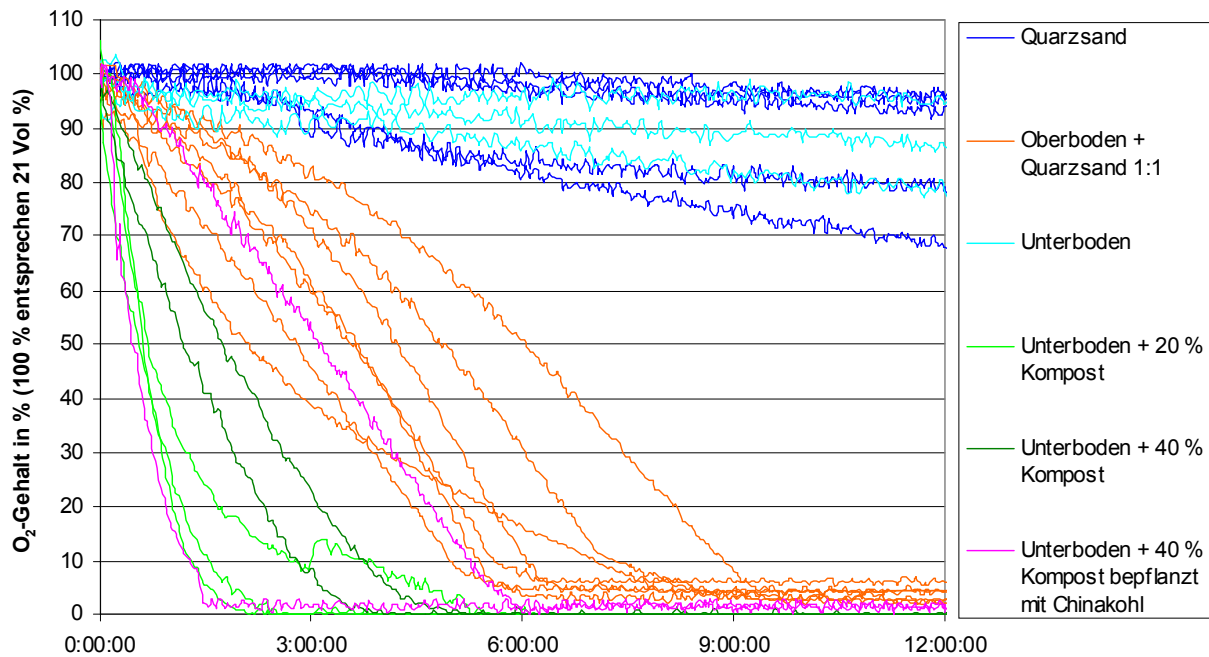


Abb. 15: Abfall des Sauerstoffgehalts in unterschiedlichen Substraten in den ersten 12 Stunden

5.2 Screening verschiedener Gemüsearten auf Empfindlichkeit gegen O₂-Mangel

Die Reihenfolge des Welkens nach vollständiger Flutung des Bodens war: 1. Tomate, 2. Blumenkohl, 3. Spinat, 4. Bohnen, 5. Chinakohl, 6. Gurken und 7. Zucchini (keine sichtbaren Stresssymptome nach 72 h). Eine schematische Darstellung der Welkezeitpunkte in Stunden nach der Flutung ist in Abb. 16 dargestellt.

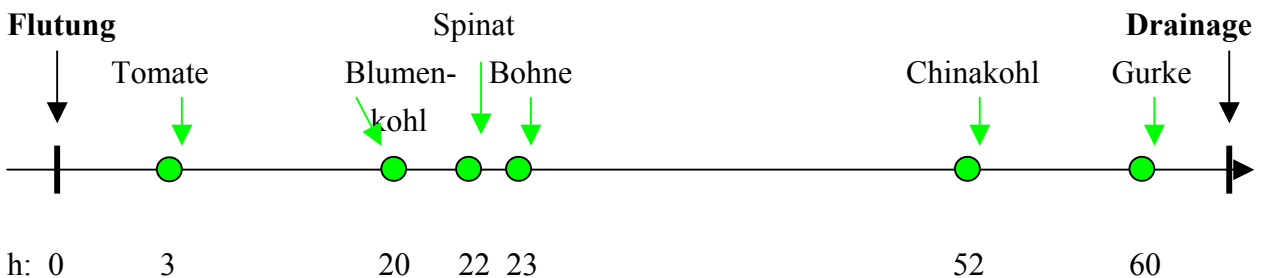


Abb. 16: Reihenfolge des Welkens in Versuch 3 in Stunden nach Flutung (Graphik nicht maßstabsgetreu)

Spinat und Bohnen konnten sich nach der Flutung nicht regenerieren und starben vollkommen ab (Abb. 17 B, C), Blumenkohl zeigte starke Wachstumsdepressionen (Abb. 17 D). Bei den Tomaten starben die Pflanzen teilweise ab, teilweise konnten sie wieder Turgordruck aufbauen, hatten aber verglichen zur ungefluteten Kontrolle einen starken Wachstumsrückstand (Abb. 17 A). Auch das Wachstum von geflutetem Chinakohl blieb hinter dem der Kontrolle zurück und die Blätter zeigten leichte Aufhellungen (Abb. 17 E). Bei den Gurken war nach der Drainage äußerlich kein Unterschied mehr zur Kontrolle festzustellen (Abb. 17 F), ebenso bei den Zucchini (Abb. 17 G).





Abb. 17: Tomaten (A), Bohnen (B), Spinat (C), Blumenkohl (D), Chinakohl (E), Gurken (F) und Zucchini (G) nach 3 Tagen Flutung mit anschließender Drainage für 3 Tage (jeweils rechts) im Vergleich zur ungefluteten Kontrolle (jeweils links)

Auffällig war das starke Adventivwurzelnwachstum an der Wasser- bzw. Substratoberfläche bei Tomaten und Gurken (Abb. 18), in schwächerem Ausmaß auch bei den Zucchini (ohne Bild).



Abb. 18: Adventivwurzelbildung bei Tomaten (links) und Gurken (rechts, Versuch 3)

Ziel des Screening-Versuches war, die auf Staunässe und Sauerstoffmangel empfindlichsten Pflanzen zu ermitteln. Die mit Abstand schnellste und intensivste Reaktion zeigte die Tomate. Bohnen und Spinat starben durch die Flutung vollkommen ab, Blumenkohl hatte verglichen zur Kontrolle gravierende Wachstumsrückstände. Trotz einer relativ großen Blattfläche waren sowohl Gurken, Chinakohl und auch Zucchini fähig, die anhaltend stressenden Sauerstoffmangelbedingungen während der Flutung ohne allzu große Welkesymptome zu überstehen bzw. sich nach der Drainage ohne großen Wachstumsrückstand verglichen zur ungefluteten Kontrolle zu erholen. Im Hinblick auf die schnelle Reaktion der Tomate und auch ihrer enormen wirtschaftlichen Bedeutung im Unter-Glas-Anbau wurden die folgenden Versuche 5 bis 9 mit Tomaten durchgeführt.

5.3 Ermittlung eines staunässe-anfälligen Substrates

Von den vier untersuchten Substraten hatte das Pelargoniensubstrat den niedrigsten Luftgehalt (27 Vol %, Tab. 7), die höchste Wasserhaltekapazität (66 Vol %) und fühlte sich auch bei einem Handtest am nassesten an. Ursprünglich für die Kultivierung von Pelargonien entwickelt, zeichnet sich dieses Substrat durch einen hohen Gehalt an Weißtorf (ca. 60 %) und Torffasern (ca. 20 %) aus. Es war mit 210 mg/l N, 240 mg/l P_2O_5 , 270 mg/l K_2O und 100 mg/l Mg aufgedüngt. Für die folgenden Versuche 5 bis 9 wurde bewusst dieses Substrat verwendet, um Sauerstoffmangelbedingungen im Boden zu simulieren.

Tab. 7: Physikalische Parameter der untersuchten Substrate aus Versuch 4

Substrat	TKS 1	TKS 1 / Holzfaser	Holzfaser	Pelargonien.
Hersteller	Floragard	Intertoresa AG	Intertoresa AG	Klasmann- Deilmann
Stand. Vol.gewicht [g H ₂ O / g Substrat]	0,7859	0,7652	0,7970	0,7986
Festschubstanz [Vol %]	6	7	7	7
Luftgehalt [Vol %]	45	55	55	27
WHK [%]	49	42	38	66

5.4 Verträglichkeit und optimale Applikation von H₂O₂

5.4.1 Effizienz von H₂O₂

Eine permanente Kontrolle des absoluten Sauerstoffgehalts in der angesetzten Nährlösung mit den Sauerstoffoptoden wäre theoretisch zwar möglich, praktisch aber nicht durchführbar gewesen: der auf die Sensorspitzen aufgetragene Luminophor wurde durch langes Aussetzen hoher H₂O₂-Konzentrationen zerstört. Außerdem waren sämtliche vorhandenen Messgeräte pausenlos in den laufenden Versuchen im Einsatz.

Durch die permanenten Aufzeichnungen des Sauerstoffgehalts im Substrat war die Zerfallsrate des Peroxids gut erkennbar. Hatte das Peroxid nur noch 50 % der Anfangsaktivität, wurde die Nährlösung neu angesetzt. Dies war in der Regel für die Versuche 5 und 6 im Gewächshaus alle 7, für die Versuche 6 bis 9 (für die die Nährlösungen mit dem Peroxid in einem kühlen, temperaturstabilen Raum aufbewahrt wurden) alle zehn bis 14 Tage der Fall.

5.4.2 Verträglichkeit und optimale Applikation von H₂O₂ 2002

Erstmals wurde in diesem Versuch mit H₂O₂ belüftet. Um eine gleichbleibende H₂O₂-Konzentration zu gewährleisten, war es notwendig, die Lösung alle vier Tage neu anzusetzen. Der Eintrag von Sauerstoff durch die Nährlösung wurde hier mit dem zusätzlichen Eintrag durch die H₂O₂-Düngung verglichen (Abb. 19). Während durch die normale Nährlösung der Sauerstoffgehalt um ca. 5 % - Punkte erhöht wurde, waren es bei 0,4 mM H₂O₂ 20 %, bei 8 mM schon 40 % Sauerstoffeintrag ins Substrat pro Bewässerungsgang.

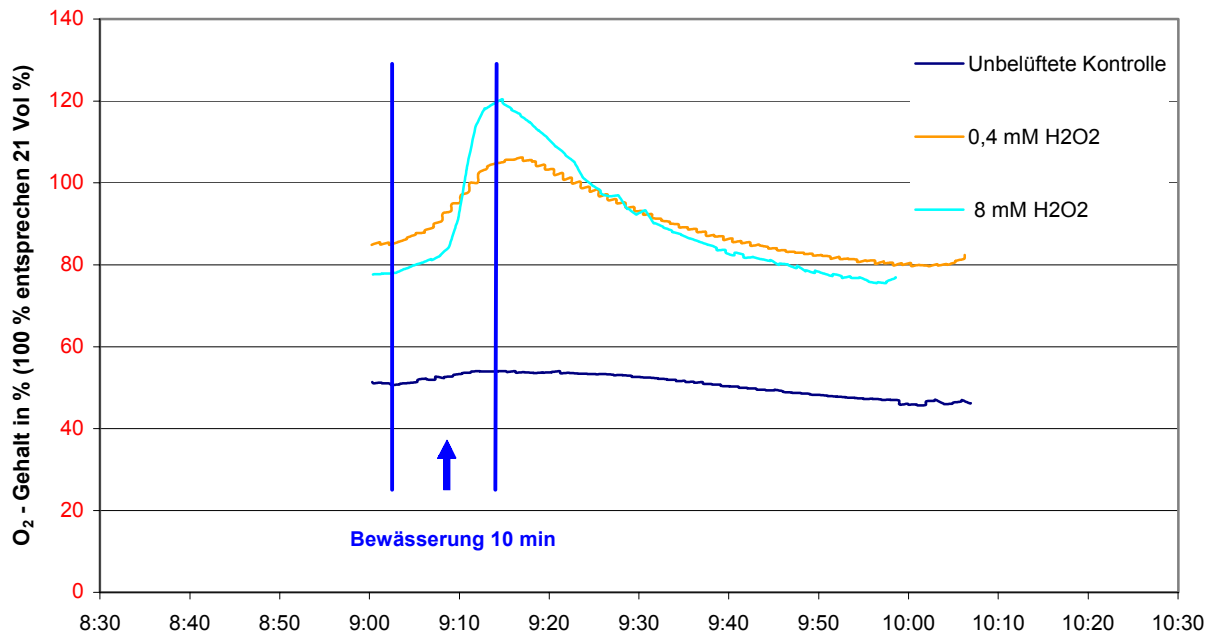


Abb. 19: Einfluss eines Bewässerungsgangs in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten auf den Verlauf des Sauerstoffgehalts in 5 cm Tiefe (Versuch 5)

Prinzipiell war es möglich, durch die Zugabe von H_2O_2 den Sauerstoffgehalt in einem Substrat beträchtlich zu steigern (Abb. 20). Gut erkennbar anhand der "Bewässerungsspitzen" sind die acht Bewässerungstermine pro Tag, beginnend jeweils um 9.00 Uhr. Gegenüber der Kontrolle mit einem Sauerstoffgehalt von ca. 40 – 50 % in 5 cm Tiefe lag der Sauerstoffgehalt bei den Peroxid-gedüngten Varianten wesentlich höher, bei 70 – 100 %. Auch lag das "Grundniveau", auf dem die Bewässerungsspitzen aufbauen, bei den Peroxidvarianten wesentlich höher.

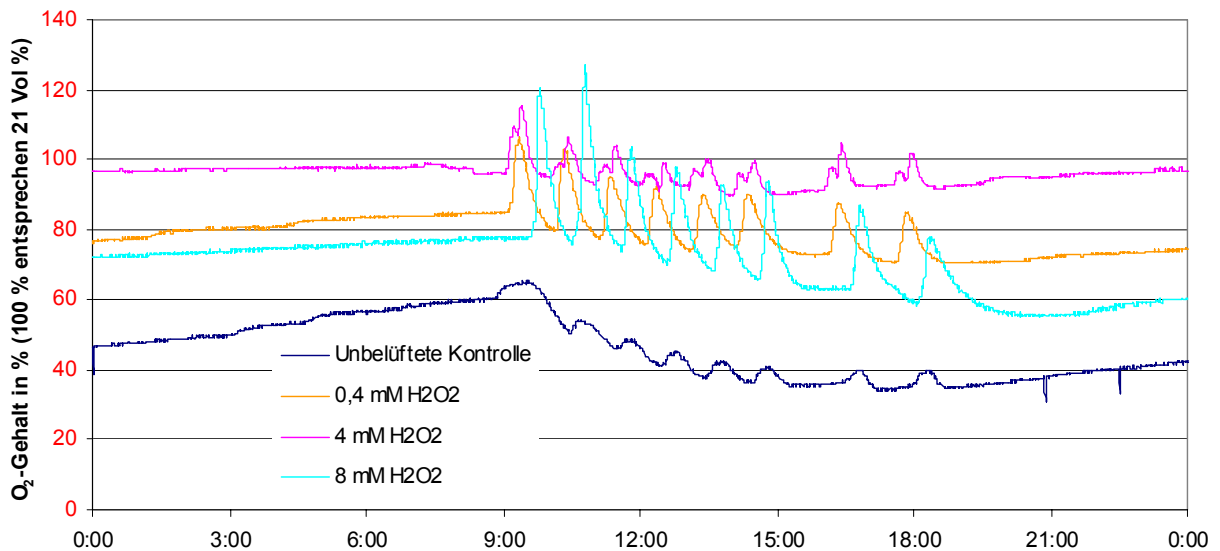


Abb. 20: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H_2O_2 -Belüftung von 0,4, 4, 8 mM und der unbelüfteten Kontrolle in 5 cm Tiefe (Versuch 5)

Dieser positive Effekt ist allerdings in 10 cm Tiefe kaum noch nachweisbar: dort kann nur noch die höchstdosierte Peroxidvariante von 8 mM den Sauerstoffgehalt anheben (Abb. 21). Die niedriger konzentrierten H_2O_2 -Varianten unterscheiden sich in dieser Tiefe nicht mehr von der Kontrolle.

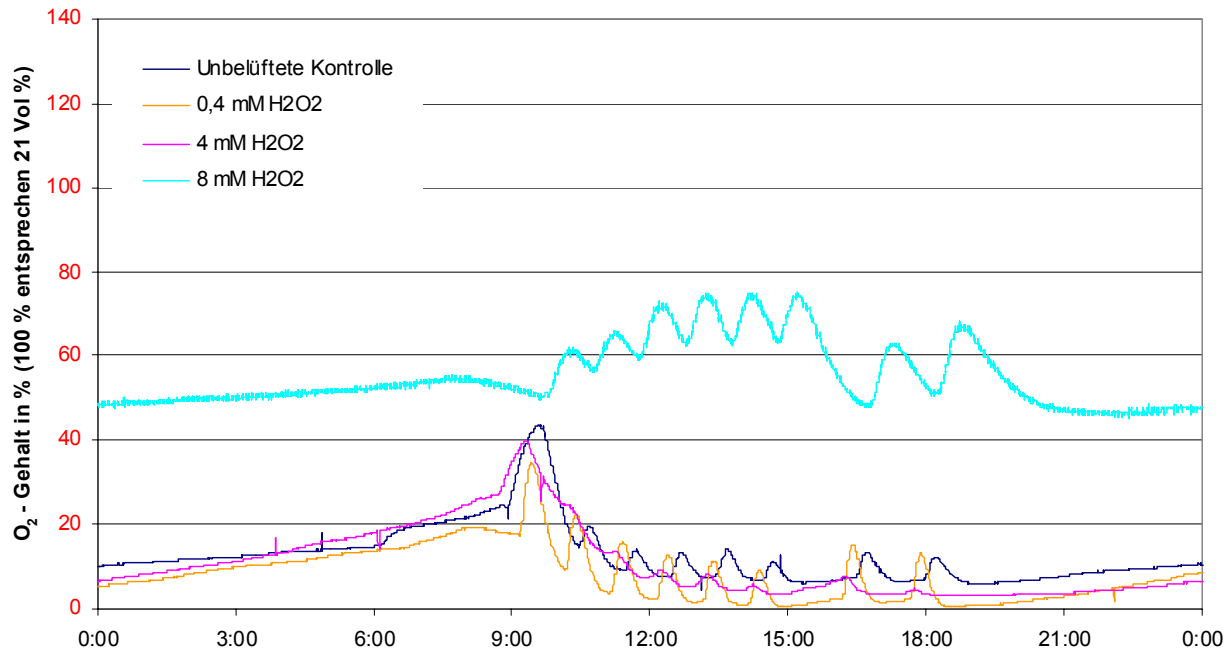


Abb. 21: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H_2O_2 -Belüftung von 0,4, 4, 8 mM und der unbelüfteten Kontrolle in 10 cm Tiefe (Versuch 5)

Die Pflanzen welche mit 4 mM H_2O_2 belüftet wurden zeigten das stärkste Sproßwachstum und hatten auch die dunkelste Blattfarbe. Die Pflanzen mit 0,4 mM und 8 mM blieben im Vergleich zur unbelüfteten Kontrolle etwas zurück, und hatten auch eine hellere Blattfarbe.

Abhängig von der H_2O_2 - Konzentration zeigte der Stengel der Tomatenpflanzen äußerlich keine (0,4 mM), leichte (4 mM) und schwere Verbrennungen (8 mM, Abb. 22). Diese Verbrennungen begannen unmittelbar unter der Substratoberfläche, unabhängig davon, wo im Topf der Tropfer gesetzt war. Jedoch waren die Verbrennungen auf der dem Tropfer zugewandten Seite stärker ausgeprägt. Bei der 8 mM - Variante waren im Stengellängsschnitt Xylemverbräunungen erkennbar.

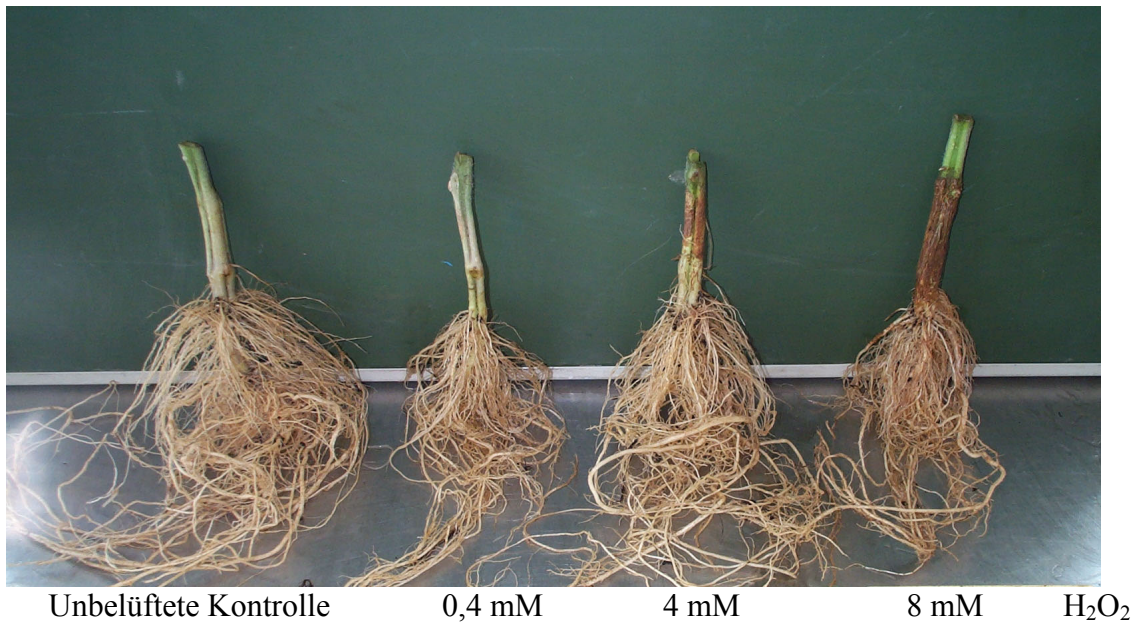
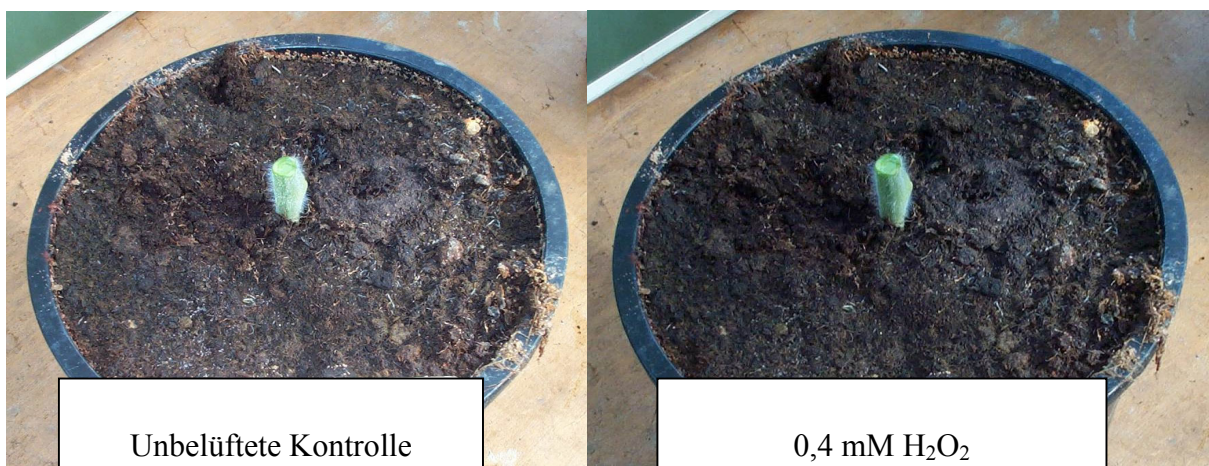


Abb. 22: Wurzelsysteme von Tomaten nach 4 Wochen Belüftung mit verschiedenen H₂O₂ –Konzentrationen in der Nährlösung: 0,4, 4 und 8 mM, sowie die unbelüftete Kontrolle (Versuch 5)

Bei den 4 mM- und 8 mM-Varianten war um die Tropfstelle herum eine Quellung und Bleichung des Substrates festzustellen (Abb. 23). Stärker war dies bei der höher konzentrierten 8 mM - Variante, bei der die Bleichung und der Strukturverlust bis in ca. 7 cm Tiefe des Substrates unterhalb des Tropfers hinabreichte. Diese Zone wurde von den Wurzeln nicht durchwachsen. Auch war bei dieser Variante nahezu die gesamte Substratoberfläche gebleicht. Beim Wurzelwachstum ergab sich die gleiche Reihenfolge wie beim Sprosswachstum: Die Pflanzen mit 4 mM H₂O₂ und der unbelüfteten Kontrolle zeigten das beste Wurzelwachstum, gefolgt von den Pflanzen mit 8 mM und 0,4 mM H₂O₂.



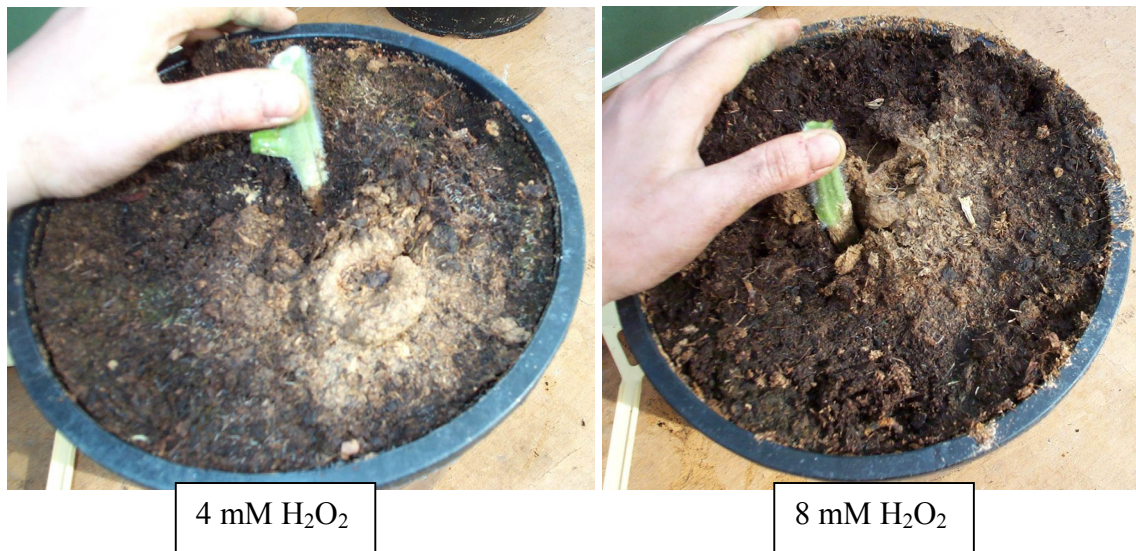


Abb. 23: Substratoberflächen nach 4 Wochen Behandlung mit unterschiedlichen H₂O₂ –Konzentrationen: 0,4, 4 und 8 mM, sowie der unbelüfteten Kontrolle (Versuch 5)

5.4.3 Verträglichkeit und optimale Applikation von H₂O₂ 2003

Wie schon in Versuch 5 war auch in diesem Versuch der Sauerstoffgehalt im Substrat durch H₂O₂ in den oberen Schichten (5 und 10 cm Tiefe) erhöht (Abb. 24 bis 26). Im Vergleich zur unbelüfteten Kontrolle, die in 5 cm Tiefe bei etwa 50 % O₂-Gehalt lag, wurde der Sauerstoffgehalt in der 0,4 mM-Variante auf ca. 65 %, in der 0,8 mM-Variante auf ca. 80 % und in der 4 mM-Variante auf ca. 100 % gesteigert. In 10 cm Tiefe jedoch hob sich nur noch die 4 mM-Variante mit einem durchschnittlichen Gehalt von ca. 40 % O₂ von den anderen Varianten ab, die bei etwa 20 % O₂ lagen. In 15 cm Tiefe lag die 4 mM-Variante nur noch 5 %-Punkte über den anderen Varianten: die unbelüftete Kontrolle und niederkonzentrierten Varianten lagen bei etwa 5 % O₂, die 4 mM-Variante bei ca. 10 % O₂.

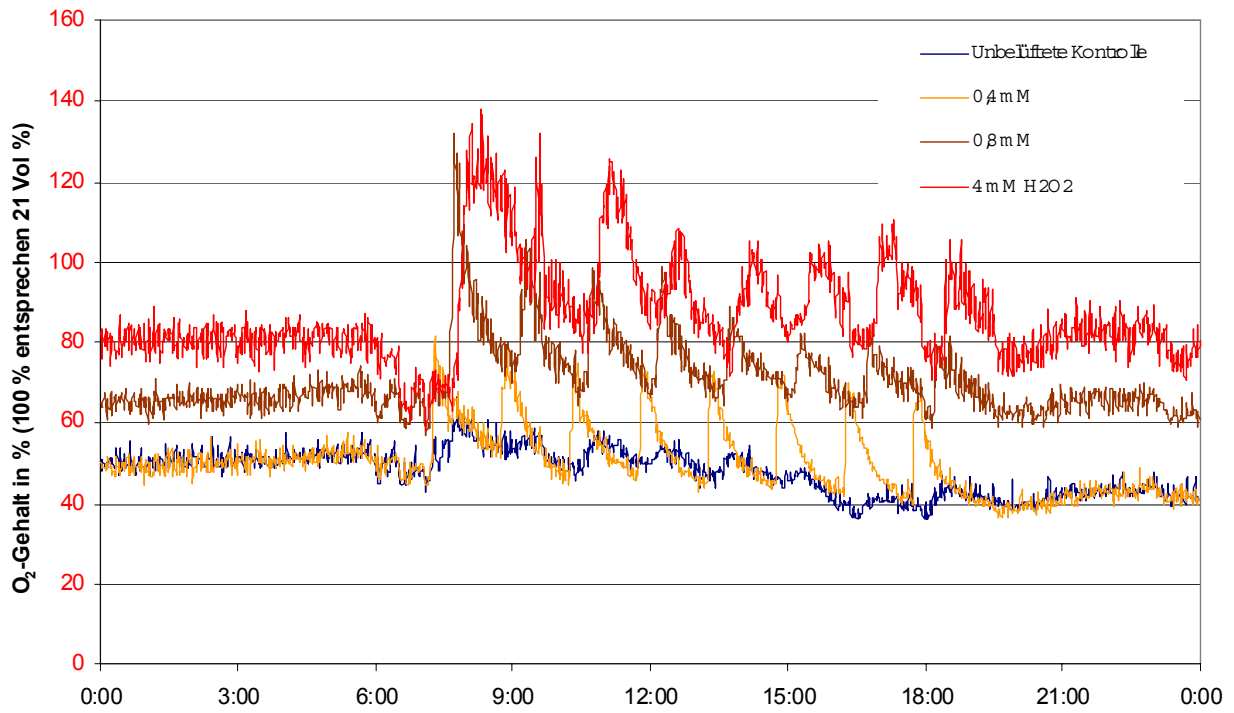


Abb. 24: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H₂O₂-Belüftung von 0,4, 0,8 und 4 mM sowie der unbelüfteten Kontrolle in 5 cm Tiefe (Versuch 6)

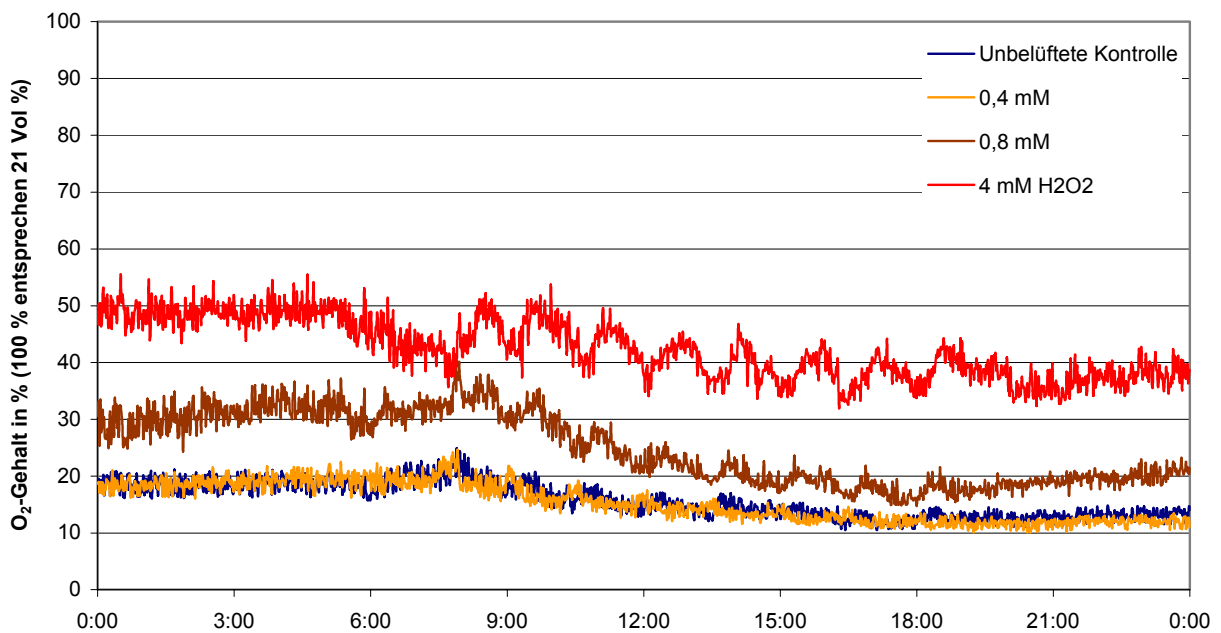


Abb. 25: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat, bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H₂O₂-Belüftung von 0,4, 0,8 und 4 mM sowie der unbelüfteten Kontrolle in 10 cm Tiefe (Versuch 6)

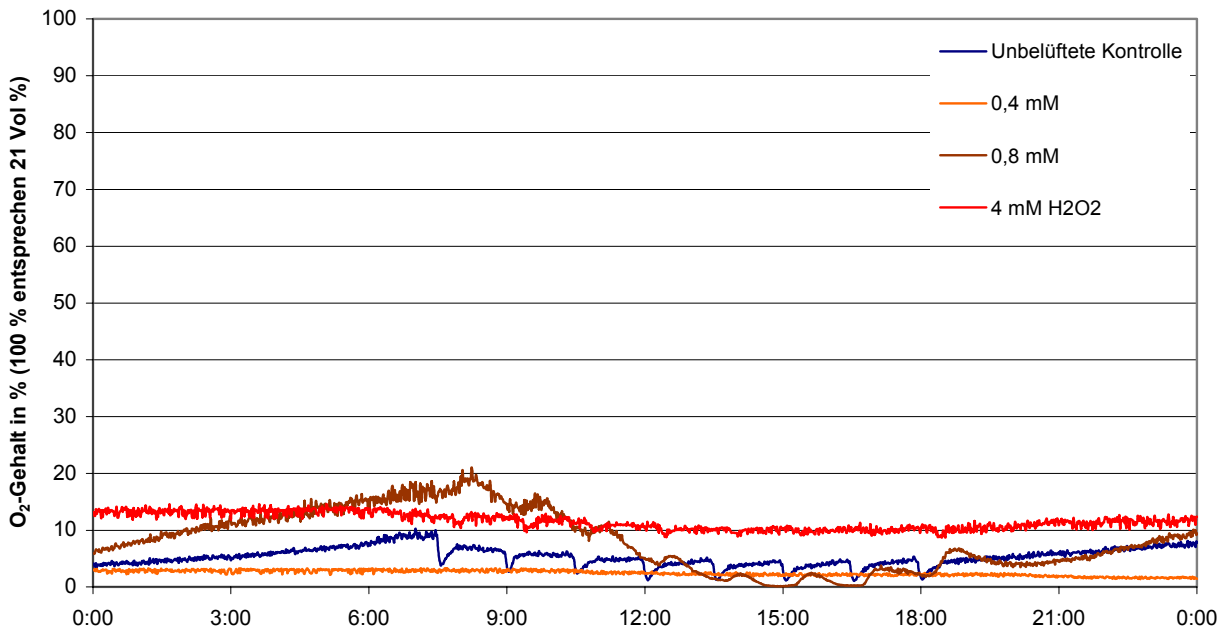


Abb. 26: Sauerstofftagesverlauf in Pelargoniensubstrat bepflanzt mit Tomaten in Abhängigkeit der H_2O_2 -Belüftung von 0,4, 0,8 und 4 mM sowie der unbelüfteten Kontrolle in 15 cm Tiefe (Versuch 6)

Auffällig ist der Verlauf der Kontrolle in 15 cm Tiefe. Diese Kurve ist die einzige, die zu Zeiten der Bewässerung die Spitzen nach **unten** aufweist. Eine Erklärung hierfür könnte sein, dass in dieser Tiefe kein Sauerstoff gelöst im Gießwasser mehr ankommt und die Hauptbelüftungsquelle die Drainage der Grobporen ist. Kommt nun die inzwischen O_2 -verarmte Nährlösung in diese Tiefen, so wird die Luft aus den Poren verdrängt und der Sauerstoffgehalt sinkt ab.

Tab. 8: Sprossfrischgewicht (g/Pflanze) und Ausprägung des Durchwurzelungsgrades nach zwei Wochen Behandlung mit unterschiedlichen H_2O_2 -Konzentrationen in der Nährlösung (n = 20)

	Frischmasse pro Pflanze in [g]	Durchwurzelungsgrad (1 = sehr hoch, 4 = gering)
Kontrolle	410	4
0,4 mM	441	3
0,8 mM	404	1
4 mM H_2O_2	349	2

Die Pflanzen der 0,4 mM-Variante erzielten das höchste Sprosswachstum, gefolgt von den Pflanzen der 0,8 mM-Variante, die etwa gleichauf mit der Kontrolle lagen (Tab. 8). Das Sprosswachstum der Pflanzen der 4 mM-Variante war deutlich schwächer als das der anderen Varianten.

Die beste Durchwurzelung des Substratvolumens hatte die Pflanzen der 0,8 mM-Variante aufzuweisen, gefolgt von den Pflanzen der 4 mM- und 0,4 mM-Variante. Im Vergleich zur Kontrolle konnte somit das Wurzelwachstum bei allen drei Belüftungsvarianten gesteigert werden.

Auffällig war, dass bei allen Varianten die Hauptmasse der Wurzeln an der Ballenaußenseite war, innen waren die Ballen weit weniger durchwurzelt. Dies mag durch die stärkere Erwärmung (schwarze Plastiktöpfe) und bessere Drainage entlang der Topfrippenseite begründet sein. Pelargoniensubstrat hat einen hohen Torfanteil, der trotz der gleichmäßig hohen Bewässerung aufquillt und wieder schrumpft. Deshalb kommt es entlang des Topfrandes wahrscheinlich zu besserer Belüftung und Drainage. Auch am Ballenboden waren dort die meisten Wurzeln, wo im Topf Schlitze zur Entwässerung und Belüftung waren.

Im Gegensatz zu Versuch 5 waren diesmal keinerlei Verbräunungen oder Verbrennungen weder von Stengel noch Substrat zu erkennen, obwohl die Ausbringungskonzentration der 4 mM-Variante von Versuch 5 mit 18,4 mM deutlich über der 0,4 mM-Variante in Versuch 4 mit 4,4 mM lag (vgl. Tab. 2 und 3). Offensichtlich spielt hier die Behandlungsdauer eine große Rolle: in Versuch 5 wurde das H₂O₂ für vier Wochen, in Versuch 6 nur für zwei Wochen appliziert.

5.5 Auswirkungen verschiedener Belüftungsmethoden auf Boden und Pflanze

Da sich die Versuche 7 bis 9 vom prinzipiellen Aufbau nicht unterschieden, wurden die Ergebnisse zusammenfassend dargestellt.

5.5.1 Wasserverbrauch

Der Wasserverbrauch pro Pflanze nahm in den Herbstsätzen (Versuch 7 und 9) graduell ab, von etwa 1,5 – 2 l / Pflanze * Tag⁻¹ auf 0,5 l / Pflanze * Tag⁻¹ (Abb. 27). Ebenso stetig nahm der Verbrauch im Sommersatz (Versuch 8) zu, auf schließlich etwa 2 l / Pflanze * Tag⁻¹. Die Belüftungsbehandlungen sowie die Kontrollen unterschieden sich nicht wesentlich in ihren Wasserverbrauchsverlaufskurven. Variante P jedoch weist einen deutlich höheren Wasserverbrauch auf: in Versuch 8 etwa 3 l / Pflanze * Tag⁻¹, in Versuch 9 sogar relativ konstante 3,5 l / Pflanze * Tag⁻¹ (trotz abnehmender Tendenz aller anderen Varianten). Bedingt durch diesen hohen Wasserverbrauch musste Variante P auch am meisten bewässert werden, um eine Drainquote von mehr als 50 % zu erreichen.

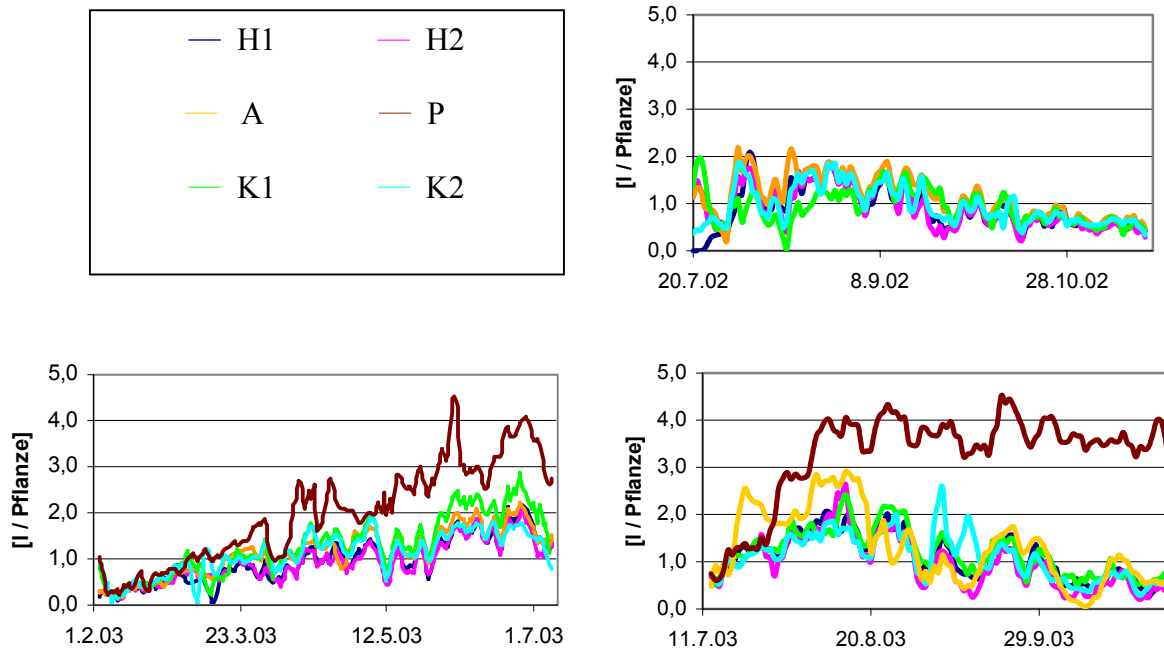


Abb. 27: Wasserverbrauch in L pro Pflanze und Tag der Versuche 7 bis 9. Alle Kurven sind über drei Tage gemittelt.

5.5.2 Saugspannung im Substrat

Die Saugspannungsverläufe unterschieden sich zwischen den Varianten nicht wesentlich (nicht dargestellt), weshalb in Abb. 28 für Versuch 8 und 9 jeweils zwei repräsentative Verlaufskurven dargestellt wurden. Außerdem wurde eine Sauerstoffverlaufskurve ebenfalls in 10 cm Tiefe als Vergleich aufgetragen. Anhand der Einbrüche der Kurven (Saugspannung und Sauerstoffgehalt) ist durch die positive Korrelation der Saugspannung und des Sauerstoffgehalts der Einfluss der Bewässerung gut erkennbar. Zwar wird mit dem Gießwasser auch Sauerstoff verabreicht, nachdem dieser jedoch aufgebraucht ist sinkt der Sauerstoffgehalt rapide ab. Auch die Saugspannung fällt nach der Bewässerung ab.

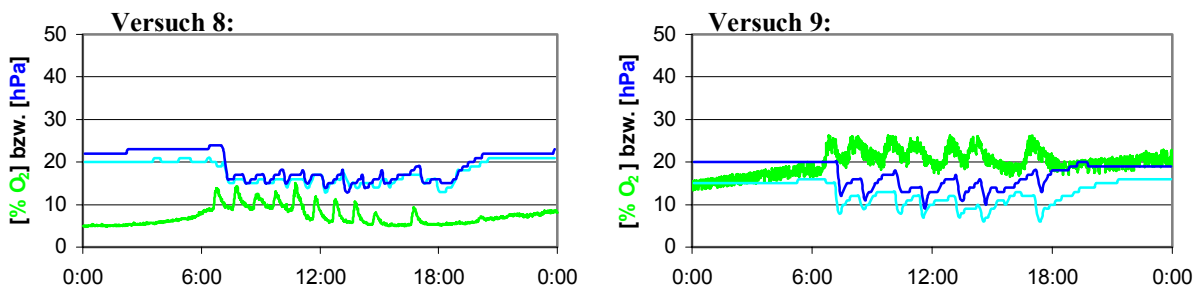


Abb. 28: Repräsentative Tagesverläufe der Saugspannung (in blau) in 10 cm Tiefe in den Versuchen 8 und 9. Als Vergleich dazu aufgetragen der Sauerstoffverlauf (grün) in 10 cm Tiefe. 100 % O₂-Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff.

5.5.3 Applikation von H₂O₂

Gemäß der Versuchsplanung sollte die Konzentration im Substrat in den Varianten H1 und H2 jeweils 0,4 bzw. 0,8 mM betragen. Technisch bedingt musste die Konzentration der ausgebrachten H₂O₂-Lösung an die unterschiedlichen Bewässerungszeiten (je nach Pflanzenbedürfnis) angepasst werden.

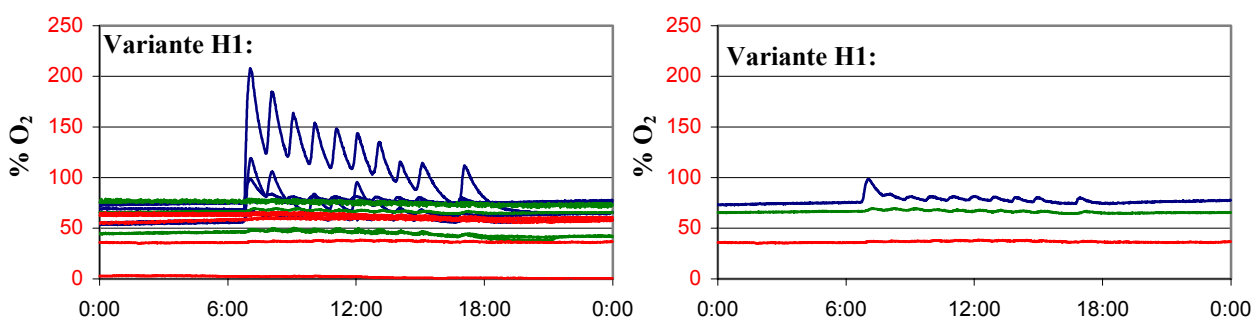
In Versuch 7 verlief die H₂O₂-Zugabe nahezu optimal, in Versuch 8 wurde die Konzentration der angesetzten H₂O₂-Lösung, die in den Bewässerungskreislauf zudosiert wurde, nicht an die gesteigerten Bewässerungsdauern angepasst. Das hatte zur Folge, dass die Konzentration im Substrat für 5 Wochen in Variante H1 auf 0,2, in Variante H2 auf 0,4 mM absank. In Versuch 9 verursachte eine unbemerkte Luftblase in der Zudosierungsleitung der H2-Variante eine Unterbrechung der H₂O₂-Zufuhr für 2 Wochen.

5.5.4 Sauerstoffverläufe

Wie in 4.5.2 beschrieben wurden die Graphiken der Sauerstoffverläufe für die Versuche 7 bis 9 auf zweierlei Weise dargestellt: in den Graphiken der jeweils linken Spalte wurden alle gemessenen repräsentativen Sauerstoffverläufe aufgetragen. In den Graphiken der jeweils rechten Spalte wurde pro Bodentiefe jeweils nur ein – möglichst "mittlerer" - Sauerstoffverlauf dargestellt. Dies soll einen Vergleich erleichtern, ohne die Gesamtheit aller gemessenen repräsentativen Kurven aus den Augen zu verlieren.

Versuch 7:

Innerhalb einer Bodentiefe war eine große Streuung der Sauerstoffverläufe zu beobachten (Abb. 29). Mit H₂O₂ war es in diesem Versuch in Variante H1 möglich, den Sauerstoffgehalt in 5 cm Tiefe auf bis zu 200 % O₂ anzuheben. In 10 cm Tiefe waren es noch etwa 50 – 75 %, in 15 cm Tiefe ebenfalls noch 10 – 50 % O₂. Variante H2 zeigte sehr ähnliche Verläufe wie Variante H1, auch bis in die Tiefe von 15 cm. Die Verläufe der Variante A in 5 cm Tiefe unterschieden sich nicht sehr von denjenigen in 10 cm Tiefe (40 - 60 %), die Verläufe in 15 cm Tiefe fielen wesentlich stärker ab (10 – 65 %). Variante K1 zeigte sehr hohe Sauerstoffgehalte in 5 cm Tiefe (80 – 90 %). Die Werte in 10 cm Tiefe lagen bei ca. 50 %, die in 15 cm Tiefe streuten zwischen 20 und 55 %. Die Kontrolle K2 schnitt verglichen mit K1 schlechter ab: die Werte in 5 cm Tiefe rangierten zwischen 10 und 70 %, in 10 cm Tiefe zwischen 30 und 70 %, in 15 cm Tiefe zwischen 5 und 55 % O₂. Jedoch ist bei Variante K2 der Trend erkennbar, dass die Werte in 5 cm Tiefe stärker abfallen als in 10 cm Tiefe.



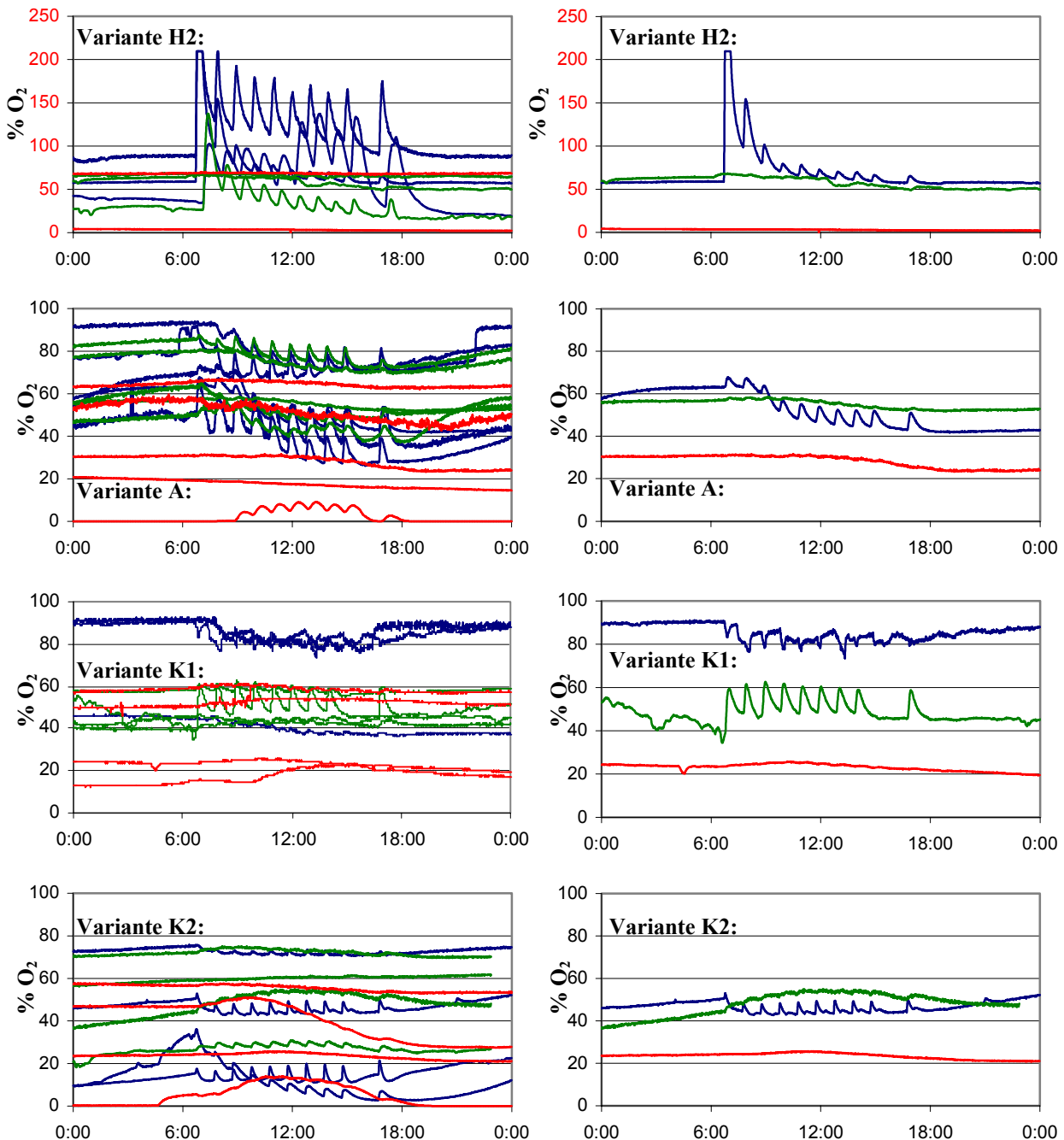
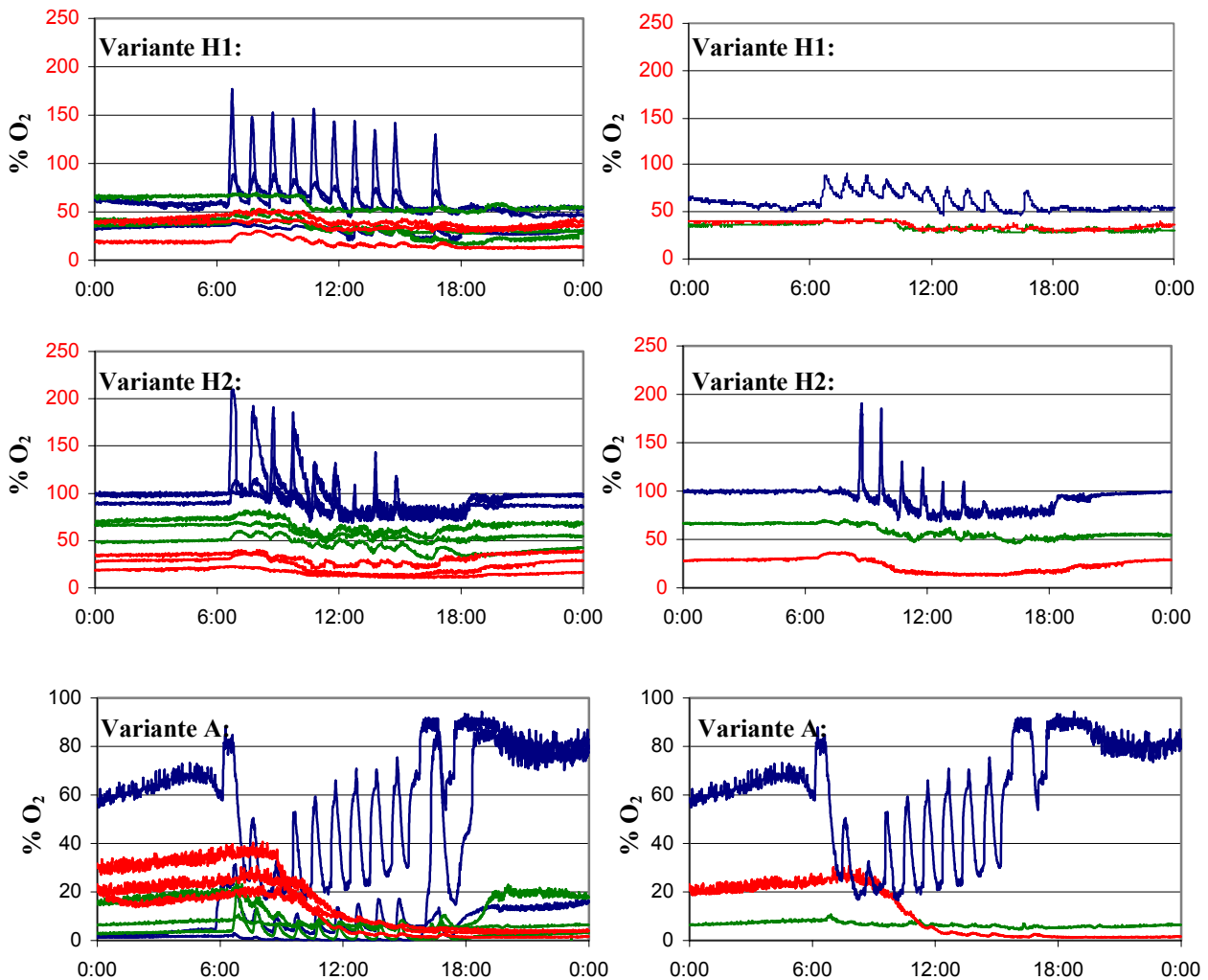


Abb. 29: Einfluss verschiedener Belüftungsbehandlungen auf den O₂-Gehalt (%) im Substrat im Tagesverlauf in 5, 10, und 15 cm unterhalb der Tropfstelle (— = 5 cm Tiefe, — = 10 cm Tiefe, — = 15 cm Tiefe). 100 % O₂-Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff (Versuch 7). In der linken Graphik sind alle gemessenen Kurven aufgetragen, in der rechten Graphik zur besseren Übersicht pro Bodentiefe nur eine Verlaufskurve für jede Bodentiefe.

Versuch 8:

Die Streuung innerhalb einer bestimmten Bodentiefe war in Versuch 8 nicht mehr so stark ausgeprägt wie in Versuch 7 (Abb. 30). Variante H1 konnte in 5 cm Tiefe wieder auf etwa 150 % O₂ gesteigert werden, Variante H2 auf fast 200 % O₂. In 10 cm Tiefe schwächte sich dieser Effekt wieder deutlich ab: nur noch 20 – 60 % O₂ bei H1 und 50 – 80 % O₂ bei H2. Die Werte in 15 cm Tiefe bewegten sich nur noch zwischen 10 und 50 % (H1 und H2). Die

Belüftungsvariante A zeigte sehr niedrige Werte in allen Tiefen: in 5 cm Tiefe lagen die O_2 -Werte bei durchschnittlich 40 – 50 % und erreichten maximal 80 %. In 10 cm Tiefe waren nur noch 5 – 20 % O_2 zu messen, in 15 cm Tiefe durchschnittliche 10 % O_2 . Die in Versuch 8 neu eingeführte Variante P zeigte in 5 cm Tiefe noch geringere Werte als Variante A: durchschnittlich 30 – 40 % O_2 . Erstaunlich ist der Anstieg der Sauerstoffwerte in einer Tiefe von 10 cm Tiefe, da diese Schläuche in 15 cm Tiefe verlegt waren: zwischen 10 und 90 % O_2 . In 15 cm Tiefe waren wiederum nur 1 – 15 % O_2 nachweisbar. Die Kontrollen K1 und K2 unterschieden sich ab Versuch 8 nicht mehr im Aufbau (Tropfschläuche und Mikroschläuche), sondern in der Bewässerungsmenge. K1 mit einer Bewässerungsmenge wie für die Belüftungsvarianten verwendet (Drainquote ca. 50 %) zeigte ähnliche Verläufe wie Variante A. In 5 cm Tiefe waren durchschnittlich nur ca. 30 %, in 10 cm Tiefe etwa 20 %, und in 15 cm Tiefe 10 % O_2 nachweisbar. Variante K2 mit einer Drainquote von 30 % zeigte zwar noch niedrigere Werte in 5 cm Tiefe, tagsüber fielen die Sauerstoffwerte auf unter 20 % ab, jedoch waren in einer Tiefe von 10 cm etwa 60 % und in 15 cm Tiefe durchschnittlich 50 % O_2 .



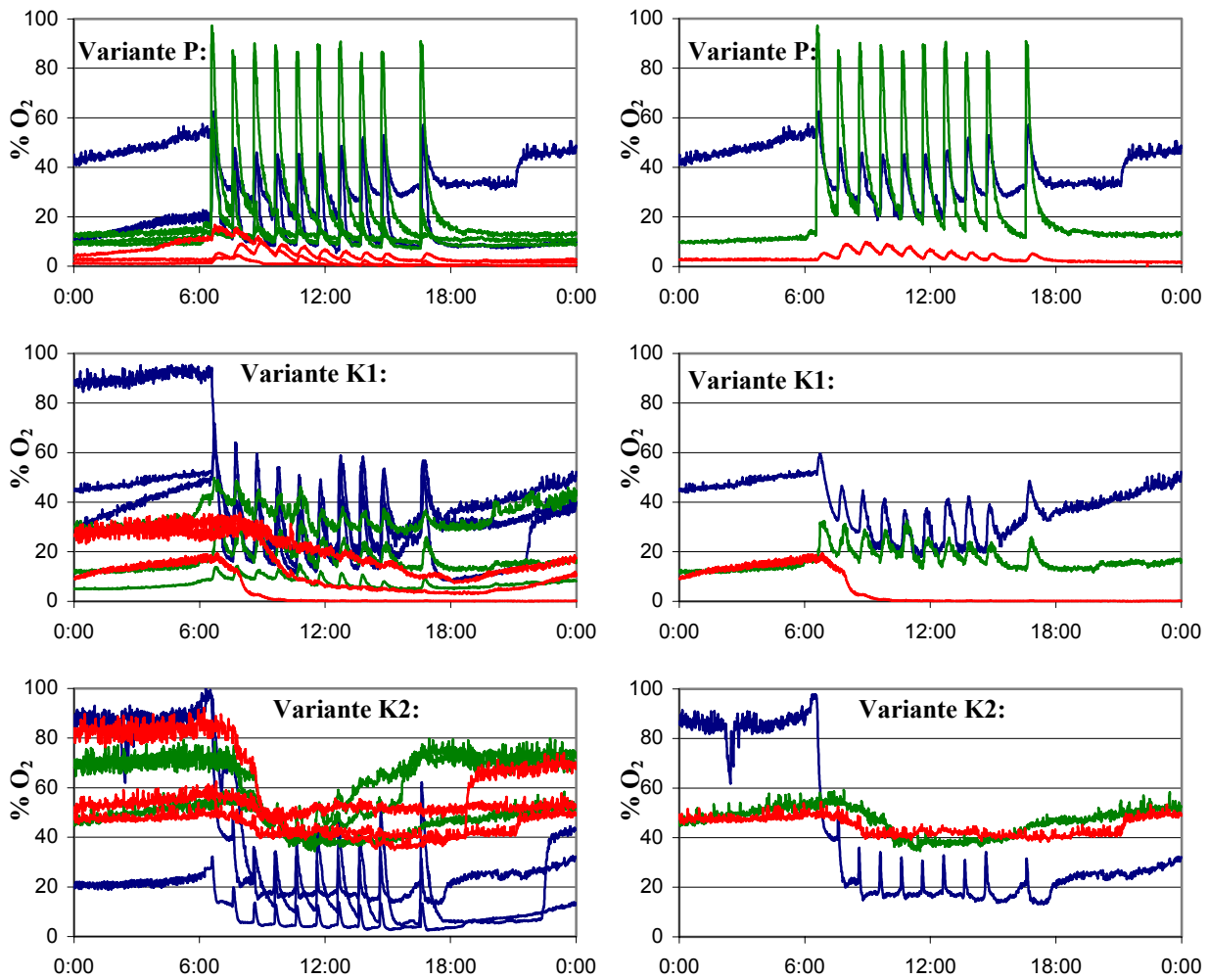
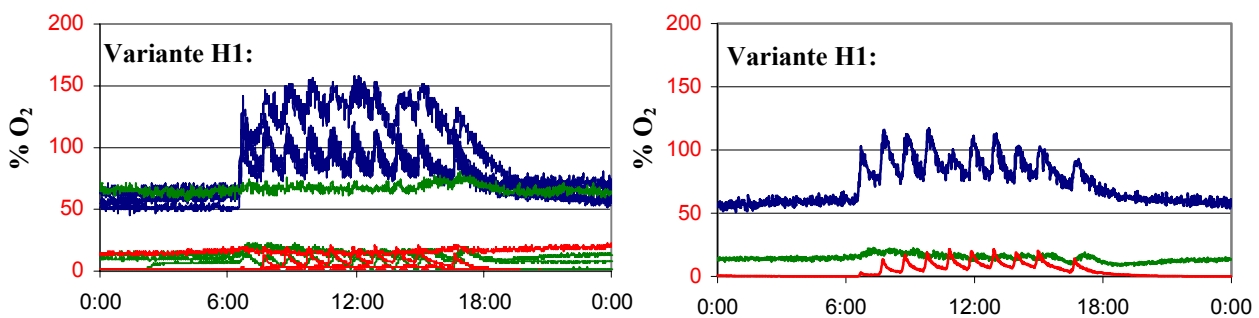


Abb. 30: Einfluss verschiedener Belüftungsbehandlungen auf den O_2 -Gehalt (%) im Substrat im Tagesverlauf in 5, 10, und 15 cm unterhalb der Tropfstelle (— = 5 cm Tiefe, — = 10 cm Tiefe, — = 15 cm Tiefe). 100 % O_2 -Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff (Versuch 8). In der linken Graphik sind alle gemessenen Kurven aufgetragen, in der rechten Graphik zur besseren Übersicht pro Bodentiefe nur eine Verlaufskurve für jede Bodentiefe.

Versuch 9:



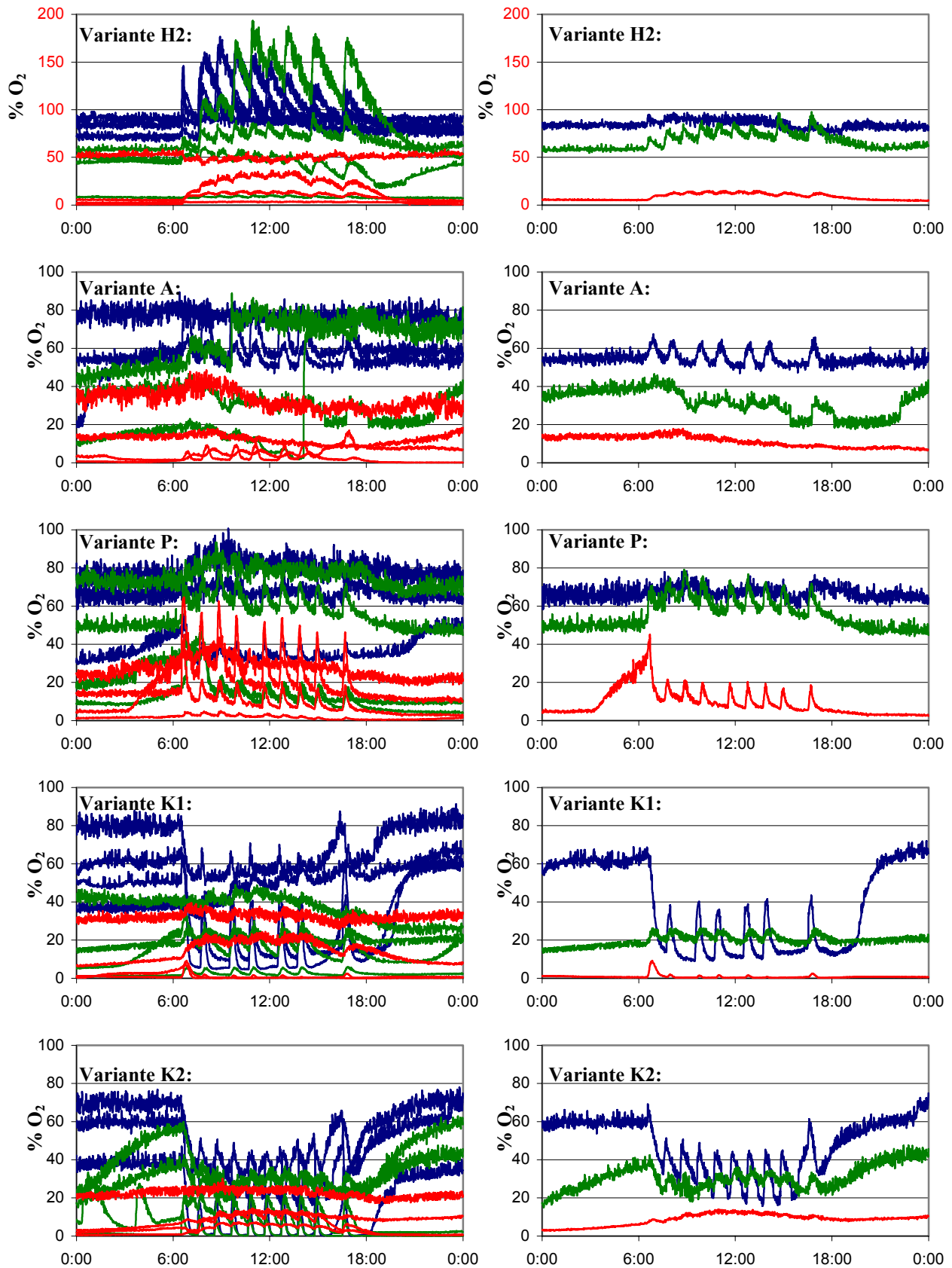


Abb. 31: Einfluss verschiedener Belüftungsbehandlungen auf den O₂-Gehalt (%) im Substrat im Tagesverlauf in 5, 10, und 15 cm unterhalb der Tropfstelle (— = 5 cm Tiefe, — = 10 cm Tiefe, — = 15 cm Tiefe). 100 % O₂-Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff (Versuch 9). In der linken Graphik sind alle gemessenen Kurven aufgetragen, in der rechten Graphik zur besseren Übersicht pro Bodentiefe nur eine Verlaufskurve für jede Bodentiefe.

Auch im letzten Versuch dieser Reihe war es möglich, mit H_2O_2 den Sauerstoffgehalt in unmittelbarer Nähe der Tropfstellen zu erhöhen (Abb. 31). In 5 cm Tiefe konnte der Sauerstoffgehalt in beiden Varianten auf 150 % O_2 angehoben werden. Erstmals sah man bei der H2-Variante eine Messkurve in 10 cm Tiefe, deren Verlauf höher war als in 5 cm Tiefe: zwischen 50 und 180 % O_2 . Variante H1 kam in 10 cm Tiefe nur auf 5 – 70 % O_2 . Auch in 15 cm Tiefe lag Variante H2 mit 5 – 50 % höher als Variante H1 (5 – 20 % O_2). Die Varianten A und P waren in allen Tiefen in ihren Verläufen sehr ähnlich: in 5 cm Tiefe zwischen 40 und 80 %, in 10 cm Tiefe zwischen 10 und 80 % und in 15 cm Tiefe zwischen 1 und 40 % O_2 . Bemerkenswert sind allerdings die ausgeprägten "Spitzen" der Verläufe in 15 cm Tiefe der Variante P, welche in diesem Ausmaß nicht bei anderen Varianten auftraten. Folglich sind diese Ausschläge auf die Druckluftbelüftung zurückzuführen. Die beiden Kontrollen K1 und K2 unterschieden sich nur geringfügig insofern voneinander, als dass Variante K1 in 5 cm Tiefe höhere Werte aufwies: 5 – 80 %, im Gegensatz zu 1 – 70 % O_2 bei Variante K2. Die Verläufe in 10 cm Tiefe (1 – 40 % O_2) und 15 cm Tiefe (1-30 % O_2) unterschieden sich kaum.

5.5.5 Gaswechsellmessungen

Die Werte der Gaswechsellmessung wiesen zwischen den jeweiligen Messterminen der einzelnen Versuche große Unterschiede auf (Abb. 32). Die in Versuch 8 (gemessen Ende Juni / Anfang Juli) gemessenen Werte waren wesentlich höher als die von Versuch 7 (gemessen Ende Oktober).

In Versuch 7 waren die CO_2 -Austauschraten von Variante H2 und K2 am höchsten. Die niedrigsten Werte hatte Variante A, auch in der Transpirationsrate. In der Transpirationsrate hatte Variante K2 den höchsten Wert, gefolgt von Variante H1 und H2. In Versuch 8 waren die CO_2 -Austauschraten der Belüftungsvarianten H1 und H2 höher als die der Kontrollvarianten K1 und K2. Variante A war signifikant besser als Variante K2, Variante P unterschied sich statistisch nicht von den Kontrollen. In der Transpirationsrate unterschied sich Variante H2 signifikant von allen anderen Varianten.

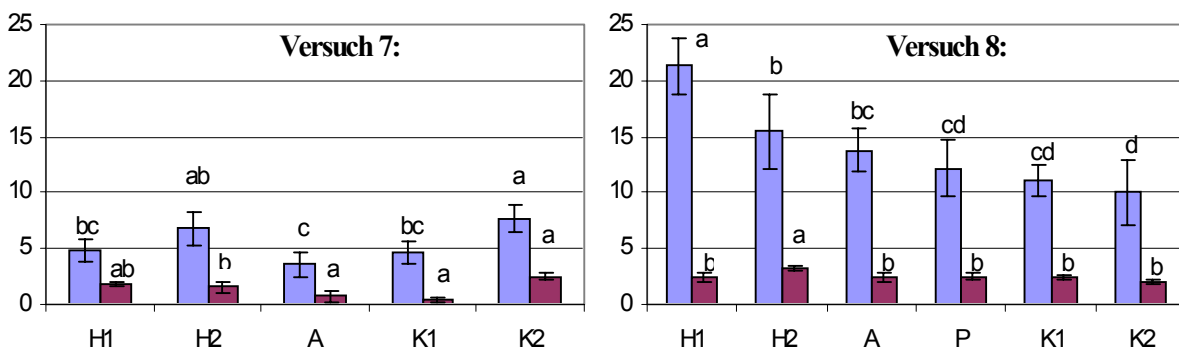


Abb. 32: Gaswechsellmessungen in Versuchen 7 und 8 (\square = CO_2 -Austauschraten in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, \blacksquare = Transpirationsrate in $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Mittelwerte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Tukey 0,05, $n \geq 5$). Der Doppel-T-Balken gibt die Standardabweichung an.

5.5.6 Chlorophyllfluoreszenz

In keinem der Versuche und bei keinem der Parameter konnten statistische Unterschiede zwischen den Behandlungen festgestellt werden (Abb. 33). Im Gegensatz zur Gaswechsellmessung sind bei der Chlorophyllfluoreszenz die Werte im lichtärmeren Herbst höher als die Werte im Sommer.

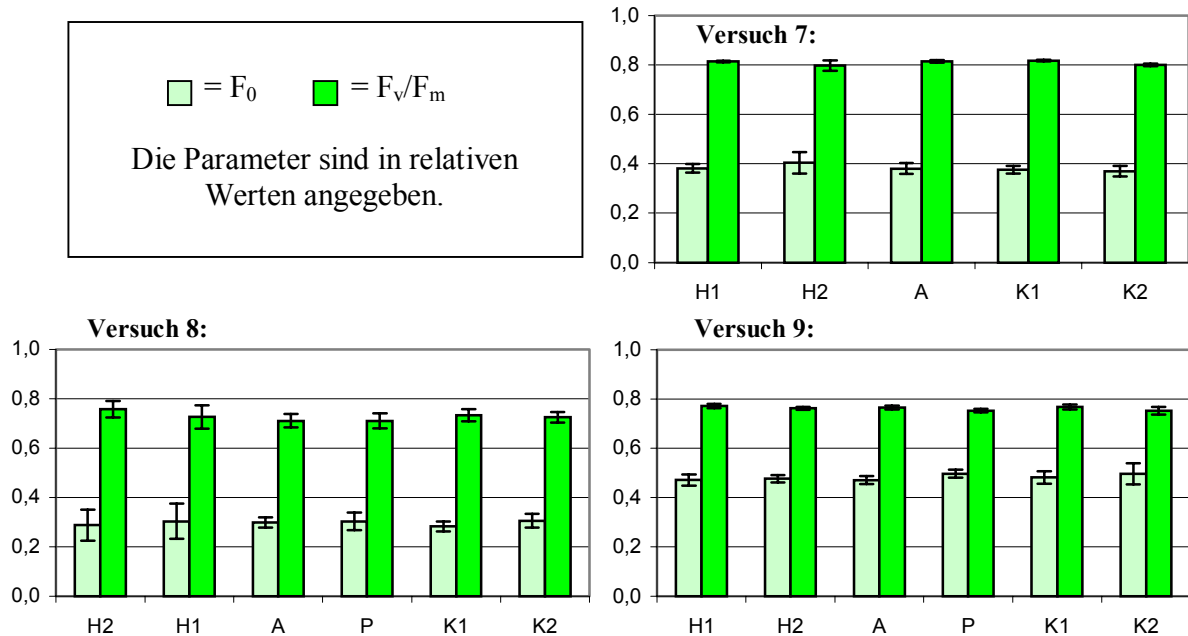


Abb. 33: Einfluss der Belüftungsbehandlungen auf die Parameter F_0 und F_v/F_m der Chlorophyllfluoreszenz (relative Werte) in den Versuchen 7, 8 und 9 ($n \geq 8$)

5.5.7 Fruchtertrag

Allgemein lag das Ertragsniveau im Sommersatz (Versuch 8) höher als in den lichtärmeren Herbstsätzen (Versuche 7 und 9, Abb. 34). In Versuch 7 konnten keine statistische Unterschiede zwischen den Varianten und Sortierungen festgestellt werden. In Versuch 8 erreichten die Varianten H2 und P einen signifikant höheren vermarktungsfähigen Ertrag als die Kontrolle K2. Variante P hatte auch den größten Anteil an großen Früchten. Die meisten mittleren Früchte hatte Variante K2. Die Kontrolle K2 hatte auch einen signifikant höheren Ausfall als Variante H1. In Versuch 9 erreichten die Varianten H2 und P ebenfalls einen signifikant höheren vermarktungsfähigen Ertrag als Variante A.

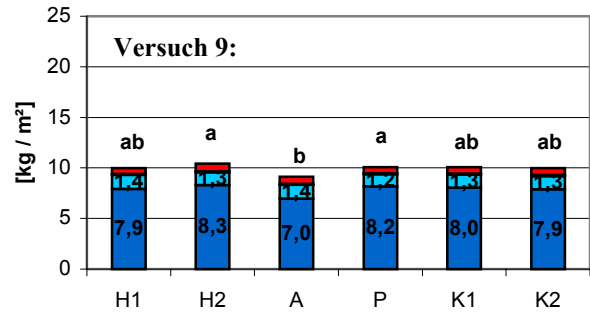
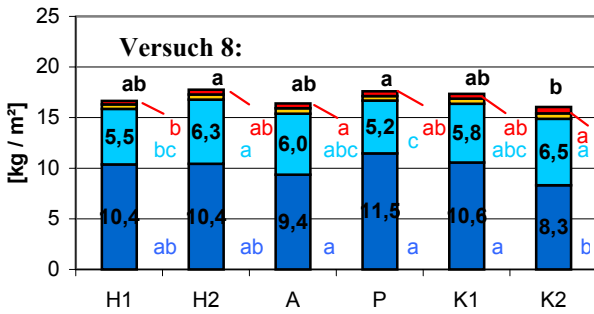
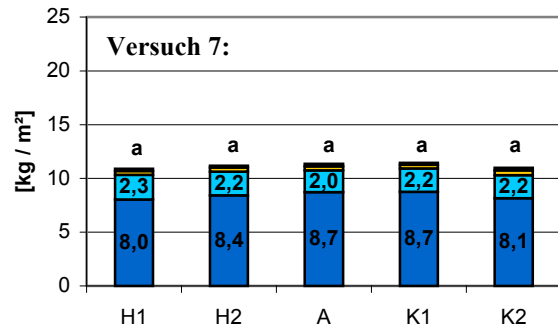
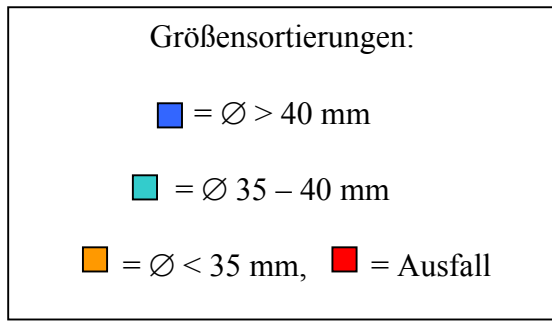


Abb. 34: Fruchtertrag (kg/m²) in den Versuchen 7 bis 9. Buchstaben über den Säulen zeigen die Signifikanzen des vermarktungsfähigen Ertrags, bestehend aus den beiden größten Sortierungen.

5.5.8 Wurzelbonitur

Die Wurzelauswertung gestaltete sich aufgrund der großen Heterogenität der Durchwurzelung in den Rinnen schwierig (Abb. 35). Innerhalb der Varianten gab es große Streuungen, die von der Bewässerung abhängig zu sein schienen. Je feuchter das Substrat war, umso besser waren die Wurzeln entwickelt. Wegen der daraus resultierenden großen Standardabweichung konnten nur in Versuch 7 statistische Unterschiede festgestellt werden: die beste Durchwurzelung des Substrates hatte Variante A vorweisen, gefolgt von Variante K1.

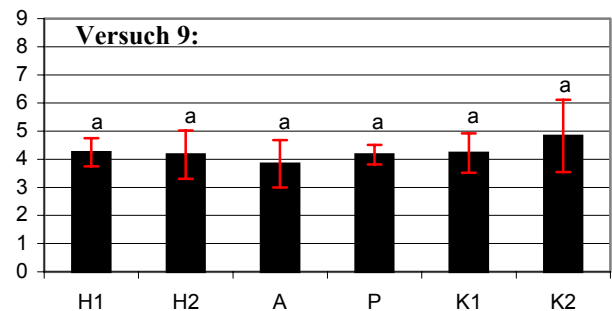
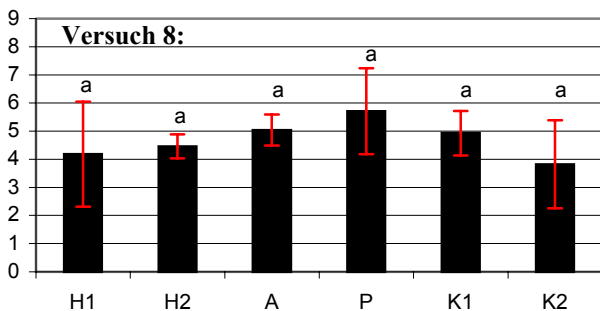
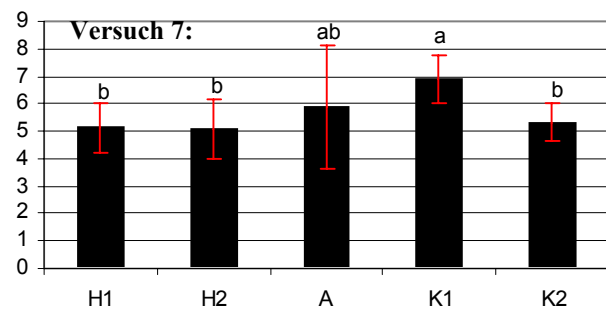
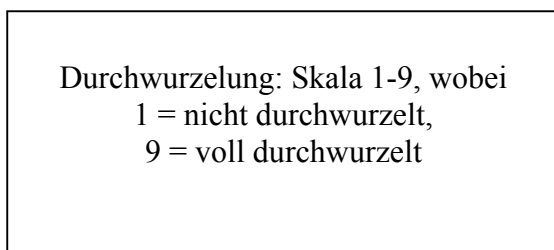


Abb. 35: Bonitur des Durchwurzelungsgrades in den Versuchen 7 bis 9 (n ≥ 12)

5.6 Verträglichkeit von H₂O₂ in einem hydroponischen System

5.6.1 Sauerstofffreisetzung aus H₂O₂

Durch die Zugabe von 30 % - igem H₂O₂ in ein unbepflanztes Gefäß mit Nährlösung war es generell möglich, den Sauerstoffgehalt kurzfristig auf über 150 % zu steigern (4 mM, Abb. 36), welcher sich nach ca. 1,5 h auf 130 % einpendelte. Mit einer H₂O₂-Konzentration von 0,4 mM in der Lösung konnte man den Sauerstoffgehalt auf etwa 110 % steigern. 0,2 mM H₂O₂ in der Lösung hoben den Sauerstoffgehalt lediglich auf etwa 95 % und unterschieden sich kaum von der Kontrolle ohne H₂O₂. Für die folgenden Versuche 10 bis 14 wurde eine Sollkonzentration von 0,4 mM verwendet, um die zwei Belüftungsmethoden H₂O₂ und Druckluft vergleichen zu können.

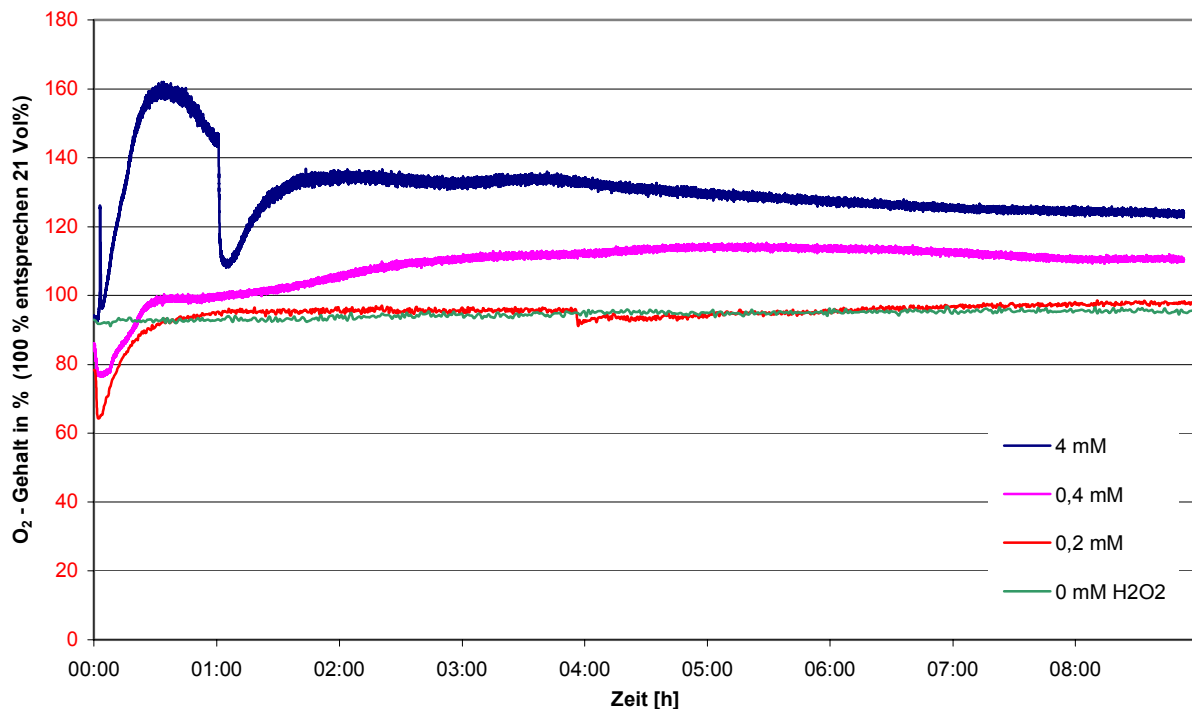


Abb. 36: Einfluss einer einmaligen H₂O₂-Gabe auf den Sauerstoffgehalt in einem unbepflanzten Gefäß: Konzentrationen im Gefäß 0, 0,2, 0,4 und 4 mM H₂O₂

5.6.2 Pflanzenverträglichkeit von H₂O₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Zucchini

Zucchini reagierte relativ tolerant auf Sauerstoffmangel. Aufgrund eines anfänglich zu hohen EC-Wertes kam es zu starken Blattnekrosen, weshalb nach Ende der Behandlung das Sproß- und Wurzelgewicht nicht bestimmt werden konnte. Der Zustand des Sprosses und der Wurzeln vor und nach der Behandlung sind in Abb. 37 und 38 dargestellt. Am wenigsten verschlechtert im Vergleich zu Versuchsbeginn haben sich die Pflanzen der Druckluftbelüftung (Abb. 37 b und 38 b). Hier bildete sich eine Vielzahl neuer Wurzeln, die bis zum Boden des Gefäßes reichten. Die Belüftung mit 0,4 mM H₂O₂ zeigte keine positive Wirkung: Am Sproß waren deutliche Stresssymptome in Form von Welken der Blätter erkennbar (Abb. 37 c), eine Wurzelneubildung

war kaum vorhanden (Abb. 38 c). Im Gegensatz zur unbelüfteten Kontrolle wies die Behandlung mit Peroxid keine Adventivwurzelbildung auf (Abb. 38 d).



Abb. 37 (a) – (d): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden auf Zucchini in Nährlösung vor (a) und nach sieben Tagen Behandlung: (b) Belüftung mit Druckluft, (c) Belüftung mit 0,4 mM H₂O₂, (d) unbelüftete Kontrolle (Versuch 10)



Abb. 38 (a) – (d): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden auf Zucchiniwurzeln in Nährlösung vor (a) und nach sieben Tagen Behandlung: (b) Belüftung mit Druckluft, (c) Belüftung mit 0,4 mM H₂O₂, (d) unbelüftete Kontrolle mit starker Adventivwurzelbildung im oberen Teil außerhalb der Nährlösung (Versuch 10)

Ursachen für das schlechte Abschneiden dieser Behandlung können in einer zu niedrig dosierten Konzentration, einer zu schnellen Zerfallsrate des Peroxids in den Vorratsbehältern als auch in einer mangelhaften Durchmischung des Peroxids innerhalb des Gefäßes liegen. Anhand der Sauerstoffaufzeichnungen der Gefäße ist ersichtlich, dass der Sauerstoffgehalt innerhalb des ersten Tages auf 0 % abfiel und sich abgesehen von kurzen Peaks während der folgenden sechs Tage nicht mehr nennenswert steigerte (Abb. 39). Außerdem war der Effekt des H₂O₂ nur in den oberen 5 cm des Gefäßes nachweisbar. Möglicherweise kann aufgrund des hohen Sauerstoffbedarfs der Zucchiniwurzeln keine Diffusion des Peroxids in tiefere Schichten des Gefäßes erfolgen.

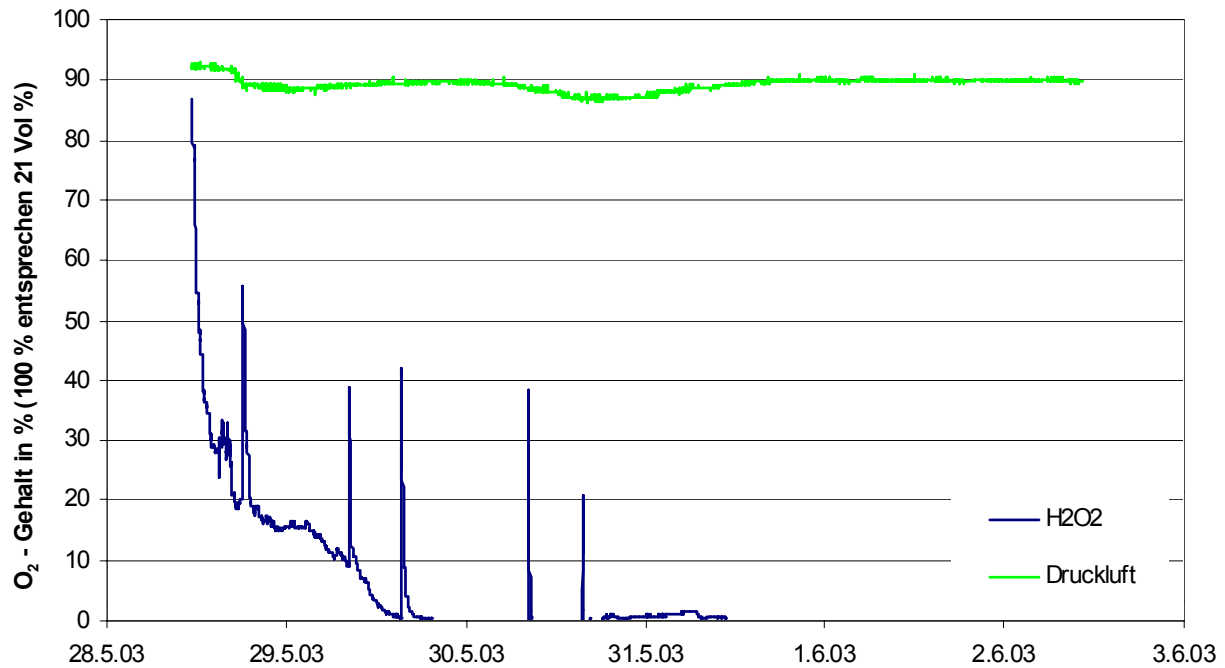


Abb. 39: Einfluss der H₂O₂-Belüftung (0,4 mM Sollkonzentration im Gefäß) auf den Sauerstoffgehalt in einem mit vier Zucchini bepflanzt Gefäß. 100 % O₂-Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff (Versuch 10)

5.6.3 Pflanzenverträglichkeit von H₂O₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Gurken

Nach Ende der Behandlung waren die Pflanzen trotz mehrfacher Behandlungen mit Pflanzenschutzmitteln durch eine Thripsinfektion, Befall mit Mehltau und auch wegen einer hohen Ausfallrate aufgrund zu großer Wurzelverluste beim Umsetzen in die Gefäße in einem schlechten Zustand. Daher wurde das Sproß- und Wurzelgewicht nicht bestimmt, sondern die Auswertung photographisch vorgenommen. Die wenigsten Ausfälle waren in der Druckluft-Behandlung (Abb. 40 a), die meisten in der Peroxid-Behandlung (Abb. 40 c) zu verzeichnen. Bei den Wurzeln zeigte sich ein ähnliches Bild wie schon bei den Zucchini (Abb. 41). Die stärkste Durchwurzelung auch bis zum Boden des Gefäßes erreichte die Belüftung mit Druckluft (Abb. 41 a), bei der Belüftung mit Peroxid kam es dagegen kaum zu neuer Wurzelbildung oder Adventivwurzelbildung (Abb. 41 b). Dafür wurde bei der unbelüfteten Kontrolle die Adventivwurzelbildung sehr angeregt (Abb. 41 c).

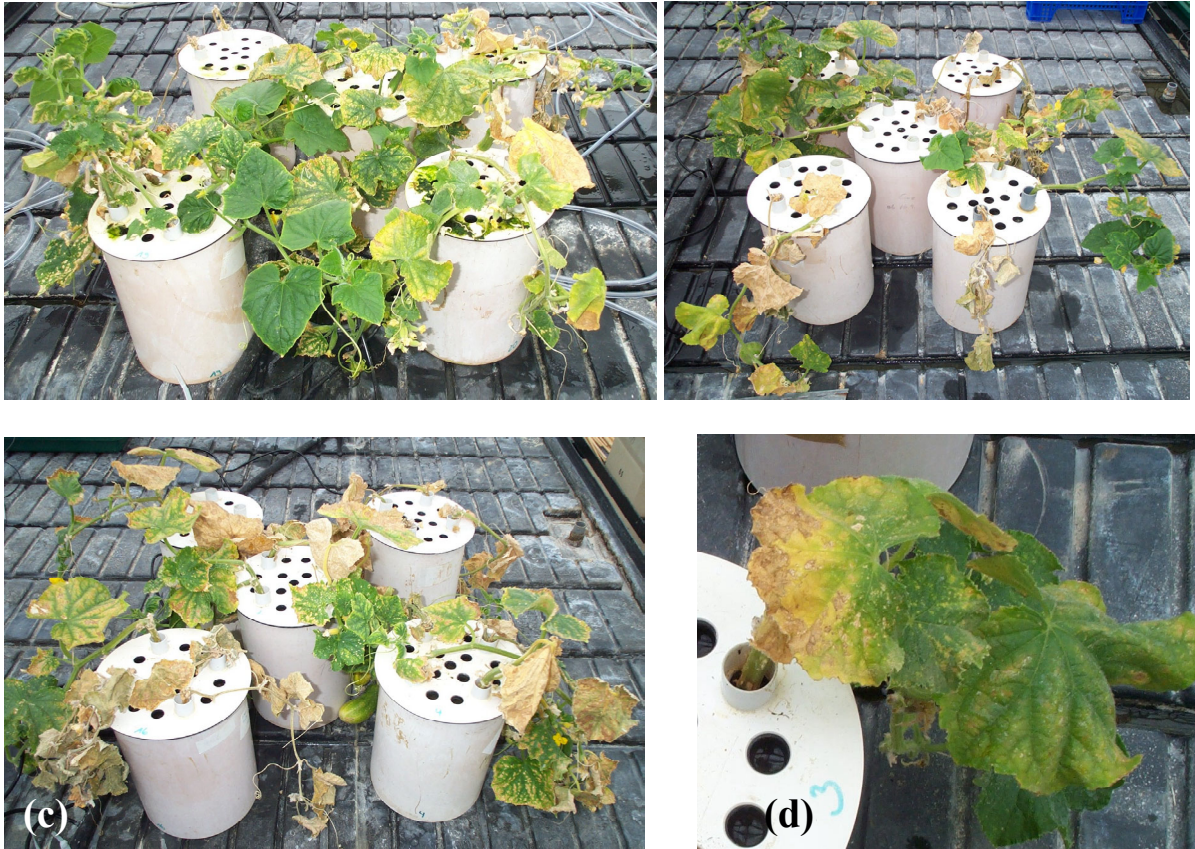


Abb. 40 (a) – (d): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Gurken in Nährlösung: (a) Belüftung mit Druckluft, (b) unbelüftete Kontrolle, (c) Belüftung mit 0,4 mM H₂O₂, (d) Nahaufnahme Thripsschadbild vor der Behandlung (Versuch 11)





Abb. 41 (a) – (c): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Gurkenwurzeln in Nährlösung: (a) Belüftung mit Druckluft, (b) Belüftung mit 0,4 mM H_2O_2 , (c) unbelüftete Kontrolle mit starker Adventivwurzelbildung (Versuch 11)

Der Sauerstoffmessverlauf war nur direkt unter dem Tropfer nachweisbar, sobald der Abstand zum Tropfer größer wurde nahm der Sauerstoffgehalt rapide ab (Abb. 42).

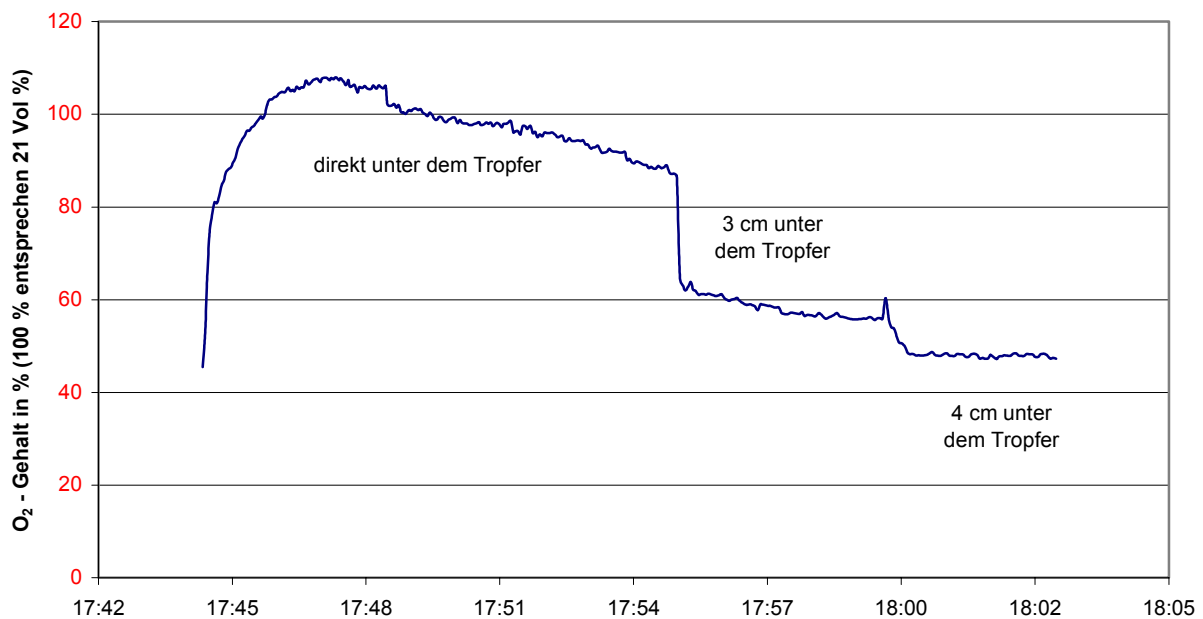


Abb. 42: Sauerstoffverlauf in % direkt, 3cm und 4 cm unterhalb des Tropfers in einem Nährlösungsgefäß unmittelbar nach der Bewässerung.

Die Durchmischung des Peroxids in der Nährlösung war nicht ausreichend, um das Absinken des Sauerstoffgehalts zwischen den Gießzeiten auf 0 % zu verhindern (Abb. 43). Dies könnte das bisher schlechte Abschneiden der Peroxid – gedüngten Varianten erklären. Anhand der Höhe der "Bewässerungsspitzen" kann man Rückschlüsse auf die Zerfallsrate des Peroxids ziehen: zu Beginn des Versuchs wurde der Sauerstoffgehalt auf maximal 140 % gesteigert, nach fünf Tagen nur noch auf maximal 70 %. Innerhalb dieser fünf Tage reduzierte sich die Aktivität des Peroxids demnach um fast 50 %.

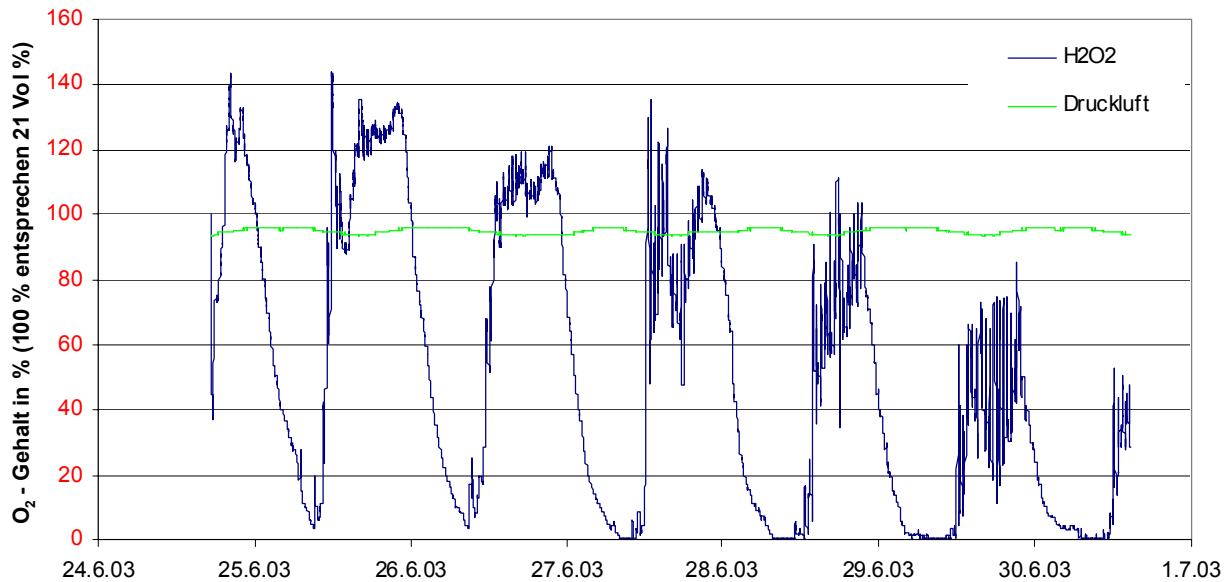


Abb. 43: Einfluss der H₂O₂-Belüftung (0,4 mM Sollkonzentration im Gefäß) auf den Sauerstoffgehalt in einem mit vier Gurken bepflanztem Gefäß. 100 % O₂-Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff (Versuch 11)

5.6.4 Pflanzenverträglichkeit von H₂O₂ in Nährlösungskultur, Bsp. Paprika

Von allen bisher untersuchten Pflanzen reagierte Paprika mit Abstand am empfindlichsten auf Sauerstoffmangel (Abb. 44). Trotz funktionierender Belüftung (H₂O₂ wie auch normale Druckluft) gab es ohne ersichtlichen Krankheits- oder Schädlingsbefall der Pflanzen viele Ausfälle: so starben ganze Pflanzen mehrerer Gefäße beider Varianten ab. Eine mögliche Ursache, warum diese gravierenden Ausfälle erst drei Wochen nach dem Umsetzen in die Gefäße auftraten, kann an einer höheren Außentemperatur im Juli / August und daraus resultierendem höheren Sauerstoffbedarf der Pflanzen verbunden mit geringerer Löslichkeit von Sauerstoff in der Nährlösung liegen. Die Auswertung konnte deshalb nur photographisch vorgenommen werden.

Nach sieben Tagen ohne Belüftung waren die Pflanzen in sehr schlechtem Zustand: sie zeigten starke Welkeerscheinungen, Aufhellungen, Blatt- und Fruchtfall (Abb. 44 c), bildeten jedoch noch Adventivwurzeln aus (Abb. 44 d). Auf die Belüftung mit Druckluft reagierten die Pflanzen sehr gut: sie wuchsen üppig, waren voll turgeszent und von dunkelgrüner Färbung (Abb. 44 a), was sich auch am Wurzelbild erkennen ließ (Abb. 45 a). Die gleichmäßige Verteilung des Peroxids in der Nährlösung mit Magnetrührern brachte den gewünschten positiven Effekt der H₂O₂-Belüftung (Abb. 45 b): die Pflanzen waren im Vergleich zur unbelüfteten Kontrolle deutlich besser entwickelt, aber nicht so turgeszent wie die Druckluftvariante. Auch die Wurzeln sind nicht so gut entwickelt (Abb. 45 b).

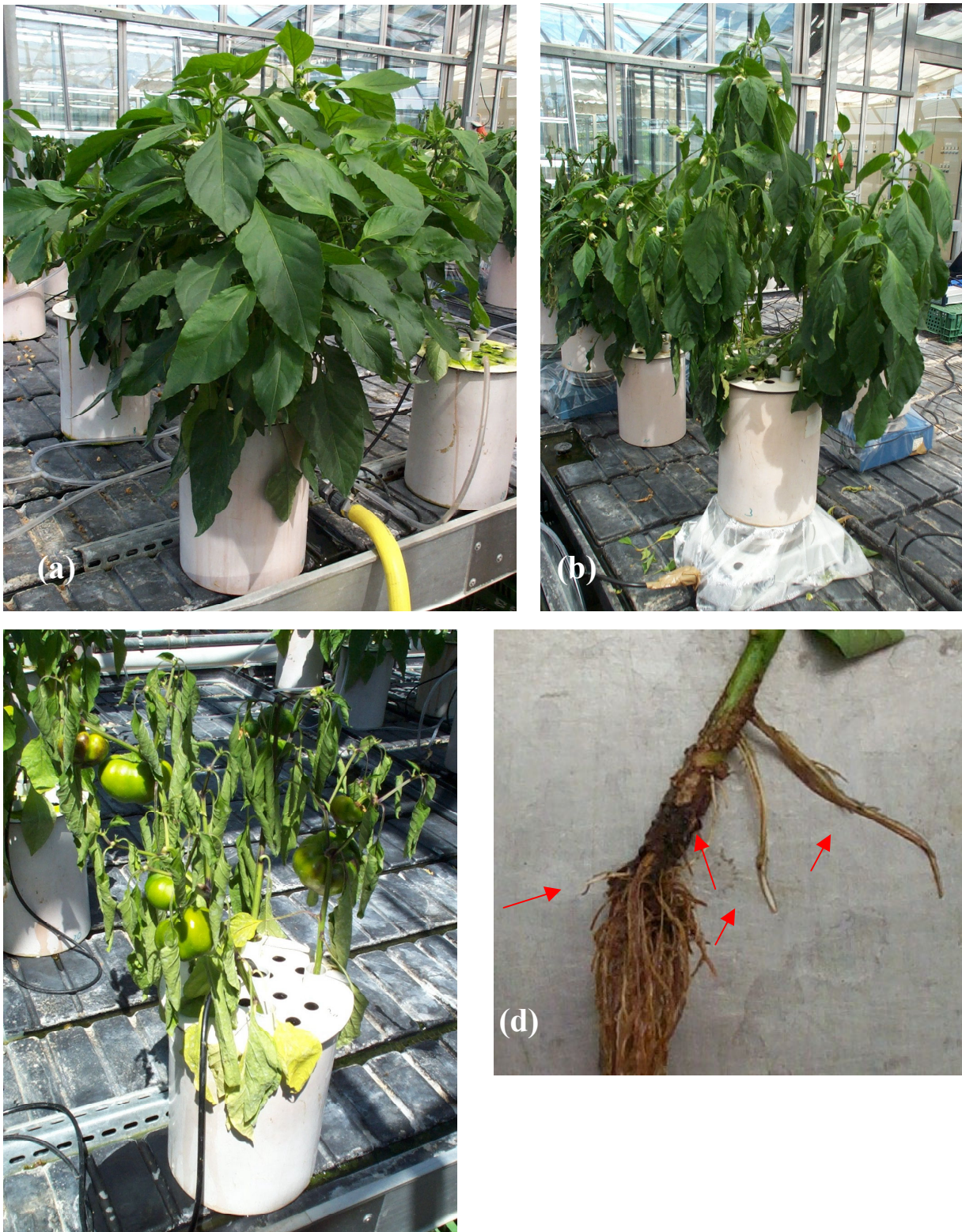


Abb. 44 (a) – (d): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Paprika in Nährlösung: (a) Belüftung mit Druckluft, (b) Belüftung mit 0,4 mM H₂O₂, (c) unbelüftete Kontrolle, (d) Adventivwurzel-bildung in der unbelüfteten Kontrolle (Versuch 12)



Abb. 45 (a) – (b): Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Paprikawurzeln in Nährlösung: (a) Belüftung mit Druckluft, (b) Belüftung mit 0,4 mM H₂O₂ (Versuch 12)

Bei Versuch 12 wurden in den Gefäßen der Peroxidvarianten erstmals Magnetührer zur besseren Verteilung des H₂O₂ eingesetzt. Dennoch wiesen die Sauerstoffamplituden der Peroxidvarianten (bepflanzt und unbepflanzt) immer noch leichte Schwankungen auf, abhängig von den Bewässerungsterminen. In Abb. 46 sind für die 0,4 mM H₂O₂ – Variante drei Messwiederholungsverläufe dargestellt. Die Sauerstoffkonzentration in den Peroxidvarianten war deutlich niedriger als ohne die Verwendung von Magnetührern in den Versuchen 10 und 11 – hierbei dürfte es sich um einen Verdünnungseffekt handeln, weil nun das H₂O₂ erfolgreich auf das ganze Gefäßvolumen verteilt wurde. Der hohe Sauerstoffverbrauch der Pflanzen ist durch den Verlauf der Sauerstoffkurve des unbepflanzten Gefäßes erkennbar: der Sauerstoffgehalt stieg hier auf über 150 %, wogegen er in der Peroxid-Variante mit Pflanzen in der meisten Zeit unter 25 % lag. Nach etwa drei bis vier Tagen war das Peroxid weitgehend disproportioniert.

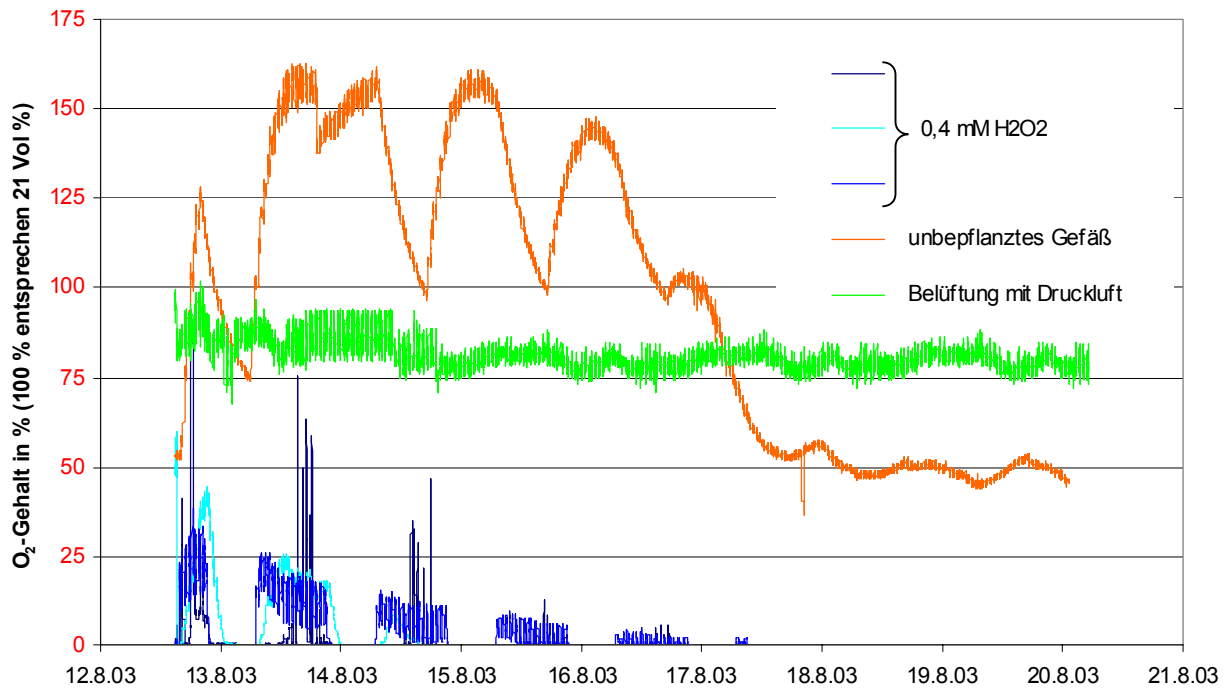


Abb. 46: Einfluss verschiedener Belüftungsbehandlungen auf Paprika in Nährlösung (drei Messwiederholungsverläufe für 0,4 mM H_2O_2). 100 % O_2 -Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff (Versuch 12)

5.6.5 Pflanzenverträglichkeit von H_2O_2 in Nährlösungskultur, Bsp. Bohnen

Die Bohnen reagierten auf Sauerstoffmangel mit Wachstumsdepression, nicht mit Welke wie Paprika (Abb. 47 a). Die besten Wachstumsergebnisse wurden mit der Druckluftbelüftung erzielt (Abb. 47 c). Auch die Belüftung mit Peroxid hob sich im Wachstum deutlich von der unbelüfteten Kontrolle ab (Abb. 47 b). Noch klarer wurden die Unterschiede bei den Wurzeln (Abb. 48): die unbelüftete Kontrolle zeigte nur sehr schwache Wurzelneubildung und kaum Adventivwurzelbildung. Ebenfalls schwache Wurzelneubildung, dafür aber stärkere Adventivwurzelbildung war das Ergebnis der Peroxidbelüftung. Die Druckluftbehandlung wies üppigstes Wurzelwachstum auf, sowohl Wurzelneubildung bis zum Gefäßboden als auch Adventivwurzeln (Abb. 48 c).

Wenngleich die Werte der Sproß- und Wurzelfrischmasse aufgrund der hohen Standardabweichung nicht vergleichbar waren (Abb. 49), setzte sich auch hier der schon oben beobachtete Trend fort: die besten Ergebnisse wurden mit der Druckluftbelüftung erzielt, gefolgt von der Peroxidbelüftung.

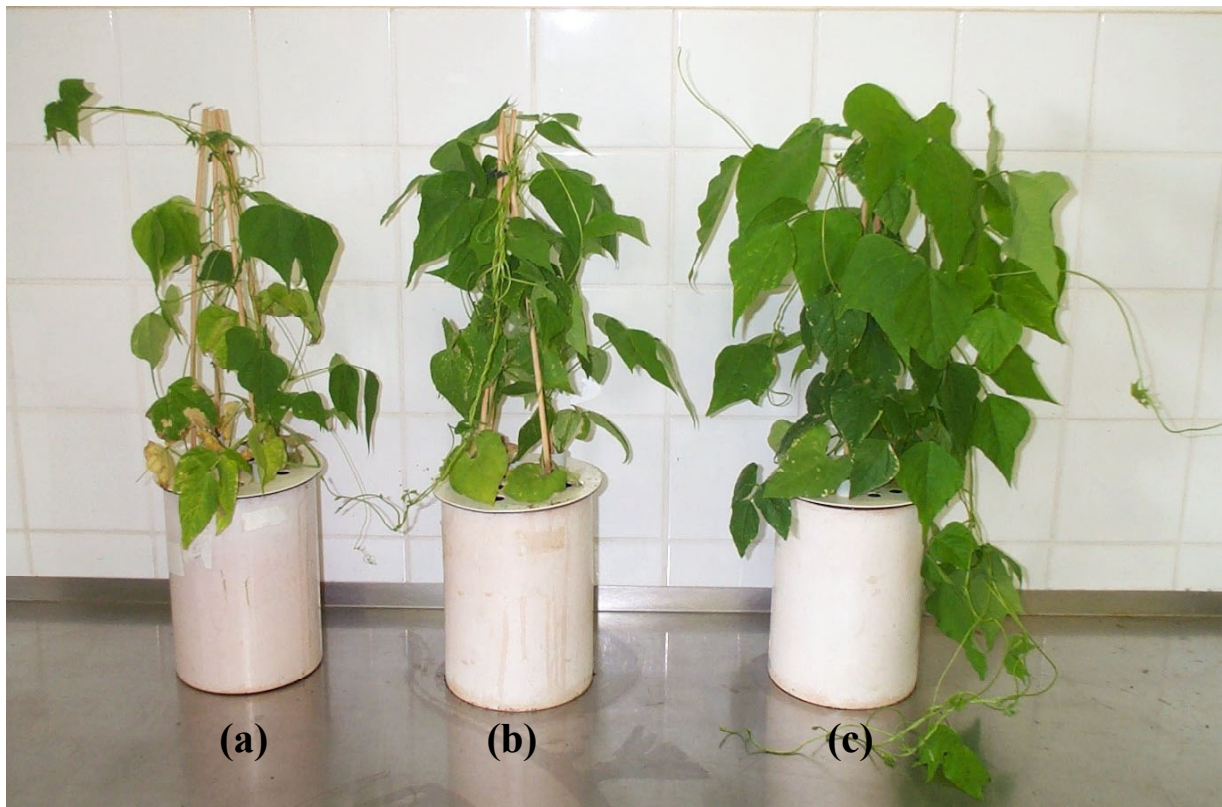


Abb. 47: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Bohnen in Nährlösung: (a) unbelüftete Kontrolle, (b) Belüftung mit 0,4 mM H_2O_2 , (c) Belüftung mit Druckluft (Versuch 13)



Abb. 48: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach sieben Tagen Behandlung auf Bohnenwurzeln in Nährlösung: (a) unbelüftete Kontrolle, (b) Belüftung mit 0,4 mM H_2O_2 , (c) Belüftung mit Druckluft (Versuch 13)

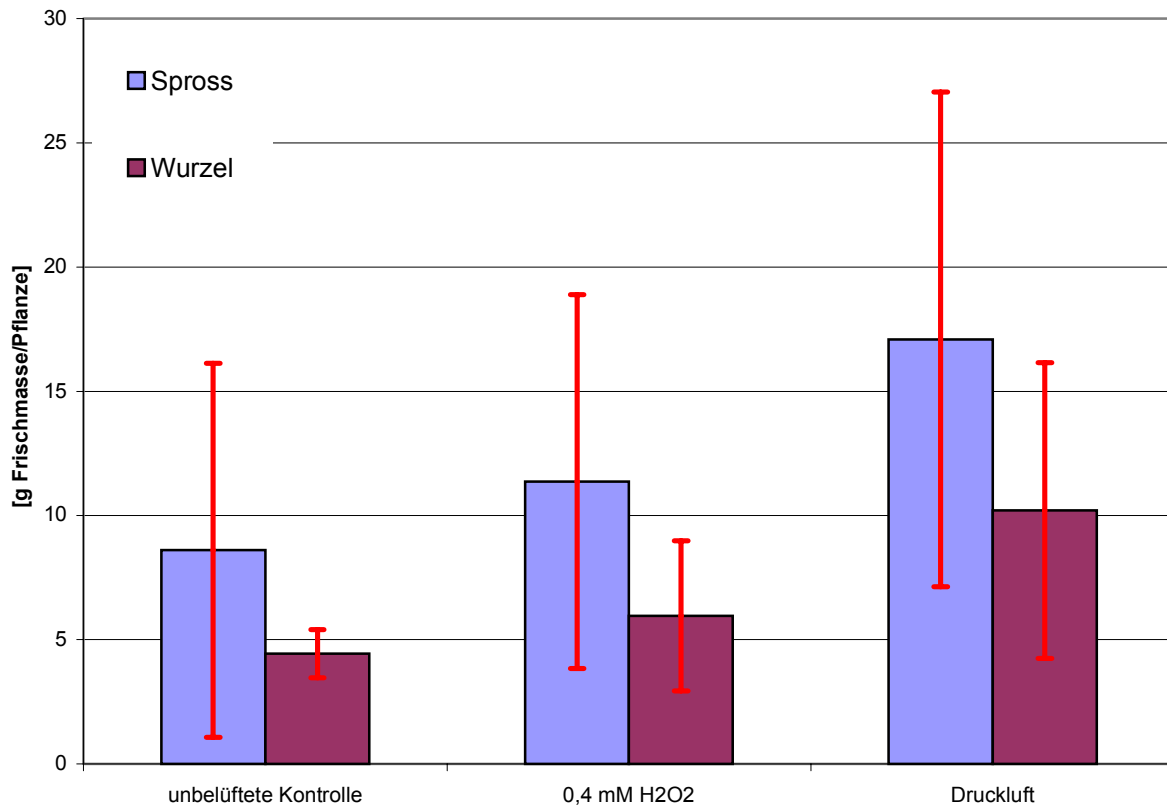


Abb. 49: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden auf Sproß- und Wurzelfrischmasse bei Bohnen in [g/Pflanze] nach sieben Tagen Behandlung (Versuch 13)

Anhand der Sauerstoffverläufe der Peroxidvariante ist gut erkennbar, dass am 4.9.03 eine neue Peroxidlösung angesetzt wurde um eine gleich bleibend hohe H₂O₂-Konzentration zu gewährleisten (Abb. 50). Leider wurden bei diesem Versuch die Sauerstoffwerte bei 210 % vom aufzeichnenden Datalogger "abgeschnitten". Dies ist vermutlich auf einen Konfigurationsfehler des Dataloggers zurückzuführen, weil dies der einzige Fall dieser Art war. Verglichen mit den Paprika haben die Bohnen einen niedrigeren Sauerstoffbedarf: während bei den Paprika die maximalen Sauerstoffwerte der Peroxidvariante 50 % nicht überschritten, lagen sie bei den Bohnen bei über 210 % O₂. Wohl bedingt durch dieses hohe Grundniveau des Sauerstoffgehaltes in der Nährlösung fiel bei den Bohnen auch während der Nacht der Sauerstoffgehalt nicht auf 0 % ab. Die sehr niedrigen Sauerstoffwerte der unbelüfteten Kontrolle veranschaulichen, wie gering der Sauerstoffeintrag durch das Gießwasser im Vergleich zum ständigen Sauerstoffverbrauch der Pflanzen war.

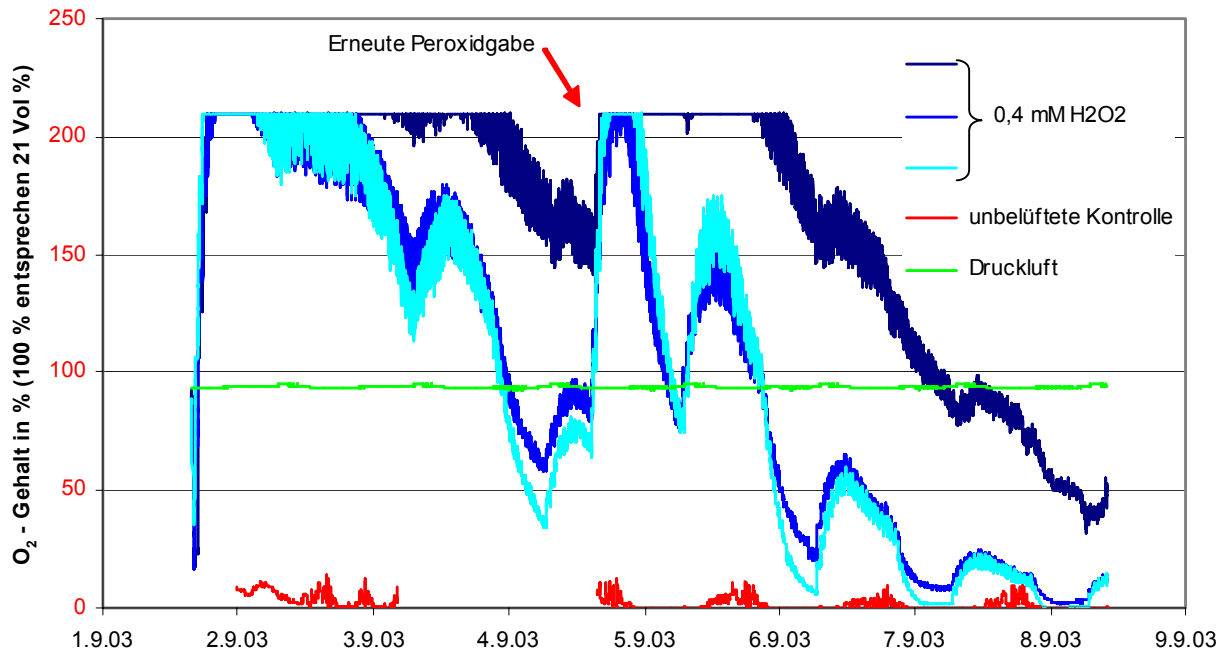


Abb. 50: Einfluss der H_2O_2 -Belüftung (0,4 mM Sollkonzentration im Gefäß) auf den Sauerstoffgehalt von Bohnen in Nährlösung. 100 % O_2 -Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff (Versuch 13)

5.6.6 Pflanzenverträglichkeit von H_2O_2 in Nährlösungskultur, Bsp. Chinakohl

Chinakohl ist die einzige untersuchte Pflanzenart in dieser Versuchsreihe, die auf die Druckluftbelüftung negativ im Wachstum reagierte (Abb. 51 b). Außerdem war sie extrem tolerant gegenüber Sauerstoffmangel, sogar nach 12 Tagen ohne Belüftung blieben die Pflanzen im Wachstum nur knapp hinter denen der permanent belüfteten Druckluftvariante zurück und zeigten keine Welkeerscheinungen oder Aufhellungen (Abb. 51 a). Sehr gut reagierten die Pflanzen auf die Peroxid-Belüftung (Abb. 51 c): diese Pflanzen wuchsen am kräftigsten und waren am dunkelsten gefärbt.

Der Eindruck vom Sproß bestätigte sich durch das Wurzelbild (Abb. 52): das am schwächsten entwickelte Wurzelsystem hatte die unbelüftete Kontrolle (Abb. 52 a). Es wurden kaum Adventivwurzeln entwickelt. Die Druckluftvariante zeigte neues Wachstum über das ganze Wurzelsystem verteilt (Abb. 52 b). Die Wurzeln der Peroxidvariante zeigten wenig neues Wachstum, allerdings Adventivwurzelsbildung an den Übergangsstellen des Sprosses in die Nährlösung (Abb. 52 c).



Abb. 51: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach 12 Tagen Behandlung auf Chinakohl in Nährlösung: (a) unbelüftete Kontrolle, (b) Belüftung mit Druckluft, (c) Belüftung mit 0,4 mM H_2O_2 (Versuch 14)

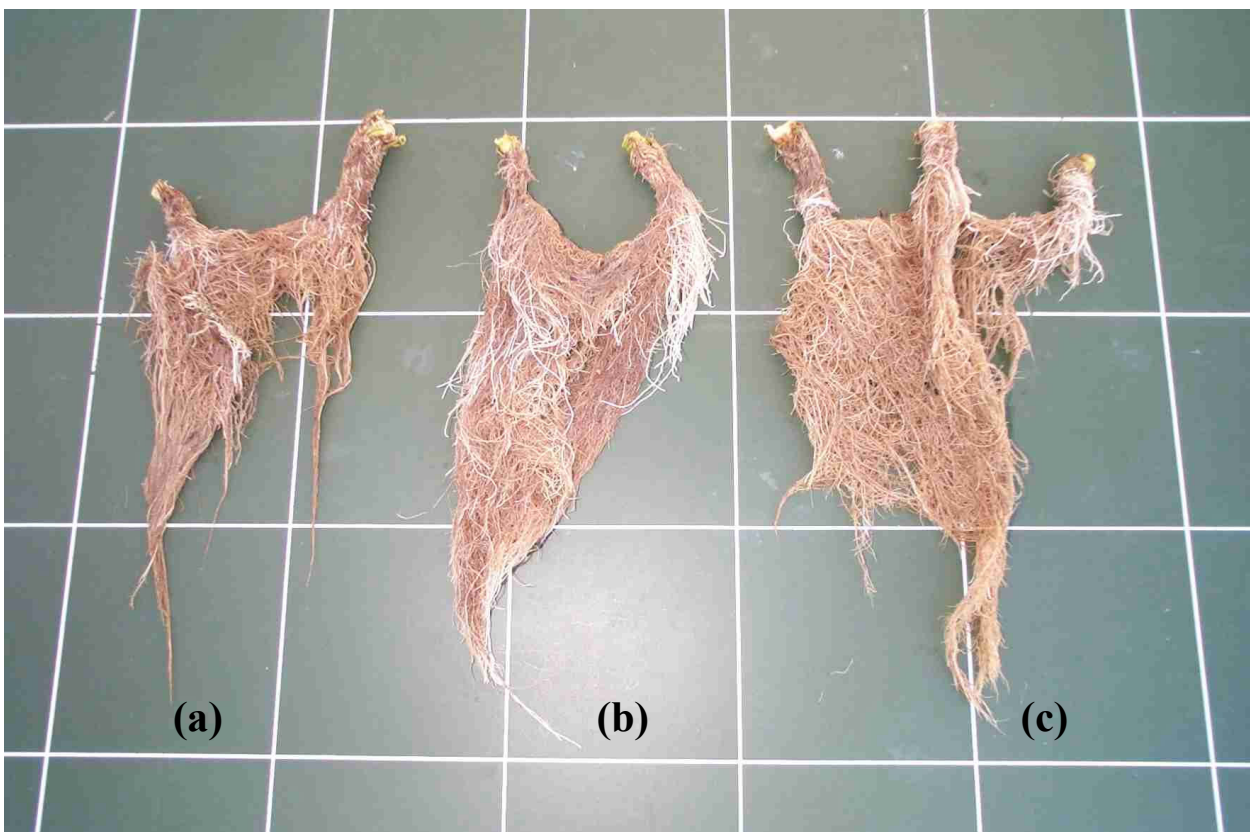


Abb. 52: Einfluss verschiedener Belüftungsmethoden nach 12 Tagen Behandlung auf Chinakohlwurzeln in Nährlösung: (a) unbelüftete Kontrolle, (b) Belüftung mit Druckluft, (c) Belüftung mit 0,4 mM H_2O_2 (Versuch 14)

Bedingt durch den schlechten Zustand der Versuchspflanzen gegen Ende des Versuchs - die Pflanzen litten trotz mehrerer Behandlungen mit Metasystox unter hohem Befallsdruck von Lusen, Thripsen, Raupen, Mehltau und bakterieller Faule und unter Blattrandverbrennungen / -nekrosen (trotz sehr niedrigen EC-Gehalts von 0,9 mS) - war ein Vergleich der Spro- und Wurzelfrischmasse aufgrund der hohen Standardabweichung schwierig (Abb. 53). Tendentiell hatte die Druckluftvariante die hochste Sprossfrischmasse, die Peroxidbehandlung die hochste Wurzelfrischmasse. Das stimmt nur bedingt mit der photographischen Auswertung uberein: nach Abb. 51 hatte die Peroxidvariante das grote Sprosswachstum, nach Abb. 52 die Druckluftvariante das hochste Wurzelwachstum.

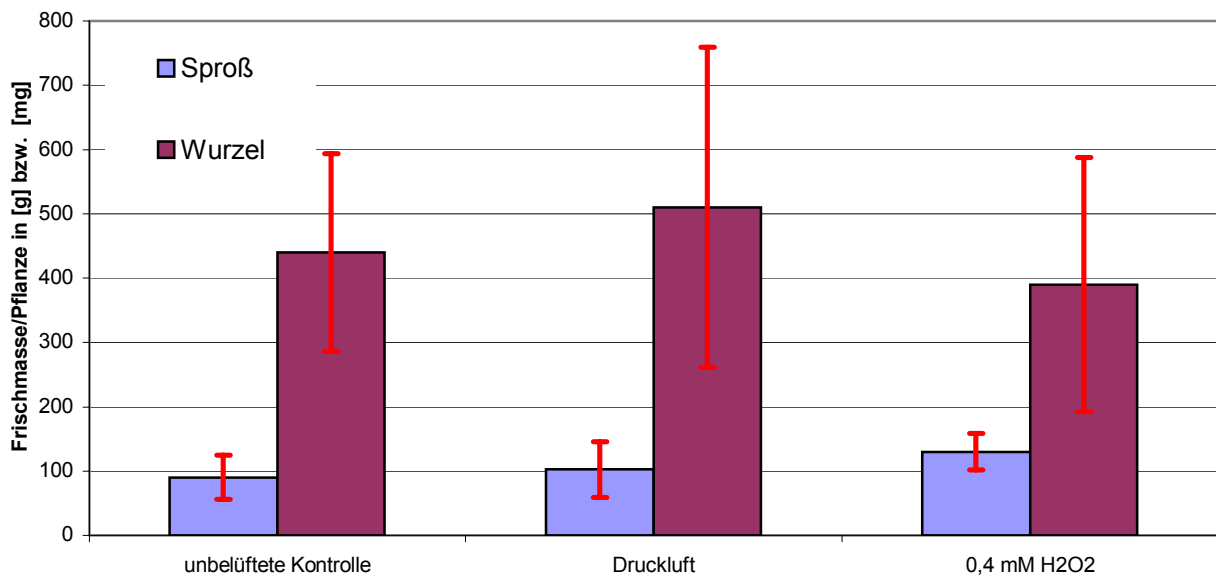


Abb. 53: Einfluss verschiedener Beluftungsmethoden auf Spro- [g/Pflanze] und Wurzelfrischmasse [mg/Pflanze] bei Chinakohl nach 12 Tagen Behandlung (Versuch 14)

6. Diskussion

6.1 Einfluss von organischer Masse und Bepflanzung auf den O₂-Gehalt

6.1.1 Einfluss organischer Masse auf den Sauerstoffgehalt im Boden

Die schnellere Sauerstoffabnahme in einem Substrat bei Flutung mit zunehmendem Gehalt an organischer Substanz ist leicht nachvollziehbar, da einer der größten Sauerstoffkonsumenten im Boden die in organischer Masse enthaltenen Bodenmikroorganismen sind. RUSSEL und APPELYARD (1915) beschreiben bei erhöhter organischer Düngung eine gesteigerte CO₂-Produktion und damit auch einen erhöhten O₂-Verbrauch. Die Zugabe abbaubarer organischer Substanz zu einem Boden stimuliert die mikrobielle Aktivität und führt zu einem rapiden Absinken des O₂-Gehaltes sowie zu einem starken Anstieg des CO₂-Gehalts (PATRICK und MIKKELSEN 1971).

Während der Sauerstoffgehalt in reinem Quarzsand innerhalb von 16 Tagen nur um etwa 10 – 15 % abfiel (auf rund 80 % Sauerstoffgehalt), verringerte er sich in reinem Unterboden innerhalb von sieben Tagen um etwa 40 % auf rund 55 % Sauerstoffgehalt. Keines dieser beiden Substrate erreichte 0 % Sauerstoff bis zum Versuchsende. Reiner Quarzsand verfügt über keinerlei, Unterboden nur über sehr wenig organische Substanz, welche Mikroorganismen als Energiequelle dienen könnte. Die mikrobielle Population des Bodens braucht zur Synthese von Biomasse ein organisches Substrat als C-Quelle. Deshalb wird die mikrobielle Population auch immer, solange nicht andere Stoffe oder Faktoren limitierend wirken, mit zunehmender organischer Substanz wachsen.

Bei einer 1:1-Mischung von Oberboden und Quarzsand dauerte es sechs bis neun Stunden, bis der Sauerstoffgehalt auf fast 0 % sank. Durch eine Mischung von Unterboden + 20 % Kompost dauerte es nur noch etwa zwei, mit einer Mischung von Unterboden + 40 % Kompost allerdings etwa vier Stunden. Das Ergebnis dieser letzten Substratmischung ist auf den ersten Blick nicht sofort nachvollziehbar. Aufgrund des höheren Anteils an organischer Substanz und damit verbunden einer höheren mikrobiellen Population wäre ein stärkerer O₂-Verbrauch und damit eine raschere Abnahme des Sauerstoffgehalts im Boden zu erwarten gewesen als bei der 20 % Kompostvariante.

Möglicherweise wurde bei 40 % Kompostanteil nicht nur der Gehalt an Bodenmikroorganismen erhöht, sondern auch die Bodenstruktur insofern verändert, dass eine gröbere Struktur mit mehr sauerstoffhaltigen Großporen entstand. Nach UNGER und KASPAR (1994) ist eine Möglichkeit zur Beeinflussung der Bodendichte die Zugabe von organischer Masse. Dadurch wird durch die gröbere Struktur des Substrates die Belüftung verbessert, weil mehr Großporen entstehen. Ein proportionaler Zusammenhang zwischen dem Gehalt an organischer Substanz und der Bodendichte verschiedener Waldböden wurde auch von MOLDRUP et al. (1997) beschrieben. Die Belüftung von Böden hängt hauptsächlich von den Großporen ab. Ob durch Massenfluss oder Diffusion findet der Transfer von Gasen innerhalb des Bodens und zwischen Boden und Atmosphäre in den luftgefüllten Poren statt, und ist für ein adequates Wurzelwachstum sehr

wichtig (GRABLE 1966). Mit der Zerstörung dieser Grobporen wird der O₂-Transfer zu Wurzeln und Mikroorganismen behindert (GRABLE 1971). Es ist vorstellbar, dass durch 40 % Kompostanteil der Grobporenanteil in größerem Maße gesteigert wurde, als durch die ebenfalls zunehmende mikrobielle Masse an Sauerstoff verbraucht werden kann. Zudem sind mit einem hohen Grobporengehalt bei Flutung auch Luft einschlüsse möglich, welche über einige Stunden als Sauerstoffreservoir dienen können.

Ein erhöhter Grobporengehalt bewirkt auch das mitunter sprunghafte Ansteigen der Sauerstoffwerte bei der Wiederbelüftung nach der Drainage. Bei einer Drainage werden zuerst die Grobporen belüftet, dann die Mittelporen und erst bei vollkommener Austrocknung des Bodens wird auch das den Bodenpartikeln anhaftende Adsorptionswasser aufgebraucht. Während bei der 1:1 Mischung von Oberboden und Quarzsand die Wiederbelüftung vorwiegend kontinuierlich über mehrere Tage erfolgte und erst etwa drei Tage nach der Drainage begann, stieg der Sauerstoffgehalt bei der 40 % - Kompostvariante einerseits sofort nach der Drainage kontinuierlich, in einem zweiten Messverlauf erst fünf Tage nach der Drainage sprunghaft. Bei der 20 % - Kompostvariante stieg der Sauerstoffgehalt erst etwa vier Tage nach der Drainage bei einem der beiden Messverläufe langsam an – beim anderen Messverlauf gar nicht. Diese Ergebnisse führen zu der Erkenntnis, dass mit der vollständigen Drainage eines Substrates noch nicht gewährleistet ist, dass unmittelbar danach die Sauerstoffversorgung in allen Poren des Substrates wieder ausreichend für das dortige Wurzelwachstum ist.

Die Wiederbelüftung erfolgt schneller und unregelmäßiger, je höher der Gehalt an Grobporen des Substrates ist. Für den geschützten Anbau spielt dies eine große Rolle, da man nicht davon ausgehen kann, dass in bewässerungsfreien Zeiten das Substrat überall über genügend Sauerstoff verfügt. Gerade in Nährlösungskultur mit Steinwollwürfeln bzw. -matten, die nur eine geringe Höhe haben, ist die Drainage dieser Substrate nach Ende der Bewässerung nicht vollständig. Mit fortschreitender Kulturdauer wird die O₂-Versorgung durch zunehmende Belegung der luftführenden Poren durch Pflanzenwurzeln mit steigendem Sauerstoffbedarf als auch durch sinkende Fließgeschwindigkeiten der Nährlösung (zunehmende Wurzelmasse) verschlechtert. Hinzu kommt, dass sich in Nährlösungskultur die Nährlösung erwärmt, was die Löslichkeit von Gasen, also auch Sauerstoff, zusätzlich vermindert (INCROCCI et al. 1997).

6.1.2 Einfluss von Bepflanzung auf den Sauerstoffgehalt im Boden

Der Abfall des Sauerstoffgehaltes in den bepflanzten Gefäßen nach Beginn der Flutung erfolgte langsamer bis allenfalls gleich schnell, jedoch nicht schneller als in den unbepflanzten Gefäßen. Offensichtlich hat der Gehalt an organischer Masse des Substrates in Versuch 1 einen größeren Einfluss auf den Sauerstoffgehalt als die Bepflanzung in Versuch 2. Zu erwarten gewesen wäre eine schnellere Abnahme des Sauerstoffgehaltes in den bepflanzten Gefäßen, da zusätzlich zu der mikrobiellen Substanz im Boden der zweitgrößte Hauptkonsument von Sauerstoff im Boden hinzukommt: die Pflanzenwurzeln mit den ihnen anhaftenden Rhizosphärenmikroorganismen.

Für das Vorantreiben der Wurzelspitzen während der Ausbreitung im Boden ist eine schnelle Zellteilung und Zellvergrößerung im vorderen Teil der Wurzeln erforderlich, welche einen hohen Sauerstoffbedarf haben (VLAMIS und DAVIS 1943). Die für die Wurzelverlängerung benötigte Sauerstoffmenge schwankt allerdings erheblich. Sie wird von der oberirdischen Umgebung (Licht, Temperatur, Niederschläge), der Bodentemperatur, Bodenfeuchtigkeit, den Nährstoffquellen (NO_3 vs. NH_4), der Konzentration anderer Bodengase (CO_2 und Ethylen), Pflanzenart, physiologischem Stadium der Pflanzenentwicklung und dem genetischen Hintergrund (LEMON und WIEGAND 1962) beeinflusst.

Die Rhizosphäre wird grob als der Teil des Bodens beschrieben, der innerhalb des Einflussbereichs der Wurzel liegt (PAUL und CLARK, 1989) und von einer relativ großen mikrobiellen Gemeinschaft bevölkert wird, die wurzelbürtige organische Masse als ihre Hauptenergiequelle nutzt. Das wurzelfreie Bodenkompartment besteht verglichen mit der Rhizosphäre aus einer viel kleineren mikrobiellen Gemeinschaft. Diese Gemeinschaft bezieht ihre Energie aus Sekundärprodukten, die von der Rhizosphäre in den wurzelfreien Boden diffundieren, und aus organischen Abfällen von der Bodenoberfläche (KELTING et al. 1988).

Die Pflanzenwurzeln werden unweigerlich von einer Vielzahl von Mikroorganismen besiedelt, da ein beträchtlicher Anteil der Trockenmasseproduktion der Pflanze von den Wurzeln in den Boden ausgeschieden wird (BARBER und MARTIN 1976). Die Freisetzung organischer Verbindungen durch Wurzeln während des Pflanzenwachstums beeinflusst die mikrobielle Biomasse im Boden in erheblichem Maße (WHIPPS und LYNCH 1985). Diese sogenannte Rhizodeposition besteht aus wasserlöslichen Wurzelexudaten, Sekretionen, Lysaten und Gasen (WHIPPS 1990). Ihr genauer Anteil ist umstritten und schwankt von 1 – 30 % der Nettoassimilation (BARBER und MARTIN 1976, WHIPPS und LYNCH 1985, ANDRÉ et al. 1978, HELAL und SAUERBECK 1989, CHENG et al. 1994, SWINNEN 1994, MERBACH et al. 1996, MERBACH et al. 1999, KUZYAKOV und DOMANSKI 2000). Der Anteil des assimilierten und in den Boden eingebrachten Kohlenstoffs verringert sich im Laufe der Pflanzenentwicklung und mit steigender N-Düngung (SWINNEN 1994, MERBACH et al. 1996, KUZYAKOV und DOMANSKI 2000).

Der weitaus größte Teil des in den Boden durch die Wurzeln eingebrachten Kohlenstoffs wird von den wurzelbürtigen Mikroorganismen veratmet: 78 – 97 % bei Sommerweizen, 62 – 64 % bei Luzerne, 54 – 62 % bei Erbsen, etwa 70 % bei Ölrettich, 56 % bei *Chenopodium album* und 43 % bei *Amaranthus retroflexus* (CHENG et al. 1994, MERBACH et al. 1996). Unter der Annahme von BABIUK und PAUL (1970) sowie GRAY und WILLIAMS (1971), dass die Mikroflora eine Wachstumsrate von etwa 0,35 mg pro konsumierten mg Glukose hat, beträgt das Verhältnis von Wurzelmasse zu mikrobieller Biomasse 14:1. Obwohl die Biomasse der Mikroorganismen wesentlich geringer ist, konkurrieren sie doch aufgrund ihrer unmittelbaren Nähe zu den Wurzeln mit der Pflanze um Sauerstoff (DREW 1980). Der Sauerstoffbedarf von Böden ist daher in den Oberbodenhorizonten, wo sich die meisten Wurzeln, Mikroorganismen und Bodentiere befinden, am größten. Diese Konkurrenz hängt unter anderem von den relativen

Sauerstoffbedürfnissen sowohl der Pflanze als auch der Mikroorganismen ab, welche von physikalischen Bedingungen beeinflusst werden und von Art zu Art sehr unterschiedlich sind. Die Rhizosphäre ist daher eine nicht zu unterschätzende Sauerstoffsенke.

Die Respirationsrate des Bodens hängt von der Aktivität dieser Organismen ab und wird von Temperatur, dem Gehalt an organischer Substanz, dem Bodenwassergehalt und der Nährstoffzufuhr gesteuert (DREW und LYNCH 1980, ROWELL 1997). Die biologische Aktivität im Boden, die eine Wurzel unmittelbar umgibt, wird auch die Verfügbarkeit von Sauerstoff beeinflussen, welcher im Zentrum der Wurzel benötigt wird. Die Vernetzung von mikrobiellem und pflanzlichem Leben im Boden macht die Bodenatmosphäre hinsichtlich des Verhältnisses von O₂ und CO₂ dynamisch (TROUSE JR. 1971). Unter normalen Bodenbedingungen ist dies kaum ein Problem, da der Sauerstofffluss durch die Oberfläche einer gesunden Wurzel sein Maximum an der Wurzelspitze hat, wohingegen dort die mikrobielle Besiedlung am geringsten ist (BOWEN und ROVIRA 1976).

Über den genauen Anteil der Rhizosphären-Mikroorganismen an der CO₂-Produktion des Bodens gehen die Ergebnisse jedoch weit auseinander. Prinzipiell unterscheidet man zwischen Wurzelatmung, Atmung der Rhizosphäre (nur unmittelbar den Wurzeln anhaftende Mikroorganismen) und der Atmung des wurzelfernen Bodens (Bodenatmung). Aus messtechnischen Gründen werden allerdings häufig die Wurzel- und Rhizosphärenatmung zusammen angegeben. In Experimenten von STILLE (1938) mit weißem Senf (*Sinapis alba*) in Quarzsand und WOLDENDORP (1963) betrug der Atmungsanteil der Mikroorganismen in der Rhizosphäre etwa 35 %. KELTING et al. (1998) bestimmte den Anteil der Rhizosphärenatmung an der Gesamtatmung eines Waldbodens auf 20 %, die Wurzelatmung auf 32 % und den Anteil der Atmung des restlichen, wurzelfernen Bodens auf 48 %. Die Atmungsraten von Waldböden aus anderen Studien mit der gleichen Messmethodik (Wurzeldekomposition) schwanken sehr: so wurden von NAKANE et al. (1983) und EWEL et al. (1987) für die Wurzelatmung 47 – 62 % der Gesamtbodenatmung gemessen. GLINSKI und STEPNIIEWSKI (1985) beziffern die Sauerstoffaufnahme in cm³ h⁻¹ kg Substrat⁻¹ für Bakterien auf bis zu 1200000, für Pilze auf bis zu 10000 und für Algen auf bis zu 40000. Dem gegenüber steht der Verbrauch der Pflanzenwurzeln bei 1600 bis zu 27100 cm³ h⁻¹ kg Substrat⁻¹. Würde man den Sauerstoffverbrauch von Bakterien, Pilze und Algen aufaddieren und in Relation zu den Pflanzenwurzeln setzen, käme man auf ein Verhältnis von etwa 46:1.

Gründe für diese extremen Schwankungen können einerseits an der Messmethodik liegen, als auch an den häufigen und mitunter schnellen Änderungen der Mikroklimata des Bodens. Viele natürliche Prozesse wirken sich spürbar auf die mikrobielle Aktivität aus. Austrocknung tötet einen großen Teil der Mikroorganismenpopulation, aber bei Wiederanfeuchtung vermehrt sich die Population rasch, da ihr die Biomasse der abgestorbenen Mikroorganismen als C- und N-Quelle zur Verfügung stehen (ROWELL 1997). Die neu heranwachsenden Mikroorganismen haben zudem einen höheren Sauerstoffverbrauch als gleichbleibende Populationsgrößen ohne starkes Wachstum. Auch durch die N-Ernährung wird die Mikrofauna beeinflusst. Ein weiterer

Faktor sind die Pflanzenwurzeln selbst, deren Atmungsrate tageszeitlichen Schwankungen unterworfen ist (TROLLDENIER und V. RHEINBABEN 1981).

Eine Abschätzung der Atmungsanteile und somit des Sauerstoffbedarfs von Bodenmikroorganismen und Chinakohlpflanzen in Versuch 2 ist aufgrund der großen Streuung der Messverläufe der bepflanzten Gefäße schwierig. Trotz eines zusätzlichen Sauerstoffkonsumenten in Form der Chinakohlpflanzen und ihrer Rhizosphäre sinkt der Sauerstoffgehalt in den Gefäßen langsamer bis gleichschnell ab (Abb. 15, dunkelgrüne und rosa Kurven). Durch Berechnung der mittleren Dauer bis sämtlicher Sauerstoff verbraucht ist (für die bepflanzten Gefäße $(t_1+t_4)/2$, für die unbepflanzten Gefäße $(t_2+t_3)/2$), ist ein Vergleich möglich. So beträgt die Zeitspanne bis zum Verbrauch des Sauerstoffs in bepflanzten Gefäßen etwa 6,5 Stunden, in den unbepflanzten Gefäßen etwa 4 Stunden.

Berücksichtigt man die große Streuung der Messverläufe, verursacht durch die Heterogenität des Bodens, und die Zeit bis kein Sauerstoff mehr nachweisbar war (die Differenz der beiden Mittelwerte beträgt lediglich 2,5 Stunden), ist ein ähnlicher Messverlauf der beiden Varianten durchaus vorstellbar und möglich. Konkretere Aussagen und Vergleiche hätten auf der Basis von mehreren Sauerstoffverläufen erfolgen müssen, was jedoch aufgrund der meßtechnischen Kapazität nicht durchführbar war.

Obwohl die Chinakohlpflanzen die Gefäße zu gut $2/3$ durchwurzelt, war ihr Sauerstoffbedarf eventuell noch nicht deutlich größer als der im Substrat schon vorhandenen Mikroorganismen. Wahrscheinlicher ist jedoch, dass die beiden Meßverläufe nicht nahe genug an der Wurzel gemessen wurden. Der höhere Sauerstoffverbrauch in Wurzelnähe, die langsame Diffusion von Sauerstoff auch in flüssigen Medien und die Relevanz des Meßortes werden durch eine Studie von VARTAPETIAN et al. (1978) verdeutlicht (Abb. 54).

Wie zu erwarten, ist die Sauerstoffabnahme direkt in der Wurzel am größten und wird umso kleiner, je mehr man sich von der Wurzel entfernt. Bezeichnenderweise ist der Sauerstoffverbrauch bzw. die –abnahme in unmittelbarer Nähe der Wurzel auch noch relativ hoch. Dies kann an den den Wurzeln anhaftenden Mikroorganismen (Rhizosphäre) liegen, welche auch Sauerstoff verbrauchen. Durch den hohen Verbrauch der Wurzeln bildet sich in einer ungerührten Lösung ein Sauerstoffgradient, der aufgrund der langsamen Diffusion von Sauerstoff in wässriger Lösung bedingt wird. Wie extrem dieser Gradient ausgeprägt ist, veranschaulicht die rapide Sauerstoffabnahme innerhalb der Wurzel während der ersten 30 min. Nach diesen 30 min ist in der Wurzel praktisch kein Sauerstoff mehr nachweisbar, wogegen in der freien Nährlösung noch etwa 80 % der Anfangskonzentration vorhanden sind. Erst nach drei Stunden ist jeglicher Sauerstoff in der Nährlösung aufgebraucht.

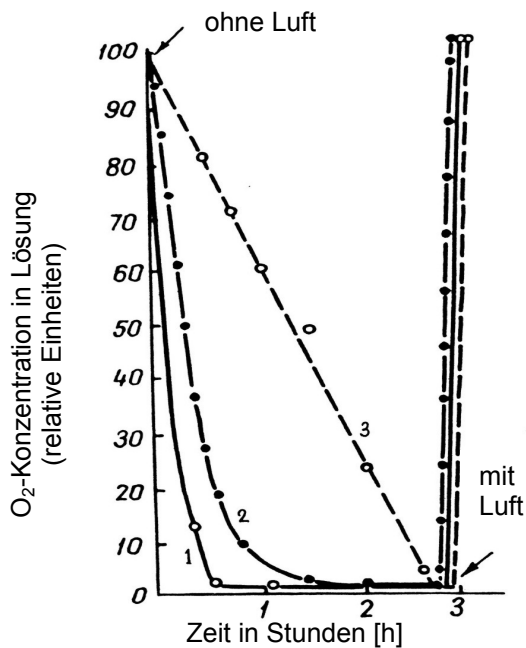


Abb. 54: Sauerstoffverteilung in der Rhizosphäre von *Cucurbita pepo* L. in ungerührter Nährlösung.

Linie 1: O₂-Verlauf in der Wurzel, Linie 2: O₂-Verlauf in unmittelbarer Nähe der Wurzel, Linie 3: O₂-Verlauf in einem Abstand zur Wurzel. Nährlösungsvolumen: 3 l, Nährlösungstemperatur 27 °C, Wurzelfrisch-gewicht: 100 g (nach VARTAPETIAN et al. 1978)

Da es in Versuch 2 nicht möglich war, gezielt direkt an der Wurzel zu messen (generelle Messtiefe bei Versuchen 1 und 2 war etwa acht bis zehn cm, aufgrund der Undurchsichtigkeit des Bodens ist keine Aussage darüber möglich, wo genau sich eine Optode befand) ist es durchaus möglich, dass die aufgezeichneten Messverläufe jeweils von der Wurzel weiter entfernt waren (s. Linie 3, Abb. 54).

In diesem Fall würde der Messverlauf in den bepflanzt Gefäßen gleich schnell wie in den unbepflanzten Gefäßen abfallen, da sein Messbereich nicht in unmittelbarer Nähe zur Wurzel oder zur Rhizosphäre wäre.

In den Versuchen 1 und 2 wird die enorme Variabilität auch in einem vermeintlich homogenem Boden veranschaulicht. Die erstmals gemessenen absoluten Sauerstoffverläufe geben Aufschluss über die große Bandbreite an Mikroklimata in Böden, welche auch bei Flutung unterschiedlich reagieren. Der Grad der Variabilität wird durch Bepflanzung noch erhöht, da sowohl durch die Pflanzenwurzeln, als auch durch die umgebende Mikroflora der Rhizosphäre weitere Sauerstoffverbraucher in den Boden eingebracht werden. Bedingt durch die sehr langsame Diffusion von Sauerstoff in (Boden-)wasser führt dies zu enormen Sauerstoffgradienten im Boden. Die Messergebnisse legen die Komplexität der Vorgänge im Boden dar und die Schwierigkeit, genaue Prognosen bezüglich des Sauerstoffgehalts zu treffen.

6.2 Empfindlichkeit verschiedener Gemüsearten auf O₂-Mangel

Wie in Versuch 2 gezeigt wurde, sank die Sauerstoffkonzentration in gefluteten Gefäßen bepflanzt mit Chinakohl (Unterboden + 40 % Kompost) innerhalb von 6 – 7 h auf 0 %. Innerhalb von sechs bis zehn Stunden, nachdem ein trockener Boden geflutet wurde, sinkt der Sauerstoffgehalt auf nahezu 0 % ab (PATRICK und MIKKELSEN 1971). Es kann daher davon ausgegangen werden, dass nach spätestens acht Stunden Flutung alle Gefäße in Versuch 3 anoxisch waren.

Die Tomate wird typischerweise als eines der empfindlichsten Gemüse auf übermäßige Bodenfeuchtigkeit betrachtet (IDEN 1956, PETERSON et al. 1991) bzw. als sehr

sauerstoffbedürftig (SHIVE 1941) und reagierte auch in Versuch 3 am schnellsten mit Welke. Obwohl sie für ihre Empfindlichkeit auf Flutungsstress bekannt ist, zeigte die Tomate in Versuch 3 immenses Adventivwurzelnwachstum, was eine typische Anpassungsreaktion von Landpflanzen auf Sauerstoffmangel ist (JACKSON und DREW 1994). Nach zwei Tagen hatten neu induzierte Adventivwurzeln eine Länge von etwa 2 cm. Bei für sechs Wochen kontinuierlich gefluteten Tomatenpflanzen machten die Adventivwurzeln sogar mehr als die Hälfte der Wurzelmasse aus (POYSA et al. 1987). So ausgesprochen schnell die Welkereaktion der Tomate auf Sauerstoffmangel ist, entsprechend schnell scheint auch die Geschwindigkeit der Anpassungsmechanismen in Form der Adventivwurzelnbildung zu sein. Dies wird durch Beobachtungen aus eigenen Versuchen bestätigt.

Tomaten werden durch Sauerstoffmangel vor allem in ihrem Jugendstadium gehemmt, wie eine Studie von ERICKSON und VANDOREN (1960) zeigt (Abb. 55): durch eine Flutung 13 Tage nach der Pflanzung wird das Trockengewicht pro Pflanze verglichen mit späteren Flutungszeitpunkten und auch einer ungefluteten Kontrolle am meisten vermindert.

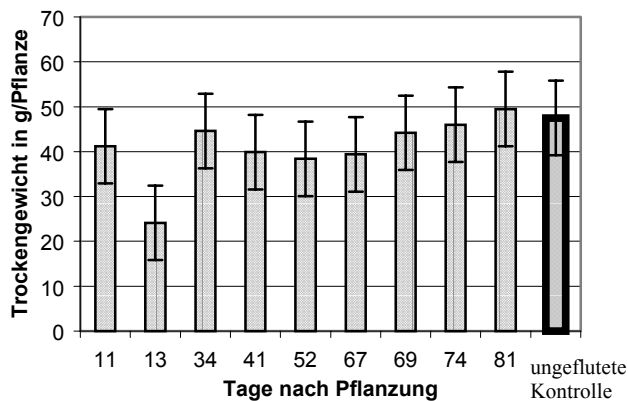


Abb. 55: Einfluss von 24 h Sauerstoffmangel auf das Trockengewicht pro Pflanze von Tomaten in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Flutung (ERICKSON und VANDOREN 1960)

Die Pflanzen zeigten 34 Tage nach Pflanzung bei einer Flutungsdauer von 24 h nur geringe Wachstumsbeeinträchtigungen (ca. 6 %) im Vergleich zur ungefluteten Kontrolle. Die Tomaten-

pflanzen aus Versuch 3 wiesen 30 Tage nach Pflanzung bei einer Flutungsdauer von 72 h sehr starke Wachstumsbeeinträchtigungen (etwa 50 %), verglichen zur ungefluteten Kontrolle auf. Dies kann einerseits an dem früheren Flutungszeitpunkt nach der Pflanzung (30 Tage statt 34 Tage), andererseits an der längeren Flutungsdauer (3 Tage statt 24 h) gelegen haben.

Die Bedeutung von Adventivwurzeln als Mechanismus, um eine aktive Wurzeloberfläche während einer Flutung und anschließender Genesung aufrecht zu erhalten, wird in der Literatur schon seit langem betont (Review: JACKSON und DREW 1984). Doch auch wenn die Bildung von Adventivwurzeln einen entscheidenden Beitrag zur Flutungstoleranz während Anoxia leistet, können Pflanzen auch mit anderen Strategien überleben bzw. sich auf andere Strategien spezialisiert haben. WAMPLE und REID (1975 und 1978) fanden keinen offensichtlichen Beitrag von Adventivwurzeln für das Überleben von gefluteten Sonnenblumen (*Helianthus annuus* L.). Aufgrund der extrem stabilen Stengelstruktur und der zahlreichen Hohlräume im Inneren der Stengel ist es vorstellbar, dass Sonnenblumen bei Sauerstoffmangel den Sauerstoffbedarf der Wurzeln durch interne Belüftung über die Bildung von Aerenchymen decken.

Das Unvermögen einiger Tomatenpflanzen, sich nach der Flutung wieder zu erholen, kann an einem zu hohen Wasserpegel (3 cm über der Substratoberfläche) für die Adventivwurzelnbildung

gelegen haben. KRAMER (1951) kam zu dem Schluss, dass die Pflanzen, welche am schnellsten Adventivwurzeln bilden konnten, am wenigsten geschädigt wurden und sich auch am besten erholten.

Die Empfindlichkeit von Bohnen auf Flutung ist bereits ausführlich dokumentiert. Das Wachstum der Bohne wird durch Flutung schon ab dem 1. Tag signifikant vermindert (WADMAN-VAN SCHRAVENDIJK und VAN ANDEL 1985) und wird umso mehr eingeschränkt, je länger die Flutung dauert (KAHN et al. 1985, SINGH et al 1991).

LAKITAN et al. (1992) untersuchten die Flutungstoleranz von zwei Bohnensorten in einem Gewächshausversuch. Beide Sorten wurden jeweils vier Tage zu unterschiedlichen Zeitpunkten in ihrer Entwicklung geflutet. Nach vier Tagen Flutung unter kontrollierten Gewächshausbedingungen war der Ertrag um mindestens 50 % reduziert. Die Überlebensquote der Bohnenpflanzen sank, je älter sie in ihrer physiologischen Entwicklung waren, als sie geflutet wurden. Die flutungstolerantere Sorte hatte mehr Adventivwurzeln induziert. Die Bohnenpflanzen aus Versuch 3, welche 30 Tage nach Pflanzung für drei Tage geflutet wurden, hatten eine Überlebensquote von 0 %, was wesentlich weniger als bei LAKITAN ET AL. (1992) war: dort überlebten die Bohnen bei einer Flutung 32 Tage nach Pflanzung zu 58 % (1987) bzw. zu 50 % (1988). Möglicherweise haben die Pflanzen bei LAKITAN et al. (1992) aufgrund eines geringeren Sauerstoffverbrauchs in den Gefäßen, als auch bedingt durch eine zusätzliche Düngung mit CaNO_3 besser und länger überlebt als in Versuch 3. In Versuch 3 wurden jeweils zwei Bohnenpflanzen in einen 5 l – Eimer befüllt mit Unterboden + 10 % Kompost gepflanzt. Bei LAKITAN et al. (1992) wurden jeweils vier Bohnenpflanzen in einen 3 l – Eimer befüllt mit einer sterilisierten 50 : 50 Mischung aus Torf und Vermiculite gepflanzt. Diese Mischung war mit Kalk, Superphosphat und CaNO_3 + Mikronährstoffe aufgedüngt. Auch wenn bei LAKITAN et al. (1992) mehr Pflanzen in weniger Substrat waren, so waren doch in dem Substrat durch die Sterilisation und den geringen Anteil an abbaubarer Substanz kaum noch um Sauerstoff konkurrierende Mikroorganismen vorhanden. Der 10 %-ige Kompostanteil in Versuch 3 war sicherlich ein Konkurrenzfaktor für den Sauerstoffverbrauch während der Flutung.

Wenn auch umstritten, so haben doch viele Untersuchungen die vorteilhaften Auswirkungen von NO_3^- bei Flutung gezeigt (BACANAMWO und PURCELL 1998, CANNEL et al. 1980 b, CRAWFORD 1982, BUTTERY 1987, BERTANI UND REGGIANI 1990, DREW 1990). Bei Abwesenheit von Sauerstoff im Boden kann NO_3^- in der Pflanze als alternativer Elektronenakzeptor fungieren. Dadurch können sich anreichernde reduzierende Verbindungen oxidiert (BACANAMWO und PURCELL 1998) und der anaerobe Stoffwechsel aufrechterhalten werden (CRAWFORD 1982). Die schädlichen Auswirkungen von Anoxia wie die zytoplasmatische Acidose werden dadurch gelindert (BERTANI und REGGIANI 1990). Es ist gut vorstellbar, dass in der Studie von LAKITAN et al. (1992) die Pflanzen von dem zusätzlich verabreichten CaNO_3 auch während der Flutung profitierten.

Überraschend war das vollkommene Fehlen jeglicher Adventivwurzeln bei den Bohnen in Versuch 3. Dass die Bohne zur Adventivwurzelbildung fähig ist, zeigten nicht nur LAKITAN et al.

(1992), sondern auch WADMAN-VAN SCHRAVENDIJK und VAN ANDEL (1995) in einem neun-tägigem Flutungsversuch. Die Adventivwurzeln wurden erst nach sieben Tagen Flutung gebildet, woraufhin das Abscisinsäureniveau, der Diffusionswiderstand, das Wasserpotential und der Turgordruck auf die Anfangswerte zurückgingen. Kürzere und mehrmalige Flutungen haben schädlichere Auswirkungen auf Pflanzen als lange Flutungen. POYSA et al. (1987) berichten bei periodischer Flutung von Tomatenpflanzen (für 24 h alle zwei Wochen und für 48 h jede Woche) von gehemmter Adventivwurzelbildung, wohingegen bei kontinuierlicher Flutung für sechs Wochen Adventivwurzeln in großem Ausmaß gebildet wurden. Nicht alle Pflanzenarten können Adventivwurzeln unmittelbar induzieren, nachdem das ursprüngliche Wurzelsystem zu einem Großteil abgestorben ist. Tabakpflanzen benötigten hierfür etwa drei Wochen (KRAMER 1933). Wahrscheinlich war die Flutungsdauer von drei Tagen in Versuch 3 für die Bildung von Adventivwurzeln bei Bohnen noch nicht ausreichend.

Diese These wird durch die Beobachtungen aus Versuch 13 untermauert, in dem Bohnen in unbelüfteter Nährlösung durchaus, wenn auch sehr schwach, Adventivwurzeln innerhalb von sieben Tagen induzierten (Abb. 50 a). Verglichen mit Zucchini, Gurken und Paprika waren Bohnen ähnlich wie Chinakohl in Nährlösung auf Sauerstoffmangel relativ tolerant, da sie nicht wie die anderen untersuchten Arten mit Welke, sondern lediglich mit einer Wachstumsdepression reagierten. Sowohl in Versuch 3 als auch in Versuch 13 litten die Bohnen unter absolutem Sauerstoffmangel, allerdings zeigte sich nur in Versuch 3 ein komplettes Absterben der Pflanzen. Dies ist umso erstaunlicher, als die Pflanzen in Versuch 13 sieben, in Versuch 3 nur drei Tage unter Sauerstoffmangel litten. Möglicherweise werden Bohnen durch die bei Anoxia im Boden auftretenden reduzierenden Bedingungen stärker geschädigt als andere Pflanzen oder als in Nährlösung.

Die Spinatpflanzen in Versuch 3 reagierten sehr empfindlich auf Flutung: alle Pflanzen starben ab. Eine Erholung nach der Drainage war nicht mehr möglich. Die Anfälligkeit von Spinat auf Staunässe wurde von TESI et al. (2003) in einem Nährlösungsversuch mit Belüftung, Wasserzirkulation und ohne Belüftung untersucht. Zu den überprüften Arten gehörten Spinat, Rote Beete, Rucola, Basilikum, Salat, Feldsalat und Chicoree, wovon Spinat am empfindlichsten war. Die blättrigen Arten reagierten auf die Sauerstoffverfügbarkeit unterschiedlich. Sauerstoffmangel verursachte eine signifikante Ertragsminderung bei Spinat und, wenn auch weniger stark ausgeprägt, bei Rote Beete und Rucola. Bei Basilikum, Salat, Feldsalat und Chicoree schien der Ertrag nicht durch den Sauerstoffmangel beeinträchtigt. Dieses unterschiedliche Verhalten zeigt eine unterschiedliche Empfindlichkeit der einzelnen Arten auf Hypoxia.

Von den möglichen morphologischen oder physiologischen Anpassungsstrategien von Pflanzen auf Stress konnten bei Spinat keine beobachtet werden. Die Spinatpflanzen in Versuch 3 bildeten weder Adventivwurzeln oder oberflächennahe Wurzeln aus, und vermutlich auch keine Aerenchyme. Über metabolische Veränderungen kann keine Aussage gemacht werden, jedoch

legt das vollkommene Absterben der Pflanzen nahe, dass eventuell eingetretene Veränderungen für ein Überleben der Pflanzen nicht ausreichend waren.

Gleiches gilt auch für Blumenkohl, welcher in Versuch 3 zwar nicht vollkommen abstarb, aber doch einen starken Wachstumsrückstand, verglichen zur normal bewässerten Kontrolle hatte und relativ früh Welkesymptome zeigte (20 Stunden nach Flutung). Die Blumenkohlblätter sind mit einer Wachsschicht versehen, was einen Verdunstungsschutz darstellt. Durch die stabilere Struktur der Kohlblätter, verglichen mit Spinat ist eine interne Belüftung durch Aerenchyme durchaus vorstellbar, und laut einer Studie von ADHIKARI und PAJE (1992) verfügt Blumenkohl auch über Toleranzgene bezüglich Flutung. Bei einem Vergleich zweier Blumenkohlsorten wurde durch Überschussbewässerung das Wachstum beider Sorten reduziert. Allerdings war eine Sorte bezüglich der Blattfläche, Wurzel- und Gesamttrockengewicht toleranter, die Qualität der Köpfe wurde weniger vermindert, es gab weniger Ausfall, der Prozentsatz der Kopfbildung und der Ertrag waren höher im Vergleich mit der anderen Sorte bei Überschussbewässerung.

In einem Freilandversuch von HEUBERGER und SCHNITZLER (2003) mit Blumenkohl und Chinakohl, welche mittels einem unterirdisch verlegtem Tropfschlauch mit Druckluft belüftet wurden, sobald die Saugspannung unter 90 hPa absank, wurde kein Ertragsunterschied zu einer unbelüfteten Variante festgestellt. Für etwa zwei Wochen waren staunasse Bedingungen vorhanden.

Dies lässt den Schluss zu, dass entweder (1) die Belüftung nicht ausreichend war, um den Sauerstoffbedarf der Pflanzen zu decken oder (2), dass die Pflanzen gar nicht unter Sauerstoffmangel litten und deshalb keine Ertragssteigerung zu beobachten war. Punkt (2) ist für Blumenkohl wahrscheinlich auszuschließen, da eine Behandlungswiederholung durch die anhaltende Staunässe vollkommen abstarb und Blumenkohl auch in Versuch 3 eine deutliche und starke Reaktion auf Sauerstoffmangel zeigte. Für Chinakohl ist Punkt (2) jedoch wahrscheinlicher, da sich in den Versuchen 3 und 14 seine außerordentliche Toleranz auf Staunässe zeigte. Erst nach 52 h wiesen die Pflanzen in Versuch 3 leichte Welkesymptome auf, blieben verglichen zur normal bewässerten Kontrolle nur knapp im Wachstum zurück und zeigten nur schwache Aufhellungen (Abb. 17 E). Auch nach 12 Tagen in unbelüfteter Nährlösung blieben die Pflanzen im Wachstum nur knapp hinter denen der permanent belüfteten Druckluftvariante zurück und zeigten keine Welkeerscheinungen oder Aufhellungen (Abb. 51 a). Da es nur in Versuch 14 zu schwacher Adventivwurzelbildung kam, liegt die Vermutung nahe, dass Chinakohl einen sehr niedrigen Sauerstoffbedarf hat und möglicherweise kaum unter Sauerstoffmangel gelitten hat.

In unbelüfteter Nährlösung für sieben Tage zeigten Gurken zwar Wachstumsdepressionen, jedoch keine Welkeerscheinungen (Abb. 40 b). Adventivwurzeln wurden wie bei Zucchini in starkem Ausmaß gebildet (Abb. 41 c). Nach den Zucchini waren die Gurkenpflanzen in Versuch 3 die einzigen, die erst spät leichte Welkesymptome zeigten und sich ohne Wachstumsdepression von der Flutung erholten. Ausschlaggebend dafür ist sicherlich (wie bei den Tomaten) die

Fähigkeit, schnell eine große Anzahl von Adventivwurzeln zu bilden. Diese bemerkenswerte Fähigkeit wurde von GISLEROD und KEMPTON (1983) im Rahmen eines Vergleichs des Sauerstoffverbrauchs von Tomaten und Gurken beschrieben. Gurken hatten einen wesentlich höheren Sauerstoffbedarf: In einer Rinne mit sieben Gurkenpflanzen reduzierte sich der Sauerstoffgehalt der Nährlösung von anfänglich 6,7 mg/l auf 2,9 mg/l am Ende der Rinne. In einer Rinne mit 16 Tomatenpflanzen betrug der Sauerstoffgehalt der Nährlösung am Anfang der Rinne 8,6 mg/l und sank auf durchschnittlich 7,5 mg/l am Ende der Rinne (gleiches Pflanzdatum im März, Probenahme Gurken im August, Tomaten im September, somit sogar einen Monat später). Es ist leicht nachvollziehbar, dass Gurken bedingt durch ihr, verglichen mit den Tomaten stärkeres und schnelleres Wachstum und der größeren Blattfläche, auch einen höheren Wasserbedarf pro Pflanze haben. Da die Wasseraufnahme aktiv geschieht und Energie und somit auch Sauerstoff benötigt, haben Gurken auch einen höheren Sauerstoffbedarf pro Pflanze. Um diesen hohen Sauerstoffbedarf auch bei ungünstigen Bodenbedingungen decken zu können, hat die Gurke einen Anpassungsmechanismus entwickelt, über den die Tomate nicht verfügt: Wie in Abb. 20 (rechts) sichtbar, und auch von MEEK und STOLZY (1978) sowie JUSTIN und ARMSTRONG (1987) beschrieben, bilden Gurken oberflächennahe Wurzeln aus, um den Sauerstoff nahe der Boden- bzw. Wasseroberfläche nutzen zu können. Wie eine Untersuchung an 91 verschiedenen Arten zeigte (JUSTIN und ARMSTRONG 1987), steht die Ausbildung flacher Wurzeln in direktem Zusammenhang mit der Flutungstoleranz (MEEK und STOLZY 1978). Durch die geringe Löslichkeit von Sauerstoff in Wasser nimmt der Sauerstoffgehalt mit zunehmender Tiefe einer stehenden Lösung rapide ab. Der meiste Sauerstoff findet sich unmittelbar unter der Wasseroberfläche, was sich Gurken zunutze machen können, wenn der Wasserspiegel nur wenige cm über der Bodenoberfläche liegt. Zusätzlich bilden sie wie die Tomate auch Adventivwurzeln aus, um den Sauerstoff über der Wasseroberfläche nutzen zu können.

Dass Gurken auf Sauerstoffmangel weniger empfindlicher reagieren als Tomaten zeigt auch eine Studie von VEEN (1988): die Tomate wies (verglichen mit Gurke und Mais) bezüglich Wasser- und Nitrataufnahme bei Sauerstoffstress die schnellste und stärkste Reaktion auf. Da sich das spezifische Wurzelgewicht von Tomaten und Gurken nur kaum unterscheidet (0,97 bzw. 0,96 g cm⁻³), wird die unterschiedliche Toleranz auf Sauerstoffmangel bei Gurken und Tomaten wahrscheinlich nicht durch anatomische Faktoren verursacht. Offensichtlich verfügt die Gurke auch über ein Reihe metabolischer, bisher noch nicht näher untersuchter Anpassungen bei Sauerstoffmangel, welche die Tomate nicht hat.

Die Zucchiniplanzen stellten sich in Versuch 3 als am unempfindlichsten auf Überflutung und den darauffolgenden Sauerstoffmangel heraus. Bis zum Zeitpunkt der Drainage nach drei Tagen zeigten sie keinerlei Welkesymptome oder Aufhellungen der Blätter.

Im Gegensatz zu den Bohnen reagierten Zucchini in unbelüfteter Nährlösung (Versuch 10) mit starken Welkeerscheinungen (Abb. 37 d). Die stressenden Bedingungen waren in Versuch 10 stärker als in Versuch 3: der Sauerstoffmangel dauerte in Versuch 10 sieben Tage und es war auch beträchtlich wärmer. Zusätzlich waren in Versuch 10 die Zucchiniplanzen durch einen zu

hohen Salzgehalt in der Nährlösung gestresst. In beiden Versuchen zeigten die Pflanzen starkes Adventivwurzelwachstum. Nach Paprika war Zucchini verglichen mit Gurken, Bohnen und Chinakohl in unbelüfteter Nährlösung am empfindlichsten.

Zu den *Cucurbitaceae* gehörend, verfügen sie wie die Gurken über eine große Blattfläche als auch stabile und mit vielen luftführenden Hohlräumen versehene Stängel. Dadurch kann sowohl der hohe Wasserbedarf der Blätter als auch der Sauerstoffbedarf der Wurzeln gedeckt werden. Auch Zucchini bildeten Adventiv- und oberflächennahe Wurzeln aus (ohne Abbildung). Der normalerweise hohe Wasserverlust durch die große Blattfläche gereicht den Zucchini bei Flutung zum Vorteil, da sie durch den hohen Wasserverbrauch den Boden aktiv drainieren können. Ohne Zweifel sind Zucchini sehr gut an temporäre Staunässe angepasst.

In der schon zu Anfang dieses Kapitels erwähnten Studie von WEBB und ARMSTRONG (1981) mit Erbsen-, Kürbis- und Reiswurzeln zeigte sich, dass die Wurzelspitzen nur jeweils 6, 12 bzw. 4 Stunden in Anoxia überlebten. Kürbiswurzeln überlebten also deutlich länger in Anoxia als Erbsen- oder Reiswurzeln. Da die Zucchini mit den Kürbissen eng verwandt sind, verfügen sie wahrscheinlich auch über metabolische Anpassungen an Sauerstoffmangel, wie sie auch schon bei den Gurken vermutet wurden.

Die Unempfindlichkeit von Zucchini auf anhaltende sauerstoffarme Bodenbedingungen zeigte sich auch bei BHATTARAI et al. (2004), welche Zucchinipflanzen über vier Wochen einmal wöchentlich für jeweils 18 h mit einem Überkopfsprinkler fluteten. Obwohl der Boden voll gesättigt war und erst nach drei bis fünf Tagen wieder Feldkapazität erreicht hatte, sahen die Pflanzen gesund aus und zeigten keinerlei Mangelsymptome. Trotzdem konnte durch Belüftung (mit 50-%igem H₂O₂ für 2-3 Bewässerungen nach der Flutung, 5 l/ha für 25 min) ein positiver Effekt erreicht werden: der Gesamtertrag wurde damit um 25 %, die Fruchtanzahl um 19 % und das Sproßfrischgewicht um 25 % gegenüber der unbelüfteten Kontrolle gesteigert. Es kann also angenommen werden, dass die Pflanzen durchaus unter Sauerstoffmangel litten, es jedoch anfangs nicht zu sichtbaren Symptomen kam, sondern sich erst später auf den Ertrag niederschlug. Die ausgesprochene Robustheit dieser Pflanzen ist für den Anbau nicht unbedingt vorteilhaft, da die Symptome des Sauerstoffmangels erst durch eine Ertragsminderung sichtbar werden, wenn es für Belüftungsmaßnahmen bereits zu spät ist.

In vielen Studien wurde die stark variierende Empfindlichkeit mehrerer Kulturpflanzen auf Flutungsstress bzw. Sauerstoffmangel untersucht. Im folgenden sollen davon zwei näher erläutert werden (WOLFE et al. 1995 und ORZOLEK 1991), welche für einige untersuchte Pflanzen auch einen Bezug zu Versuch 3 haben, allerdings nicht immer zur gleichen Rangfolge bezüglich der Empfindlichkeit auf Sauerstoffmangel kommen. Diese Studien behandeln zwar als primären Versuchsfaktor die Bodenverdichtung, weil jedoch von beiden Autoren die darausfolgenden Auswirkungen auf Sauerstoffmangel zurückgeführt werden, sind diese beiden Untersuchungen durchaus auch mit Versuch 3 vergleichbar. Sowohl der mechanische Widerstand im Boden als auch Sauerstoffmangel sind beides physikalische Faktoren, welche die Wurzelentwicklung hemmen (SCOTT und ERICKSON 1964).

In einem Freilandversuch von WOLFE et al. (1995) mit Kohl, Bohnen, Gurken und Mais wurde der Erntezeitpunkt von Kohl, Bohnen und Gurken durch verdichteten Boden verzögert und der vermarktungsfähige Ertrag in der verdichteten Variante um jeweils 73 %, 49 %, 41 % und 34 % vermindert. Kohl war in diesem Versuch wesentlich empfindlicher als Bohnen. In einem gleichen Versuch im Gewächshaus gab es nur noch bei Bohnen und Kohl eine Reduktion der Gesamtbiomasse (jeweils 30 und 14 %), bei Gurken und Mais jedoch keine signifikante Veränderung. Der Gegensatz von Freiland zu Gewächshausversuchen führte die Autoren zu dem Schluss, dass im Freiland das Ausmaß der Verdichtung auf den Ertrag mit einer Reihe von sekundären Effekten wie Sauerstoffmangel, verminderter Nährstoffverfügbarkeit und –aufnahme sowie erhöhter Schädlingsanfälligkeit zusammenhängt. Den Gurken kam im Gewächshausversuch (WOLFE et al. 1995) sicherlich die höhere Temperatur als im Freilandversuch zugute. Auch wenn die Freilandversuche in den gemäßigten Breiten von Juni bis Oktober durchgeführt wurden, war doch die Temperatur wahrscheinlich niedriger als die im Gewächshausversuch (21 – 26 °C tagsüber, 15 – 20 °C nachts). Viele der Anpassungsstrategien der Gurke auf Sauerstoffmangel basieren auf kompensierendem Wurzelwachstum (Adventivwurzeln und oberflächennahe Wurzeln), welches bei höheren Temperaturen schneller vonstatten geht. Trotz Verdichtung bei WOLFE et al. (1995) und 3-tägiger Flutung in Versuch 3 zeigten die Gurken keine (WOLFE et al. 1995) bzw. erst sehr späte (nach 60 h in Versuch 3) Welkesymptome.

Auch ORZOLEK (1991) ermittelte eine Ertragsreduktion von durchschnittlich 56 % bei neun verschiedenen Gemüsearten, die auf verdichtetem Boden kultiviert wurden und somit unter Sauerstoffmangel litten. Die größte Ertragsminderung hatten Bohnen (um 74,8 %), Kürbis (70,3 %) und Auberginen (68,4 %), gefolgt von Gurken (66,1 %), Kohl (65,6 %), Tomaten (56,3 %), Zuckermais (55,1 %), Paprika (34,9 %) und schließlich Wassermelonen (12,5 %). Im Gegensatz zu WOLFE et al. (1995) kristallisiert sich die Bohne als empfindlichstes Gemüse auf Bodenverdichtung und damit auch Sauerstoffmangel heraus, die Tomaten liegen hinter Gurken und Kohl erst an sechster Stelle und können offensichtlich besser kompensieren. Kürbis als naher Verwandter der Zucchini liegt überraschenderweise an zweiter Stelle, Gurken an vierter Stelle – jedoch sind bei ORZOLEK (1991) leider keine genaueren Details über den Versuchsablauf angegeben, um Vergleiche anstellen zu können.

Die stark variierende Empfindlichkeit auf Sauerstoffmangel bei Gemüsearten verdeutlicht, dass bei (Verdichtung und) Sauerstoffmangel viele weitere Faktoren entscheidend für das Pflanzenwachstum und den Ertrag sind und es sehr wichtig ist, die Pflanze immer in dem sie umgebendem System zu betrachten. Neben der ständig variierenden Toleranz der Pflanzen gegenüber Staunässe, abhängig von Sorte, Alter, Krankheits- und Schädlingsdruck, physiologischem Stadium, Ernährungsstatus, Dauer und Art der staunassen Bedingungen etc., spielen auch die Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit sowie der Grad an pflanzentoxischen reduzierenden Substanzen im Boden eine große Rolle. Die Pflanzen reagieren darauf mit anatomischen, physiologischen und metabolischen Anpassungen: durch die Induktion von

Adventivwurzeln, oberflächennahen Wurzeln und Aerenchymen wird die Sauerstoffversorgung der Wurzeln aufrechterhalten. Durch einen sofortigen Wachstumsstopp wird der Energiebedarf minimiert, und mit zunehmender Anaerobiose nutzt die Pflanze auch die Glykolyse zur Energiegewinnung, wobei alternative Elektronenakzeptoren wie NO_3^- die Funktion des Sauerstoffs teilweise übernehmen können. Aufgrund dieser Vielzahl an beeinflussenden Faktoren und der daraus folgenden Anpassungsstrategien ist eine Benennung der absoluten Reihenfolge bezüglich der Empfindlichkeit auf Sauerstoffmangel nur jeweils für einen bestimmten Bodentyp, eine bestimmte Pflanzenart in einem bestimmten Alter und mit einer bestimmten Ernährung möglich.

6.3 Verträglichkeit und optimale Applikation von H_2O_2

Nach PARDIECK et al. (1992) gilt H_2O_2 ab einer Konzentration von 0,1 mM (entspricht 0,00034 %) in der Zelle als toxisch. H_2O_2 -Konzentrationen in der Größenordnung zwischen 3 – 2000 mg/l (entsprechen 0,0003 – 0,2 %) hemmen das Wachstum von Bakterien in Suspensionskultur, höhere Konzentrationen zerstören die Bakterien (KODITSCHKEK et al. 1949, SCHLEGEL 1977, BRITTON 1985, PARDIECK et al. 1992). MURZAKOV et al. (1987) untersuchten das sehr variable Wachstum von Bodenmikroorganismen abhängig von der H_2O_2 -Konzentration. Demzufolge verlieren Bodenbakterien infolge einer H_2O_2 -Anwendung von 0,6 – 1% ihre Mobilität, überleben jedoch bis zu einer Konzentration von 1,5 %. Pilze wachsen sogar bis zu einer Konzentration von 6 %. Bis zu einer H_2O_2 -Konzentration von 1,2 % steigerte sich die Biomasse inkubierter Bodenbakterien um 14 – 60 % verglichen mit einer Kontrolle ohne H_2O_2 . Bis heute gibt es allerdings noch keine Untersuchungen über die Peroxidtoxizität auf intakte Pflanzenzellen mit vollständiger Zellwand oder im Zellverband. Ausgehend von der Grenzkonzentration in der Zelle von 0,1 mM gemäß PARDIECK et al. (1992) wurde die maximale H_2O_2 -Konzentration in der Bodenlösung auf 0,4 mM erhöht, um die Verluste durch Disproportionierung durch Katalasen und Peroxidasen in den Zellwänden als auch durch den Verbrauch der Mikroorganismen auszugleichen. Um eine annähernd gleichbleibende H_2O_2 -Menge im Gefäß zu gewährleisten, variierte die verabreichte Ausbringungskonzentration in den Versuchen 5 und 6 zwischen 0,0068 % und 0,272 % (Tab. 2, Material & Methoden). Die in anderen Studien verwendeten H_2O_2 -Konzentrationen betragen 0,1 % (MELSTED et al. 1949), 3,5 % (RUGINI et al. 1997) und 0,018 % (BHATTARAI et al. 2004). Die Variation der verwendeten Konzentrationen könnte daran liegen, daß zwar die Chemie und Biochemie von H_2O_2 bekannt ist, nicht jedoch die Quantifizierung der komplexen und vielfältigen Reaktionen in Böden (PARDIECK et al. 1992).

In Versuch 5 und 6 konnte das Wachstum der Tomatenpflanzen durch die Zugabe von H_2O_2 verglichen zu einer normal bewässerten Kontrolle gesteigert werden. Auch MELSTED et al. (1949) war es möglich, in Lysimetern durch eine einmal wöchentliche H_2O_2 -Düngung (0,1 %,

für 12 Wochen, bedarfsgerechte Bewässerung) den Ertrag von Mais um 50 %, von Sojabohnen um 20 % verglichen mit einer bedarfsgerecht bewässerten und unbelüfteten Kontrolle zu steigern.

Ebenso fanden SCOTT und ERICKSON (1964) ein erhöhtes Wurzelwachstum in verdichteten (und damit unter Sauerstoffmangel leidenden) Bodenschichten von Alfalfa und Zuckerrüben, wenn der Sauerstoffgehalt in der verdichteten Zone durch CaO_2 gesteigert wurde. Dieser Effekt war allerdings begrenzt und wirkte sich nicht auf tiefere Bodenschichten aus. Bei Tomaten konnte keine Steigerung des Wurzelwachstums erreicht werden. Im Sproßwachstum gab es zwischen den Behandlungen keine signifikanten Unterschiede. TESI und IACOPONI (1990) konnten allerdings durch eine CaO_2 -Gabe im Topfboden von Croton ein verbessertes Wachstum bei temporärer Flutung, bei Azaleen, Cyclamen und Poinsettien ein verbessertes Wachstum bei anhaltender Flutung erreichen. Ein Nachteil des unlöslichen CaO_2 ist sicherlich die lokale Begrenzung der sauerstofffreisetzen Wirkung, was durch gezieltes Einarbeiten in tiefere Bodenschichten gemildert werden kann. Da der Sauerstoffgehalt eines Bodens mit zunehmender Tiefe kontinuierlich abnimmt, wird Sauerstoffmangel bei Topfkulturen vorwiegend in tieferen Bodenschichten auftreten, in denen auch meistens der Hauptanteil der Wurzelmasse liegt.

Obwohl H_2O_2 durch seine gute Löslichkeit in Wasser demgegenüber im Vorteil ist, weil es theoretisch Sauerstoff nicht nur unmittelbar um die Tropfstelle herum, sondern durch Kapillarkräfte auch im gesamten Wurzelraum freisetzen könnte, stellten sich die Suche nach der richtigen Konzentration im Gefäß selbst, der richtigen Ausbringungskonzentration und der richtigen Applikationsmethode als sehr komplex dar.

Die Behandlungsdauer und verwendete Ausbringungskonzentrationen spielten eine entscheidende Rolle. Obwohl die Versuche 5 und 6 vom Aufbau identisch waren und immer frisches H_2O_2 verwendet wurde, betrug in Versuch 5 die optimale Peroxidmenge für das beste Pflanzenwachstum 4 mM, in Versuch 6 nur 0,4 mM H_2O_2 im Substrat. Dieser Unterschied liegt möglicherweise an höheren Temperaturen in Versuch 5, was sowohl zu einem verstärkten H_2O_2 -Abbau als auch zu einem höheren Sauerstoffbedarf der Pflanzen geführt haben könnte. War die verabreichte Peroxidmenge zu niedrig, war ihr positiver Effekt nur auf die unmittelbare Nähe des Tropfers beschränkt und in tieferen Bodenschichten nicht mehr nachweisbar. Bei zu hoher Peroxidmenge im Substrat zeigten sich starke Substratbleichungen und –abbauerscheinungen sowie Verbrennungen an Pflanzenstängeln und Wurzeln (Abb. 22, 23). Es kann davon ausgegangen werden, dass in den Versuchen 5 und 6 sowohl biotische als auch abiotische Faktoren die direkte Oxidation des Substrates begünstigt haben. Peroxidasen sind in der Natur weit verbreitet und waren im Substrat aufgrund des Anteils an organischer Masse, Fe und Mn durch die regelmäßige Düngung mit einem mikronährstoffhaltigen Dünger (Flory 9) sicherlich vorhanden. Die im Dünger enthaltenen Spurenelemente wie Fe, Mn, Cu, Zn und Se wirken außerdem auch katalytisch auf die Funktion der Peroxidasen selbst. Wie bei LEIFELD und KÖGEL-KNABNER (2001) beschrieben, vermindert H_2O_2 in mineralischen Böden vor allem organischen Kohlenstoff und Stickstoff. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass die freigesetzte

Sauerstoffmenge dadurch vermindert und die Oxidation des teilweise organischen Substrats begünstigt wurde. Das erklärt sowohl die Bleichungen des Substrates und die Verbrennungen der Wurzeln und der Stängel, als auch das dadurch induzierte allgemein schlechtere Erscheinungsbild der Pflanzen in den höher dosierten Varianten, welche eine hellere Blattfarbe hatten.

Um die Sauerstoffkonzentration in der Lösung auf annähernd optimalen Wachstumswerten zu halten, ist eine kontinuierliche Überwachung der Sauerstoffkonzentration als auch eine kontrollierte Verabreichung des H_2O_2 nötig. Daher erfordert die Belüftung mit H_2O_2 die Kenntnis der optimalen Sauerstoffkonzentration für das Wachstum der betreffenden Pflanzenarten, welche kultiviert werden sollen (SCHLEGEL 1977). Neben dem (noch immer unbekanntem) und sehr variablen Sauerstoffbedarf der Pflanzen und der Bodenmikroorganismen, ist der Abbau von H_2O_2 im Boden eine weitere unbekannt Variable. Die Bewässerungsintervalle sollten an die Abbauraten des Peroxids im Boden angepasst werden, um zu große Amplituden zu vermeiden. Hierfür ist eine permanente Überwachung des Sauerstoffgehalts im Boden unumgänglich. Die schon in den vorangegangenen Versuchen verwendeten Sauerstoffoptoden waren für diesen Zweck ausgezeichnet geeignet und wurden auch durch mehrere Tage andauernde Verlaufsmessungen in der höchsten Peroxidkonzentration nicht beschädigt.

Um einem oxidativen Abbau des Substrates vorzubeugen, sollte das Peroxid so niedrig konzentriert, so häufig und so nah an den Wurzeln wie möglich angewandt werden. Durch Verkürzung der Transportwege im Substrat wird weniger H_2O_2 verloren. Kurze Impulsgaben können die Verteilung im Boden verbessern. Eine periodische Verabreichung von H_2O_2 verhindert außerdem die Vermehrung katalase-positiver Mikroorganismen durch die alternierenden Zyklen von Zellwachstum und -absterben. Zudem werden die Disproportionierungsraten gesenkt und das H_2O_2 kann sich weiter im Boden ausbreiten (PARDIECK et al. 1992).

6.4 Auswirkungen verschiedener Belüftungsmethoden auf Boden und Pflanze

In den Versuchen 7 bis 9 konnte der Sauerstoffgehalt in den einzelnen Bodenschichten durch die Belüftung mit H_2O_2 und Druckluft (durch *porous pipes*) gesteigert werden. Am stärksten war dieser Effekt durch Verwendung von H_2O_2 , allerdings nur in unmittelbarer Nähe zur Tropfstelle (5 und 10 cm Tiefe). Mit dem AirJector der Firma Mazzei ließen sich in keiner Bodentiefe Sauerstoffsteigerungen erreichen, die sich von den Kontrollvarianten unterschieden hätten. Die in 15 cm Tiefe platzierten *porous pipes* brachten die erwartete Steigerung der O_2 -Werte in 10 cm und 15 cm Tiefe. Gerade in dieser Bodentiefe befindet sich der Hauptteil der Wurzelmasse und demzufolge auch der größte Sauerstoffbedarf. Die Effizienz einer Belüftungsmethode misst sich daran, inwiefern es ihr gelingt, den Sauerstoffgehalt in dieser Bodentiefe anzuheben.

Bei den pflanzenphysiologischen Messungen des Stressgrades der Pflanzen ergab sich kein eindeutiges Bild (Abb. 33). Meistens jedoch haben die Peroxid-Varianten H1 und H2 bei den Gaswechselfmessungen die höchste CO₂-Austauschrate, was auf eine effizientere Photosyntheseaktivität schließen lässt (Abb. 32). Auch bei der Ermittlung des Durchwurzelungsgrades war das Ergebnis aufgrund der großen Streuung nicht eindeutig. In Versuch 7 war die Durchwurzelung der AirJector-Variante signifikant stärker als bei den Peroxidvarianten H1 und H2 und die mit Mikroschläuchen bewässerte Kontrolle, in Versuch 8 tendentiell die der *Porous Pipe*-Variante, jedoch nicht signifikant (Abb. 35). Ein signifikant höherer Ertrag in den Belüftungsvarianten konnte nur für die Varianten H2 und P gegenüber der optimal bewässerten Kontrolle K2 in Versuch 8, in Versuch 9 gegenüber der AirJector-Variante A erzielt werden (Abb. 34). In Versuch 7 konnten keine statistischen Unterschiede zwischen den Varianten festgestellt werden.

Dass sich keine der untersuchten Belüftungsmethoden eindeutig über alle drei Versuche signifikant auf den Ertrag auswirkte, kann an mehreren Faktoren liegen:

1. Die Pflanzen waren trotz Überschussbewässerung nicht genug gestresst.
2. Die Pflanzen waren durch die Überschussbewässerung zwar gestresst, konnten allerdings durch Anpassungsmaßnahmen den Stress kompensieren.
3. Die Sauerstofffreisetzung durch AirJector und H₂O₂ war nicht ausreichend bzw. die Belüftungsdauer bei den *Porous Pipes* war zu kurz.

Für den ersten Punkt spricht, dass in keinem der Versuche 7 bis 9 Sauerstoffmangelbedingungen bis nahe der Substratoberfläche (5 cm Tiefe) hergestellt werden konnten. Bedingt durch den Versuchsaufbau wurde die überschüssige Nährlösung schnell drainiert. Wie anhand der Sauerstoffverläufe ersichtlich (Abb. 29 – 31), war Sauerstoffmangel in Tiefen ab 10 cm durchaus vorhanden, nicht allerdings in 5 cm Tiefe. Auch durch eine 7 – tägige Maximalbewässerung von 26 Bewässerungsterminen pro Tag (statt 10) wurde der durchschnittliche Sauerstoffgehalt in 5 cm Tiefe nur auf etwa 45 % gesenkt (Abb. 56). Obwohl die Saugspannung im Substrat selten 30 hPa überschritt (Abb. 28) und das Substrat demzufolge sehr feucht war, war den Pflanzen äußerlich keinerlei Stress anzumerken. Bei Staunässebedingungen treten sonst oftmals Welkeerscheinungen auf (s. 2.2). Diese wurden nicht beobachtet. Durch den Sauerstoffmangel bei Staunässe ist keine Wasseraufnahme über die Wurzeln möglich, da diese aktiv geschieht und Energie verbraucht. Um Wasserverluste durch Transpiration zu vermeiden, werden deshalb die Stomata geschlossen, wodurch es zu den Welkeerscheinungen kommt (BRADFORD und HSIAO1982).

Bedingt durch die außerordentlich schnelle und reichliche Bildung von Adventiv- und Luftwurzeln (sogar in 2 m Höhe), war die Tomate in der Lage, vorhandenen stressenden Bedingungen im Wurzelraum auszuweichen (Punkt 2). Es kann nicht davon ausgegangen

werden, dass die Tomatenpflanzen in den Versuchen 7 bis 9 unter anhaltendem Sauerstoffmangelstress gestanden haben.

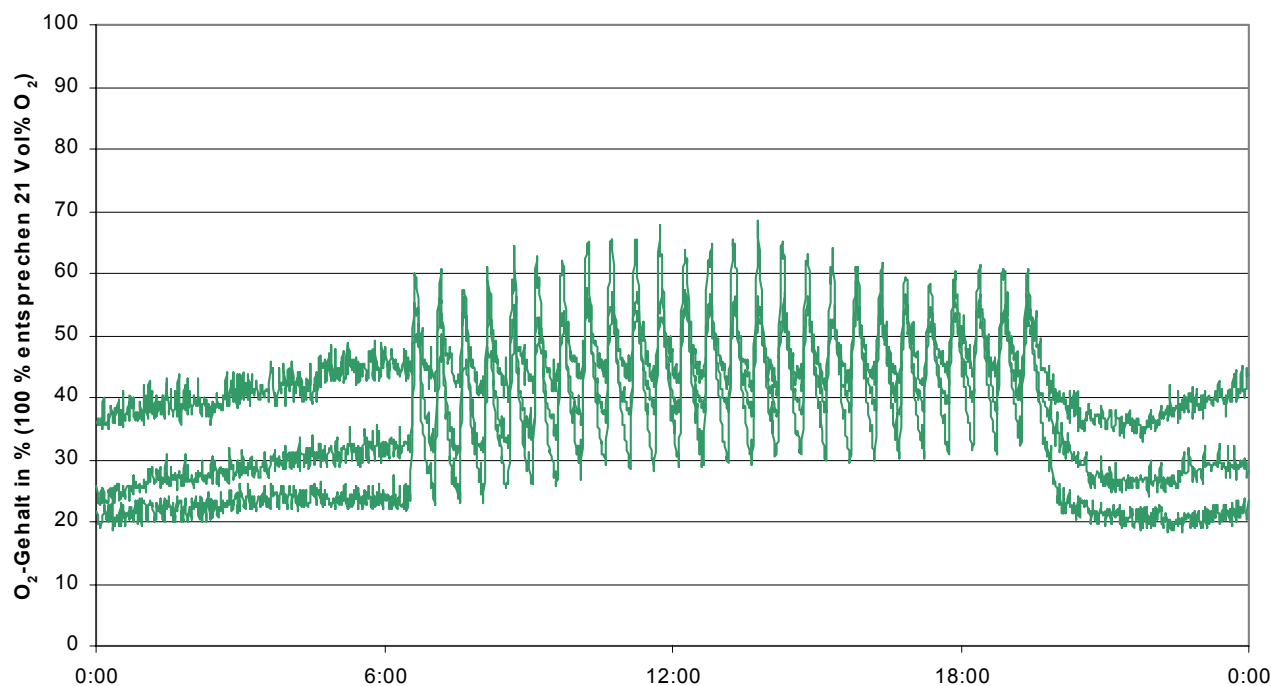


Abb. 56: Einfluss der maximal möglichen Bewässerung (26 Bewässerungstermine pro Tag) auf den O₂-Gehalt (%) im Substrat im Tagesverlauf in 5 cm Tiefe unterhalb der Tropfstelle. 100 % O₂-Gehalt entsprechen 21 Vol % Luftsauerstoff (Versuch 9)

Von BROUWER (1981) wurde das Wurzelwachstum als sehr flexibel beschrieben. Ein wichtiger Teil des Wurzelsystems könne ohne ernsthafte Auswirkungen auf die Sproßwachstumsrate entfernt oder deaktiviert werden. Pflanzen reagieren auf den teilweisen Verlust der Wurzelaktivität entweder durch kompensierende Aktivität des noch verfügbaren Wurzelanteils oder durch kompensierendes Wurzelwachstum in den günstigsten Bodenbereichen. Nachteilige Bodenbeschaffenheiten verringern das Wurzelgewicht zwar beträchtlich, durch eine verstärkte Verzweigung der Wurzeln funktionieren sie jedoch immer noch erstaunlich gut. Bezogen auf das Frisch- und Trockengewicht sind nach BROUWER (1981) die verzweigten neuen Wurzeln sogar effizienter als die ungestressten Wurzeln, was mit einer erhöhten Anzahl von Wurzelspitzen pro Gewichtseinheit begründet wird. Wenn in dieser Situation Nährstoffe verabreicht werden, würde das Sproßwachstum überhaupt nicht in Mitleidenschaft gezogen (BROUWER 1981). Dies ist im geschützten Anbau der Fall: am Boden eines Topfes oder einer Rinne treten möglicherweise Sauerstoffmangelbedingungen auf, welche von den Pflanzen durch gesteigertes Wurzelwachstum kompensiert werden können. Durch die Nährlösung werden Nährstoffe permanent verabreicht und können von den neugebildeten Wurzelspitzen aufgenommen werden. Innerhalb eines einzigen Wurzelsystems von Maispflanzen fanden VAN NOORDWIJK und BROUWER (1988) beträchtliche Unterschiede der Wurzeldichte (luftgefüllte Wurzelporosität), was auf selektives und den Bodenbeschaffenheiten angepasstes Wurzelwachstum schließen lässt. UNGER und KASPAR (1994) kommen zu dem Schluss, dass sich aufgrund des kompensatorischen

Wachstums ungestresster Wurzeln nur die Verteilung, aber nicht die absolute Länge der Wurzeln verändere. Wie alle Anpassungsmechanismen an Stressoren scheint auch das kompensatorische Wurzelwachstum von der Pflanzenart abhängig zu sein. PLAUT et al. (1997) konnten bei Sonnenblumen kein ausgleichendes Wurzelwachstum feststellen, wenn ein Teil des Wurzelsystems durch Wassermangel im Wachstum limitiert wurde. Auch eine erhöhte kompensatorische Aktivität der ungestressten Wurzeln durch eine verbesserte Wasseraufnahme aus anderen Bodenschichten, wie von BROUWER (1981) beschrieben, konnte nicht nachgewiesen werden. Es ist durchaus möglich, dass in einer bestimmten Bodentiefe der vorhandene Sauerstoff für das Wurzelwachstum nicht ausreichend ist. Allerdings können durch Kulturmaßnahmen die Volumina mit für das Wurzelwachstum optimalen Bodenbedingungen vergrößert werden, und dadurch zu einem unbeeinträchtigten Sproßwachstum führen (STOLZY et al. 1961). Abhängig von der Pflanzenart ist der Bedarf an optimal belüftetem Bodenvolumen unterschiedlich, als auch die Fähigkeit zum kompensierenden Wurzelwachstum. Zudem kommt, dass die Sauerstoffkonzentration im Boden selbst enormen Schwankungen unterworfen ist. Es ist unwahrscheinlich, dass (nicht flutungsbedingter) Sauerstoffmangel das gesamte Wurzelsystem betrifft (MORARD und SILVESTRE 1996). In den Versuchen 7 bis 9 konnte die Tomate ihren Sauerstoffbedarf wahrscheinlich durch kompensierendes Wurzelwachstum decken.

Die Sauerstofffreisetzung (Punkt 3) wird durch die Sauerstoffverläufe in Abb. 29 – 31 eindeutig dargestellt. Möglicherweise war sie für einen signifikanten Ertragsanstieg jedoch zu gering. So unterscheiden sich die Sauerstoffverläufe der AirJector-Variante nur unwesentlich von denen der unbelüfteten Kontrollen. Möglicherweise entwich die durch den Injektor in die Nährlösung fein eingewirbelte Luft durch die ersten (nahegelegendsten) Bewässerungsschlitze, wodurch sich die positive Wirkung der Belüftung nur auf die ersten Meter der Bewässerungsschläuche reduzierte. Die positive Wirkung des AirJectors wurde in einer Pilotstudie von GOORAHOO et al. (2001) durch eine Steigerung der Anzahl (um 33 %) und des Gesamtgewichts von Paprika im Freiland (um 39 %) belegt, als auch durch eine signifikante Erhöhung des Wurzel- und Sproßtrockengewichts in den mit dem AirJector belüfteten Varianten. In den Versuchen 7 bis 9 wurde durch den AirJector keine wesentliche Steigerung des Sauerstoffgehalts erreicht, obwohl der für den Betrieb des AirJectors erforderliche Druck und Mindestwasserdurchfluss eingehalten wurde und das Luft-Wasser-Verhältnis ca. 10 – 13 % betrug.

BHATTARAI et al. (2004) konnten durch Belüftung mit einem AirJector den Ertrag von in Töpfen kultivierten Sojabohnen und Baumwollpflanzen steigern (Tab. 9):

Tab. 9: Wachstums- und Ertragssteigerungen durch Belüftung mit dem AirJector auf Sojabohnen und Baumwollpflanzen, verglichen zu einer bis zur Sättigung bewässerten und unbelüfteten Kontrolle (BHATTARAI et al. 2004)

Pflanze	Steigerung des/der					
	Ertrag	Sproßmasse	Anzahl Schoten/Kapseln	Schoten/Kapsel -gewicht	Wurzelwachstums	Bodenatmung
Sojabohne	96 %	89 %	42 %	- 13 %	197 %	120 %
Baumwolle	28 %	21 %	20 %	7,4 %	13 %	183 %

Dies wurde bei Sojabohnen durch eine erhöhte Anzahl der Schoten pro Pflanze erreicht, da das Schotengewicht selbst in der belüfteten Variante leicht zurückging (um 13 %). Bei Baumwolle geschah dies sowohl durch eine erhöhte Anzahl von Kapseln pro Pflanze (um 20 %), aber auch durch eine leichte Steigerung des Kapselgewichts selbst (um 7,4 %). Beide Versuche wurden in schwerem Tonboden (Vertosol) mit 22 l – Töpfen durchgeführt, mit jeweils 26 kg Boden und drei Pflanzen. Anhand dieser Ergebnisse wird deutlich, dass unter gleichen Boden- und Bewässerungsbedingungen verschiedene Kulturpflanzen unterschiedlich auf Sauerstoffmangel und Belüftung reagieren: bei Sojabohnen konnte eine Ertragssteigerung um 96 %, bei Baumwolle hingegen nur um 28 % erreicht werden. Verbesserte Wachstumsbedingungen durch Sauerstoffdüngung im Boden werden von den Pflanzen unterschiedlich und nicht unbedingt ertragsrelevant genutzt: verglichen mit der Steigerung des Wurzelwachstums (sehr stark bei Sojabohnen mit 197 %, schwach bei Baumwolle mit nur 13 %) und des Sproßwachstums (Sojabohne um 89 %, Baumwolle um 21 %) ist die letztendliche Ertragssteigerung geringer. Während bei Sojabohnen vorwiegend das Wurzelwachstum gefördert wird, ist es bei Baumwolle eher das Sproßwachstum. Die erhöhte Bodenatmung (um 120 % bei Sojabohnen, um 183 % bei Baumwolle) wurde wahrscheinlich nicht nur von einer gesteigerten Aktivität der Bodenmikroorganismen, sondern auch von der erhöhten Wurzelmasse verursacht. Hinsichtlich der Pflanzenlänge und der Anzahl der Fruchtstände konnten in den Versuchen 7 bis 9 (Ergebnisse nicht dargestellt) durch Belüftung keine Unterschiede gefunden werden. Durch die Belüftung mit dem AirJector wurde der Anteil der kleinsten Sortierung oder der des Ausfalls nicht vermindert, noch wurde der Anteil an großen Früchten erhöht. Vermutlich ist der ausgebliebene Effekt auf den Ertrag der Tomaten dadurch begründet, dass die Tomatenpflanzen kaum gestresst waren und sich zudem mit der Bildung von Adventivwurzeln dem Stress im überbewässerten Boden entzogen.

Prinzipiell wäre eine Sauerstoffanreicherung mit eingewirbelter Luft ins Gießwasser, sofern sie funktioniert, die einfachste und effizienteste Art der Bodenbelüftung, da kein zusätzlicher Aufwand durch die Verlegung von Druckluftschläuchen oder –kompressoren und auch keine Toxizität wie bei den Peroxiden zu befürchten ist.

Der wachstumsfördernde Effekt durch Peroxid scheint von einer Vielzahl von Faktoren abhängig zu sein. Nicht immer tritt er schon bei Bedarfsbewässerung ein, sondern manchmal erst bei Sauerstoffmangel: in einer Studie von BRYCE et al. (1982) wurde ein wachstumsfördernder

Effekt von Harnstoffperoxid ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$) nur bei gefluteten Tomatenpflanzen festgestellt: das Wachstum von nach Bedarf bewässerten Tomatenpflanzen wurde durch die Peroxiddüngung nicht gesteigert. Geflutete Pflanzen wuchsen durch die Zugabe von Peroxid in das Flutungswasser oder in die Bewässerungslösung nach der Flutung signifikant besser. Falls die Bedingungen in den Versuchen 7 bis 9 tatsächlich nicht für Sauerstoffmangel im Boden ausreichend waren (s. Punkt 1), könnte dies auch die schwache Wirkung von H_2O_2 erklären.

Einer der Hauptfaktoren, welcher für die Wirkung eines Peroxids ausschlaggebend ist, scheint der Boden bzw. das Substrat zu sein. Paradoxerweise wirken Peroxide auf schlecht durchlüfteten schweren Böden manchmal nur schwach bis gar nicht, wie die Studien von WIERSMA und MORTLAND (1953) sowie HERR und JARELL (1980) belegen: eine Peroxidbehandlung (0,13 g/l CaO_2 sowie 200 ml 0,03 %-ige H_2O_2 -Lösung einmal wöchentlich bei bedarfsgerechter Bewässerung) von in Töpfen gepflanzten Zuckerrüben (Volumen pro Topf 15,4 l, je 3 Pflanzen pro Topf) führte auf Ton- oder schluffig tonigem Lehmboden zu keiner signifikanten Ertragsänderung, jedoch auf lehmigen Sandboden (WIERSMA und MORTLAND 1953). Als mögliche Erklärung wird von den Autoren eine höhere Sauerstoffdiffusionsrate im Ton- und Lehmboden genannt. Sie schlussfolgern daraus, dass die Sauerstoffdiffusionsrate im Sandboden zu gering war, um die Pflanzenbedürfnisse zu decken und die Peroxide diesen Mangel ausgleichen konnten. Nicht erklärt wird die etwa 15 %-ige, aber angeblich nicht signifikante Ertragsminderung bei Ton- und Lehmboden durch die Peroxide. Es ist schwer nachvollziehbar, weshalb in den schwereren Böden Ton- und Lehmböden eine höhere Sauerstoffdiffusionsrate sein soll. Alle Töpfe waren auf einer flachen Pfanne aufgestellt, welche mit Wasser gefüllt war. Das Wasser wurde durch Kapillarkräfte durch ein Loch im Topfboden zur Bodenoberfläche gezogen. Eine Austrocknung der oberen Bodenschichten ist hier nicht auszuschließen, und es ist heute bekannt, dass die Platinelektrode zur Bestimmung der Sauerstoffdiffusionsrate nur verlässliche Werte liefert, solange sie von einem Flüssigkeitsfilm umgeben ist. Möglicherweise sind also die Sauerstoffdiffusionsraten fehlerhaft. Ebenfalls vorstellbar wäre eine durch die Peroxide ausgelöste chemische Reaktion in den schwereren Böden, welche hemmend für das Pflanzenwachstum wirkt, und welche im Sandboden weniger stark ausgeprägt ist. Durch höhere Konzentrationen organischer und anorganischer Reduktanden, welche das H_2O_2 konsumieren ohne Sauerstoff freizusetzen (PARDIECK et al. 1992), könnte die Effizienz von H_2O_2 auf schweren Böden vermindert werden. Auch MURZAKOV et al. (1987) beschreiben ein erheblich besseres Wachstum von inkubierten Bodenmikroorganismen, sobald der H_2O_2 -Abbau durch die Zugabe von eisenhaltigen Mineralien stark gefördert wurde.

Am wahrscheinlichsten ist jedoch eine allgemein niedrigere Mikroorganismenbesiedlung der schwereren Böden, und deshalb auch ein wesentlich geringerer Abbau der applizierten Peroxide. Dass die Wirkung eines Peroxids von dem Vorkommen und von der Abbaufähigkeit der Mikroorganismen abhängt, wird auch durch eine Studie von HERR und JARELL (1980) bestätigt: eine Harnstoffperoxiddüngung zeigte bei Überschussbewässerung eine starke Wachstumsreaktion von Chrysanthenen in einer Torf-Perlit-Mischung, allerdings keine Reaktion in einer Torf-Lehm-Mischung oder in reinem Perlit. Der Hauptunterschied dieser

Mischungen bestand in einer unterschiedlichen Abbaurate des zugeführten Peroxids: im Drainwasser der Torf-Perlit-Mischung betrug die Aktivität des gedüngten Peroxids 5 – 10 % des Anfangswertes, bei der Torf-Lehm-Mischung etwa 70 %. Für die geringere Abbaurate in der Torf-Lehm-Variante wird von den Autoren leider keine Begründung gegeben. Möglicherweise war die Besiedlung mit Mikroorganismen aufgrund geringerer C-Quellen niedriger, oder es waren vermehrt Mikroorganismen vorhanden, welche über wenig oder keine Peroxidasen zum Abbau von H_2O_2 verfügten. Die Abhängigkeit des H_2O_2 -Abbaus von der Besiedlung mit Mikroorganismen wird durch eine Studie von PARDIECK et al. (1992) verdeutlicht (Abb. 57):

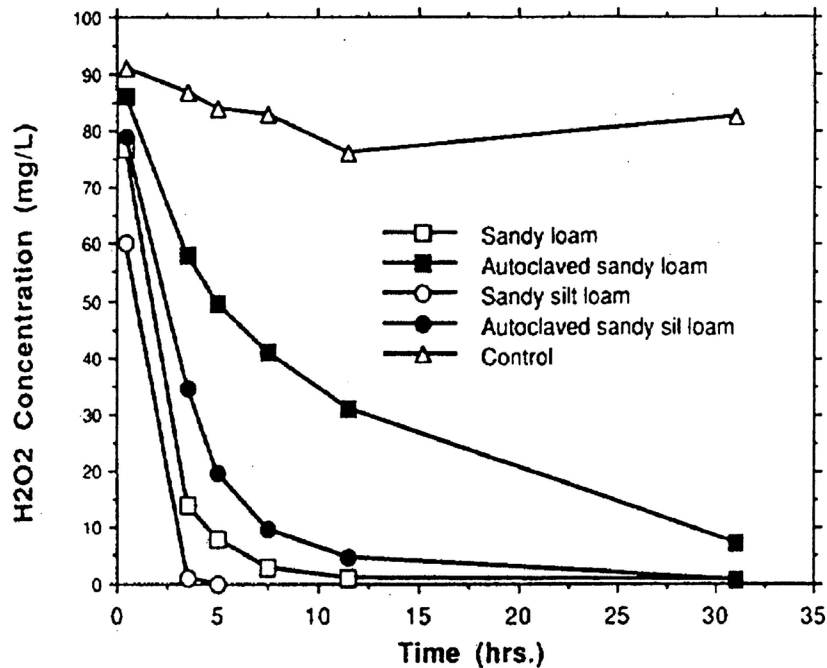


Abb. 57: Abbau von H_2O_2 durch in destilliertem Wasser aufgelösten Boden (1:10 m/v, PARDIECK et al. 1992)

Der H_2O_2 -Abbau geschah am schnellsten in sandig-schluffigen Lehm, gefolgt von sandigem Lehm. Durch Autoklavieren dieser Substrate wurde die Abbaurate sichtlich vermindert. Ohne Zugabe eines Bodens in destilliertem Wasser (Kontrolle) ist die Abbaurate bei weitem am niedrigsten. Auch SPAIN et al. (1989) beobachteten im Freiland einen schnellen H_2O_2 -Abbau. Da in sterilen Substraten keine H_2O_2 -Verluste zu beobachten waren, scheinen diese allein auf der mikrobiellen Aktivität zu beruhen.

Die Wirkung eines Peroxids ist demnach abhängig von den Bodenmikroorganismen, welche das Peroxid abbauen und dadurch Sauerstoff freisetzen können. Ungünstigerweise steigt mit zunehmender Zahl von Bodenmikroorganismen allerdings auch der Konkurrenzdruck um den freigesetzten Sauerstoff im Boden. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen steht eine Untersuchung von BHATTARAI et al. (2004), in welcher bei mit schwerem Tonboden befüllten und mit Sojabohnen und Baumwolle bepflanzten Töpfen durch H_2O_2 (0,0001 %) eine Ertragssteigerung um 82 % für Sojabohnen und um 14 % für Baumwolle erreicht wurde. Das Sproßwachstum wurde bei Sojabohnen stärker gesteigert (um 82 %) als bei Baumwolle (um 9 %), das Wurzelwachstum ebenfalls (Sojabohnen um 323 %, Baumwolle um 8 %). Sowohl bei Sojabohnen als auch bei Baumwolle wurde durch die Belüftung mit H_2O_2 die Bodenatmung

erhöht (Sojabohnen um 51 %, Baumwolle um 111 %). Verglichen mit der Belüftung durch den AirJector wurde bei den Sojabohnen das Wurzelwachstum wesentlich stärker durch die Belüftung mit H_2O_2 stimuliert.

Diese Ergebnisse zeigen, dass durch Peroxide Stress während und nach einer Flutung bis zu einem begrenzten Grad vermindert werden können. Es zeigt auch, dass durch Peroxide unter Optimalbedingungen mitunter keine Wachstums- oder Ertragssteigerung möglich sind, sondern erst bei akutem Sauerstoffmangel. Weiterhin reagieren nicht alle Kulturpflanzen gleich auf Peroxidbelüftung (BHATTARAI et al. 2004).

Neben der Bodenbeschaffenheit und der daraus resultierenden Besiedlung mit Mikroorganismen und auch der Applikationskonzentration des Peroxids, ist auch die Häufigkeit der Peroxiddüngungen von entscheidender Bedeutung. In der schon in Kapitel 6.2 erwähnten Studie von BHATTARAI et al. (2004), in welcher Zucchiniplanzen über vier Wochen einmal wöchentlich für jeweils 18 h mit einem Überkopfsprinkler geflutet und mit 50-%igem H_2O_2 für 2-3 Bewässerungen nach der Flutung mit einer Konzentration von 5 l/ha für jeweils 25 min belüftet wurden, konnte der Gesamtertrag um 25 %, die Fruchtanzahl um 19 % und das Sproßfrischgewicht um 25 % gegenüber der unbelüfteten Kontrolle gesteigert werden. Insgesamt wurde das Peroxid über vier Wochen nur neunmal verabreicht, wohingegen es in den Versuchen 7 bis 9 kontinuierlich bei jedem Bewässerungsgang (zehn Bewässerungen pro Tag) über zwei bis fünf Monate gegeben wurde. Es ist durchaus denkbar, dass durch die kontinuierliche Verabreichung des Peroxids die Vermehrung katalase-positiver Bodenmikroorganismen gefördert wurde (PARDIECK et al. 1992, s. Kapitel 6.3) und dadurch der für Pflanzen verfügbare Sauerstoff aus H_2O_2 durch a) einen erhöhten Eigenverbrauch der Mikroorganismen selbst als auch b) ein verstärktes Ausgasen des Sauerstoffs aufgrund des gesteigerten katalytischen Abbaus von H_2O_2 reduziert wurde. Durch periodische Verabreichung von H_2O_2 kann dieses Problem zwar vermieden bzw. vermindert werden (PARDIECK et al. 1992), allerdings entfällt dann ebenfalls der kontinuierliche Sauerstoffeintrag durch das Peroxid über das Gießwasser.

Möglicherweise beruht der bessere Effekt von H_2O_2 bei wenigen Gaben auch auf einer antimikrobiellen Wirkung. In hohen Konzentrationen werden Peroxide auch aufgrund dieser Eigenschaften zur Reinigung und Desinfektion eingesetzt (MURZAKOV et al. 1987). Dies könnte die bessere Wirksamkeit von Peroxiden in wärmeren Klimaregionen wie in Australien (BHATTARAI et al. 2004), verglichen mit den gemäßigten Breiten (HEUBERGER und SCHNITZLER 2003) erklären, da die Vermehrung der Bodenfauna und -flora in hohem Maße von der Temperatur abhängig ist. Da MURZAKOV et al. (1987) in ihren Untersuchungen keine Korrelation zwischen der Anzahl der Bodenmikroorganismen, der H_2O_2 -Konzentration und den O_2 - sowie CO_2 -Gehalten des Bodens finden konnten, stellten sie folgende Hypothese auf, die auch für die Versuche 7 bis 9 gültig ist: H_2O_2 wirkt auf doppelte Weise, indem es

- a) sterilisierend auf die Bodenfauna und -flora wirkt und sie, abhängig von der verabreichten Konzentration, mehr oder weniger stark dezimiert, und
- b) durch die Dissoziation durch Mineralien oder Zellkatalasen für eine zusätzliche Belüftung sorgt, welche die verbliebenen Mikroorganismen im Wachstum fördert.

Die Effizienz des Wachstums und der Entwicklung von Bodenmikroorganismen hängen von der Balance dieser beiden antagonistischen Prozesse ab. Bei niedrigeren H_2O_2 -Konzentrationen verlagert sich das Gleichgewicht zugunsten des Belüftungsfaktors. Bei höheren Konzentrationen wird trotz einer intensivierten Belüftung die Toxizität des H_2O_2 im Vordergrund stehen (MURZAKOV et al. 1987). Für die Überprüfung dieser These sind weiterführende Studien mit einer genauen Bestimmung und fortlaufenden Aufzeichnung katalase-positiver sowie –negativer Mikroorganismen während der Belüftung mit Peroxid erforderlich. Die Berücksichtigung der optimalen Peroxidkonzentration zur Ausdünnung der mikrobiellen Population, ohne gleichzeitig die Pflanzenwurzeln zu schädigen und dennoch die optimale Sauerstoffmenge freizusetzen, macht die Belüftung mit Peroxiden allerdings noch komplexer als sie ohnehin schon ist.

Die Belüftung mit Druckluft durch poröse Gummischläuche in 15 cm Tiefe für jeweils 20 min nach jedem Bewässerungsgang brachte in Versuch 8 einen signifikanten Ertragsanstieg gegenüber der normal bewässerten Kontrolle, in Versuch 9 gegenüber der AirJector-Variante. Der Sauerstoffgehalt in 15 cm Tiefe wurde nicht wesentlich erhöht. Obwohl durch den porösen Gummischlauch von einer hohen Emitterdichte auszugehen ist, hat sich die gasförmige Luft wahrscheinlich den direktesten Weg nach oben gesucht. Nachdem die Löslichkeit von Sauerstoff in Wasser nur sehr gering ist, wurde der Sauerstoffgehalt in 15 cm Tiefe nicht signifikant gesteigert. Ein bemerkenswerter Nebeneffekt der Druckluftbelüftung war allerdings der gesteigerte Wasserverbrauch, wie er auch bei DAIGGER et al. (1979) geschildert wurde. Um eine Drainquote von 50 – 70 % zu erreichen, war es in dieser Variante nötig, die Wassergaben beständig zu erhöhen. Ersichtlich ist dies in Abb. 27 anhand der stark erhöhten Wasserverbrauchskurven für Variante P. Offensichtlich wurde durch die Druckluft das Substrat aktiv drainiert. Bei einer Temperatur von 20 °C lösen sich in einem m^3 trockener Luft bis zu 17,32 g Wasser (KUCHLING 1999).

MELSTED et al. (1949) konnte in einem Freilandversuch mit Lysimetern den Ertrag von Mais und Sojabohnen durch Belüftung mit einer Luftpumpe unter den Lysimetern (etwa 1,89 m^3/h täglich) um jeweils 53 % bzw. 7 % steigern. Auch BUSSCHER (1982) konnte durch perforierte und an einem Topfboden eingerollte Luftschläuche den Ertrag von gefluteten Tomaten verglichen mit einer unbelüfteten Kontrolle signifikant steigern, hatte aber eine starke Varianz in den Ergebnissen. Für die praktische Anwendung empfiehlt sich diese Art der Belüftung kaum, da der Aufwand der Verlegung und der Bereitstellung von Druckluft sehr hoch und die Auswirkungen auf den Ertrag in keinem günstigen Verhältnis dazu stehen.

Die Fähigkeit der (Adventiv-)Wurzeln, Sauerstoff aus der Atmosphäre zu nutzen, könnte laut GISLERØD und KEMPTON (1983) bis zu einem gewissen Grad die Auswirkungen niedriger O₂-Gehalte in der Nährlösung mindern. Die Notwendigkeit der Belüftung im geschützten Anbau könnte daher in Frage gestellt werden. Sauerstoffmangel kann nicht leicht erkannt werden, da die Wurzeln bis zu einem Punkt der Stresstoleranz kompensieren können. Erst wenn dieser Punkt überschritten wird, werden Stresssymptome sichtbar. Wenn der Stress nicht so gravierend ist, dass es zu Welken der Pflanze oder zu einer Farbveränderung der Blätter kommt, ist er manchmal schwer zu bemerken. Dieser "latente Stress" wurde von SEELEY (1949) bei Rosen beschrieben: "Das Sproßwachstum war gehemmt, es zeigten sich allerdings keine eindeutigen Mangelsymptome. Die Blattfarbe war in Ordnung und wenn man die Pflanzen nicht mit anderen Behandlungen verglichen hätte, hätte man nicht bemerkt, dass diese Pflanzen unter Sauerstoffmangel litten." Dies ist von großer Bedeutung für den praktischen Anbau. Die Bedingungen in einem Gewächshausboden können derart beschaffen sein, dass Wachstum und Blütenbildung verlangsamt werden, ohne dass man den direkten Grund für dieses Zurückbleiben einfach erkennen könnte. Durch physiologische Messungen ist es theoretisch möglich, diesen Stress frühzeitig nachzuweisen. Sauerstoffmangel wirkt sich sehr schnell auf die Stomata und den gesamten Energiehaushalt der Pflanze aus (s. 2.2). Dass die Pflanzen in den Versuchen 7 bis 9 nicht ausreichend gestresst waren zeigt auch die Messung der Chlorophyllfluoreszenz, in welcher keine Unterschiede der belüfteten Varianten zu den unbelüfteten Kontrollen nachgewiesen werden konnten (Abb. 32).

Sauerstoffmangel im geschützten Anbau, in welchem nach zunehmender Perfektion in der Kultivierungstechnologie gestrebt wird, wird oft überschätzt. Es gibt zwei Fälle, in denen eine Belüftung notwendig und ratsam scheint:

- a) wenn die Kulturdauer mehr als 3 Monate übersteigt, da organische Substrate nach dieser Zeit durch Mikroorganismen abgebaut werden (abhängig von der organischen Masse, Temperatur und Bewässerungsplan). Die wachsende Wurzelmasse wird die Konkurrenz um den Sauerstoff im Substrat verstärken, vor allem in warmen Wurzelzonen. Die Sauerstofflöslichkeit sinkt dadurch, und die Atmungsrate steigt. Die wachsende Wurzelmasse beeinflusst auch die physikalischen Bodeneigenschaften, indem die Bodenporen von den Wurzeln "besetzt" werden. Dadurch werden die Wasserhaltekapazität und der luftgefüllte Porenraum eines Substrates verändert.
- b) wenn die angebaute Pflanzenart sehr empfindlich auf Sauerstoffmangel ist, wie z.B. Paprika oder Bohnen. Im Gegensatz zu Tomaten und Gurken, welche Adventivwurzeln sehr schnell und in großer Zahl induzieren, haben Bohnen und Paprika nur eine sehr niedrige Induktionsrate.

Wie schon in den Versuchen 5 und 6, wurde auch in den Versuchen 7 bis 9 durch eine präzise und kontinuierliche Sauerstoffmessung der Eintrag von Sauerstoff durch das normale Gießwasser gezeigt (Abb. 19, unbelüftete Kontrolle). Zwar ist dieser Sauerstoffeintrag nicht so ausgeprägt wie in den mit H_2O_2 angereicherten Varianten, aber bedingt durch die Verwirbelung des Wassers während der Bewässerung vorhanden. Normales Bewässerungswasser enthält etwa 3 – 8 mg Sauerstoff l^{-1} (BHATTARAI et al. 2004).

Schon RUSSEL und APPLEYARD (1915) vermuteten eine zusätzliche Sauerstoffversorgung durch Lösung im Regenwasser, konnten dies jedoch nicht beweisen. Auch FARELL et al. (1966), KIMBALL und LEMON (1971), HILLEL (1980) und GAMBRELL et al. (1990) erwähnen den im Regenwasser gelösten Sauerstoff, welcher die Abnahme des Sauerstoffgehalts im feuchten Boden verzögert. Aufgrund der bisher verwendeten Messtechniken zur Bestimmung des Sauerstoffgehalts im Boden (Sauerstoffelektrode und Gaschromatographie) war es nicht möglich, diesen kurzen Anstieg des Sauerstoffgehalts **während** der Bewässerung aufzuzeichnen. In der Literatur dominiert deshalb die Ansicht, dass das Verabreichen einer (relativ großen) Wassermenge eine sofortige und temporäre Blockierung der luftgefüllten Poren durch eindringendes Wasser verursacht (ERICKSON 1982). Der Nettoeffekt von Bewässerung auf die Bodenbelüftung sei daher eine Abnahme des Sauerstoffgehalts der Bodenluft (DOWDELL et al. 1979, MEEK et al. 1983).

Selbst bei einer sofortigen Blockierung der luftführenden Poren ist der Sauerstoffgehalt im Boden jedoch noch nicht 0 %, da auch das eindringende Wasser gelösten Sauerstoff mitbringt und bei jeder Flutung einige Luftblasen im Boden eingeschlossen werden. Für diese These spricht auch, dass sich der durch das Gießwasser eingebrachte Sauerstoff verringert, je tiefer im Boden gemessen wird (Abb. 20, 21, 24 – 26). Da im Boden ständig durch Mikroorganismen und Pflanzenwurzeln Sauerstoff verbraucht wird, ist es nachvollziehbar, dass der im Bewässerungswasser gelöste Sauerstoff mit zunehmender Bodentiefe abnimmt. Abgesehen vom Zeitraum der Bewässerung selbst, in dem der Sauerstoffgehalt im Boden kurz ansteigt, wird die Aussage von DOWDELL et al. (1979) und MEEK et al. (1983) durch die Versuche 5 bis 9 bestätigt. Der Nettoeffekt einer Bewässerung auf die Bodenluft ist eine Abnahme des Sauerstoffgehalts, und zwar abhängig von der Dauer der Bewässerung, der Bewässerungsart und natürlich den physikalischen und biologischen Substrateigenschaften wie dem Gesamtporenvolumen, dem luftgefüllten Porenraum und dem Sauerstoffbedarf der Bodenmikroorganismen und Pflanzenwurzeln. Bestätigt wird dies auch durch mehrere Versuche im Freiland von MEYER et al. (1985) und SIERRA und RENAULT (1998). Da dies ein zentraler Punkt in den Versuchen 5 bis 9 und auch von großer Bedeutung für das Bewässerungs- und Belüftungsregime ist, wird er im Folgenden näher ausgeführt.

In einem Lysimeterversuch mit natürlich gewachsenem Boden untersuchten MEYER et al. (1985) die Auswirkungen verschiedener Bewässerungsstrategien auf den Sauerstoffgehalt im Boden (Abb. 58). Die mit Weizen bepflanzen Zylinder wurden entweder mittels Tensiometern optimal bewässert (ab 60 kPa, Kontrolle) oder am 83. Tag nach Pflanzung für 4 h, am 102. Tag für 48 h und am 124. Tag für 72 h geflutet. Die Abnahme des Sauerstoffgehalts während der

Bewässerung bzw. Flutung zeigt den Sauerstoffbedarf der Wurzeln und Bodenorganismen. Da mit der Bewässerung bzw. Flutung praktisch jegliche Diffusion atmosphärischen Sauerstoffs in den Boden unterbunden wird, ist die Sauerstoffabnahmerate die geschätzte Wurzelraumatemungsrate. Die oberen Bodenschichten hatten wegen stärkerer Schwankungen des Bodenwassergehalts auch größere Fluktuationen der Sauerstoffkonzentration als die tieferen Schichten. Der graduelle Anstieg des Bodensauerstoffgehalts während der Saison in der Kontrolle hing mit der zunehmenden Austrocknung des Bodenprofils zusammen.

Wie auch in den Versuchen 5 bis 9 jeweils nach der Bewässerung, ist bei MEYER et al. (1985) nach der Flutung (Abb. 58 b) ein starkes Absinken der Sauerstoffkonzentration, ein langsamer Wiederanstieg und eine allgemeine Abnahme des O_2 -Gehalts mit zunehmender Bodentiefe ersichtlich. Anhand der Kontrollkurven ist erkennbar, dass durch die kleineren aber regelmäßigen Bewässerungsgaben der Sauerstoffgehalt nicht unweigerlich abfiel, sondern mitunter sogar langsam anstieg. Im praktischen Anbau muss dies natürlich mit den Pflanzenbedürfnissen abgestimmt werden, denn ein hoher Sauerstoffgehalt im Boden wird keine förderlichen Auswirkungen haben, wenn die Pflanzen unter Wassermangel leiden.

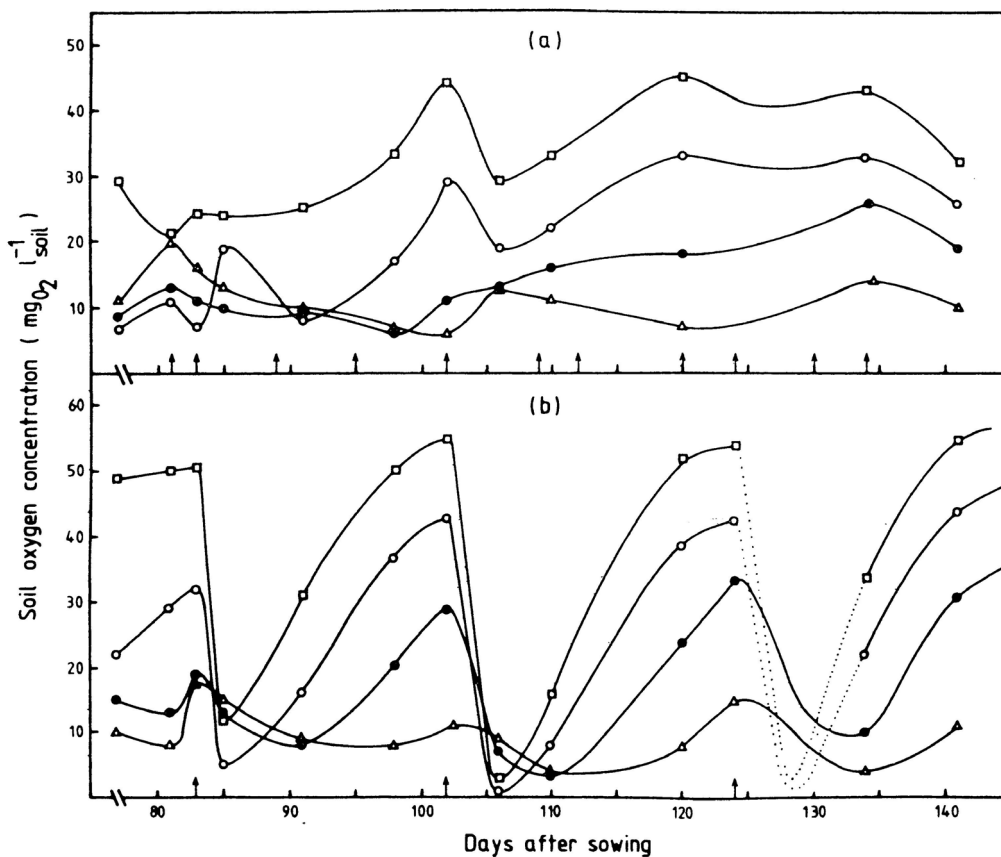


Abb. 58: Bodensauerstoffkonzentrationen ($mg O_2$ pro L Boden) in gewachsenem Boden mit (a) kontrollierten Wassergaben und (b) drei Flutungen, gemessen in jeweils 0,125 m (\square), 0,25 m (\circ), 0,55 m (\bullet) und 0,85 m (\triangle). Die Pfeile zeigen die Bewässerungszeitpunkte (MEYER et al. 1985).

Der gleiche Trend der extremen Variabilität der Sauerstoffverläufe in den oberen Bodenschichten, des Sauerstoffabfalls unmittelbar nach Niederschlägen und der allgemeinen

Sauerstoffabnahme in tieferen Bodenschichten wird auch bei SIERRA und RENAULT (1998) deutlich. In einem mit Weidelgras bewachsenem Pseudogley wurde in einem Freilandversuch der natürliche Sauerstoffverlauf über drei Jahreszeiten (Herbst, Winter und Sommer) erfasst (Abb. 59).

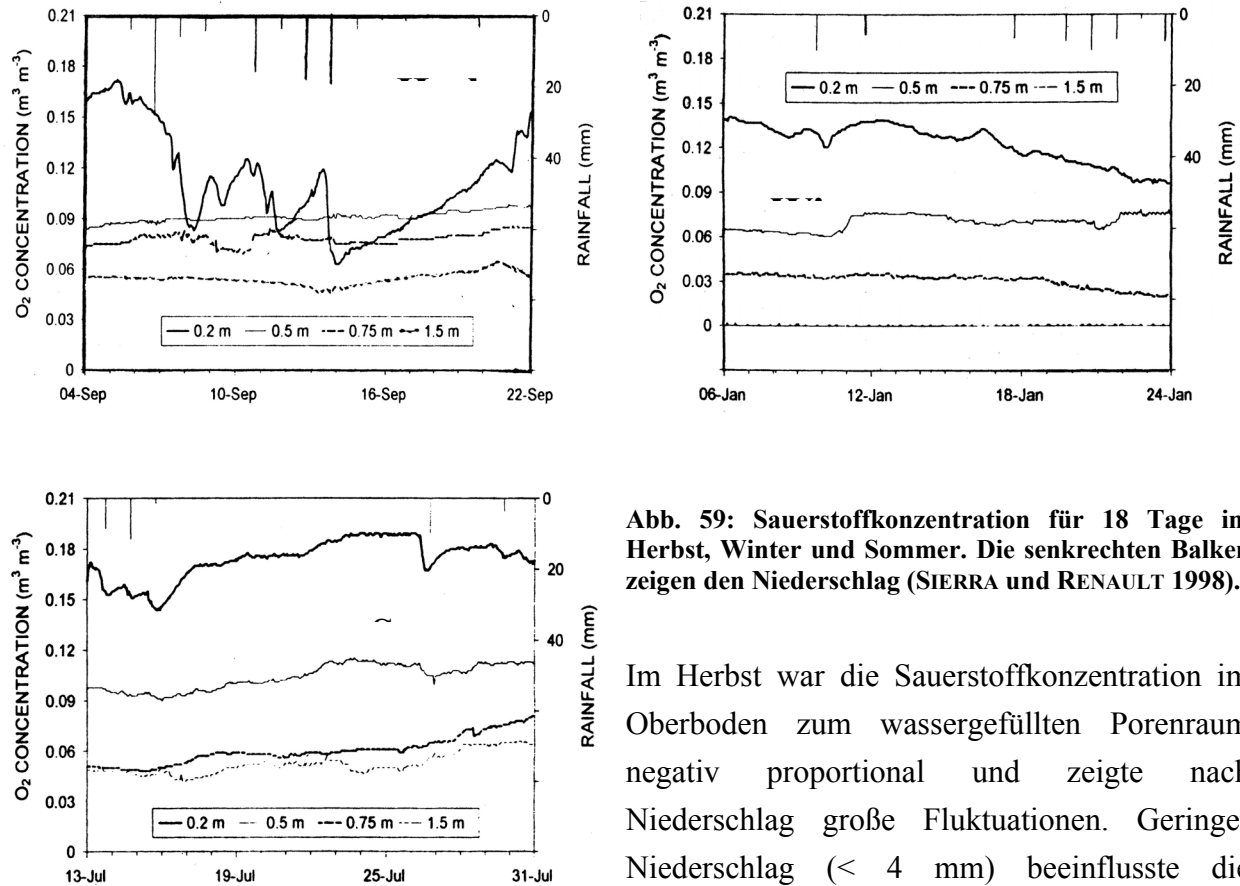


Abb. 59: Sauerstoffkonzentration für 18 Tage im Herbst, Winter und Sommer. Die senkrechten Balken zeigen den Niederschlag (SIERRA und RENAULT 1998).

Im Herbst war die Sauerstoffkonzentration im Oberboden zum wassergefüllten Porenraum negativ proportional und zeigte nach Niederschlag große Fluktuationen. Geringer Niederschlag (< 4 mm) beeinflusste die Sauerstoffkonzentration im Oberboden jedoch

nicht, vergleichbar mit den Kontrollkurven (Abb. 58 a) von MEYER et al. (1985). Dieser Versuch zeigte, dass sich die Sauerstoffkonzentration innerhalb 24 h bedeutend verändern kann. Die Amplitude der Sauerstoffschwankungen nimmt wie auch schon in den Versuchen 5 bis 9 und bei MEYER et al. (1985) mit zunehmender Bodentiefe ab. Unterhalb 50 cm Bodentiefe sind die Amplituden vernachlässigbar.

Im Winter waren die Veränderungen der Sauerstoffkonzentration im Oberboden nicht so schnell. Das kann an einer verminderten Atmung der Bodenmikroorganismen wie auch der Wurzel durch die niedrigen Bodentemperaturen nahe der Oberfläche liegen. Die Sauerstoffkonzentration im Unterboden war im Winter niedriger. Das entspricht dem erhöhtem Wassergehalt durch Niederschläge im Herbst und einer geringen Verdunstungsrate. Auch der Grundwasserspiegel stieg im Winter beträchtlich und verursachte Anaerobiose in tieferen Bodenschichten.

Im Sommer bewirkten wenig Niederschlag und eine hohe Evapotranspirationsrate eine Abnahme des Bodenwassergehalts, was wiederum eine erhöhte Sauerstoffkonzentration im gesamten Bodenprofil zur Folge hatte.

Die Kenntnis dieser natürlichen Schwankungen spielt im Hinblick auf die Bewässerungsstrategie vor allem im Sommer eine Rolle, da in den gemäßigten Breiten nur vereinzelt im Herbst und

Winter kultiviert wird. Der geringe Feuchtegehalt im Boden im Sommer ist zwar für den Sauerstoffgehalt im Boden optimal, jedoch für ein optimales Pflanzenwachstum möglicherweise limitierend. Durch eine angepasste Bewässerungsstrategie muß hier ein Gleichgewicht zwischen optimalem Sauerstoff- und Bodenfeuchtegehalt angestrebt werden.

Wenn die Sauerstoffdüngung z.B. durch Verwendung eines Venturiinjektors (AirJector) oder durch H_2O_2 an die Bewässerung gekoppelt ist, ist es ratsam, die Bewässerungsintervalle möglichst häufig zu setzen, um eine annähernd konstante Sauerstoffversorgung zu erreichen. Aus technischen Gründen war es in den Versuchen 7 bis 9 nicht möglich, mehr als 10 mal pro Tag zu bewässern. Nachts fiel der Sauerstoffgehalt deshalb in allen Varianten stark ab.

Über die für den Ertrag optimale Bewässerungshäufigkeit finden sich in der Literatur widersprüchliche Angaben. Während sich bei BAR-YOSEF et al. (1980) schon um wenige Stunden verspätete Bewässerungsgaben bei tropfbewässerten Tomaten ertragsmindernd auswirkten, konnten PITTS et al. (1991) und RANDALL und LOCASCIO (1988) keinen Einfluss der Bewässerungshäufigkeit auf den Ertrag von Tomaten oder Gurken (jeweils, angebaut in Sand) feststellen. Nur die Gesamtmenge des verabreichten Wassers beeinflusste bei RANDALL und LOCASCIO (1988) den Ertrag von Gurken, nicht die Bewässerungshäufigkeit.

Häufigere Bewässerungsgaben wurden von LEVIN et al. (1979) als Möglichkeit zur Verbesserung der horizontalen Verbreitung des Wasserflusses von einem Tropfer ausgehend erachtet, und zur Verminderung des vertikalen Flusses. Allerdings führt eine verbesserte horizontale Wasserverteilung auch zu einer erhöhten Oberflächenverdunstung und dadurch zu vermindertem Ertrag und einer verminderten Bewässerungseffizienz (TSIPORI und SHIMSHI 1979). Dieser Nachteil kann mit einer Unterflur-Tropfbewässerung vermieden werden, da bei dieser Bewässerungsmethode die Bodenoberfläche nicht benässt wird und es dementsprechend auch kaum zu Oberflächenverdunstung kommt. Bei gleichbleibender Gesamtwassermenge können größere Bewässerungsintervalle auf feinen Böden die Reichweite des horizontalen und vertikalen Wasserflusses von einem Tropfer erhöhen (EARL und JARY 1977). Auf groben Böden können größere Bewässerungsintervalle jedoch die Bewässerungseffizienz vermindern. Durch Anpassung von Größe und Form des vom Tropfer durchnässten Bodenvolumens können Wurzelwachstum und Wasseraufnahme gesteigert und Wasserverluste durch Bodenverdunstung minimiert werden (RANDALL und LOCASCIO 1988). Die optimale Bewässerungshäufigkeit ist demnach vorwiegend von der Bodentextur abhängig und kann nicht generell für eine Pflanzenart angegeben werden.

Unter dem Gesichtspunkt der optimalen Sauerstoffversorgung wurde die Bewässerungshäufigkeit bisher noch kaum betrachtet. KRIZEK et al. (1985) und RUFF et al. (1987) berichten bei häufiger Bewässerung von einer Verminderung des Sauerstoffgehalts in platzbeschränkten Wurzelgefäßen, wenn der Boden voll gesättigt ist. Dies wurde sowohl bei Untersuchungen im Boden als auch im hydroponischen Anbau beobachtet. Tägliche Tropfbewässerungen bei Tomaten in Tonboden resultierten bei MEEK et al. (1983) in einem

niedrigeren Sauerstoffgehalt (3 – 6 % O₂) im Boden als bei wöchentlichen Tropfbewässerungen (6 – 12 % O₂).

Diese niedrigen Sauerstoffgehalte wirkten sich jedoch nicht signifikant auf den Ertrag der Tomaten aus. Die Autoren vermuteten, dass das Sproßwachstum der Tomaten empfindlicher auf Sauerstoffmangel ist als der Fruchtertrag, und dass die Tomate auf das Wassermanagement relativ unempfindlich reagiere. Die erste These wird durch eine Studie von DAIGGER et al. (1979) gestützt, in welcher im Freiland angebaute Tomaten durch Belüftung mit Druckluft einen um 102 % erhöhten Sproßzuwachs hatten, jedoch einen Ertragszuwachs von nur 10 %. Dass, wie schon zuvor bei den Versuchen von BHATTARAI et al. (2004) beschrieben, verschiedene Pflanzen unterschiedlich auf Belüftung und Bewässerung reagieren und sich diese auch nicht unbedingt ertragssteigernd umsetzen (z.B. durch gesteigertes Wurzel- oder Sproßwachstum), wird auch durch Studien von RANDALL und LOCASCIO (1988) sowie MEEK et al. (1983) bestätigt: bei Tomaten in grobem Sand mit erhöhten Bodenfeuchtegehalten konnte zwar das Wurzelwachstum gesteigert werden, nicht jedoch der Fruchtertrag. Dies steht im Widerspruch zu einer Studie von SANDERS et al. (1989), in welcher durch erhöhte Bewässerungsgaben das Wurzelwachstum aber auch der Ertrag von Tomaten gesteigert werden konnte.

Offensichtlich hängt der Erfolg einer Belüftungs- als auch Bewässerungsmethode nicht nur davon ab, inwieweit das Wurzelwachstum und das Sproßwachstum gesteigert werden. Eine Steigerung von Wurzel- und Sproßwachstum kann, muß aber nicht zwingend zu einer Ertragssteigerung führen. Pflanzen reagieren auf verschiedene Belüftungsmethoden höchst unterschiedlich, und nicht immer kommt es zu einer Ertragssteigerung. Die Wirkung einer Belüftungsmethode ist nicht nur von einer Vielzahl von Faktoren den Boden betreffend, sondern auch von der Kulturpflanze selbst, ihrer Sorte, ihrem physiologischem Alter und ihrer Vitalität abhängig.

6.5 Effizienz von H₂O₂- und Druckluftbelüftung in einem hydroponischen System

In einem erdelosen (hydroponischen) System, ohne die reaktive Wirkung vorhandener organischer Substanz mit den enthaltenen Peroxidasen und Katalasen, war die Wirkung von H₂O₂ schneller und stärker. Obwohl in den Versuchen 10 bis 14 durch H₂O₂ der Sauerstoffgehalt in der Nährlösung auf mitunter über 100 % angereichert werden konnte, hatten die mit Druckluft belüfteten Pflanzen von Zucchini, Gurken, Paprika und Bohnen ein stärkeres Wurzel- und Sproßwachstum und gesünderes Aussehen.

Das allgemeine Wurzelwachstum war in den H₂O₂-belüfteten Varianten geringer als in den Druckluft-belüfteten Varianten (Abb. 38, 41, 45, 48, 52). Dafür gibt es zwei mögliche Erklärungen:

1. Der Sauerstoffgehalt in der Nährlösung war nicht ausreichend.
2. die Wurzelbildung wurde durch H_2O_2 gehemmt.

Für Punkt 1 spricht das bei allen untersuchten Arten schlechte Erscheinungsbild der Wurzeln durch die H_2O_2 -Belüftung. Obwohl der absolute Sauerstoffgehalt in den H_2O_2 -Varianten **tagsüber** um die 100 % betrug, starben die Wurzeln ab und das Sproßwachstum blieb im Vergleich zur Druckluftbelüftung bei Zucchini, Gurken, Paprika und Bohnen signifikant zurück. Eine Ausnahme bildet hier Chinakohl, welcher als einzige untersuchte Pflanze durch die H_2O_2 -Belüftung ein besseres Sproßwachstum hatte als mit Druckluftbelüftung (Abb. 51). Die Wurzeln der H_2O_2 -belüfteten Varianten wuchsen nicht bis zum Boden der Gefäße, sondern befanden sich dicht gepackt an der Oberfläche der Nährlösung kurz unterhalb des Deckels und des Tropfers. Kurz unterhalb der Wasseroberfläche ist bei einer nicht (ausreichend) belüfteten Lösung aufgrund der schlechten und langsamen Löslichkeit von Sauerstoff in Wasser der höchste Sauerstoffgehalt. Um ihren Sauerstoffbedarf zu decken, müssen die Wurzeln sich deshalb in dieser Schicht anreichern. Dieses Phänomen wurde auch schon von CLARK und SHIVE (1932) bei unbelüfteten Tomatenpflanzen in Nährlösung beschrieben.

Auch wenn tagsüber während der Bewässerungszeiten etwa 100 % O_2 erreicht wurden, sank der Sauerstoffgehalt in der Nährlösung jedoch schnell wieder ab, sobald der durch das Gießwasser eingebrachte Sauerstoff verbraucht war (Abb. 39, 43, 46, 50). Schon SHIVE (1941) berichtet über das außerordentlich schnelle Absinken (innerhalb 6 bis 9 Stunden) des Sauerstoffgehalts in unbelüfteter Nährlösung durch den Sauerstoffbedarf von Sojabohnen, obwohl die verwendeten Gefäße auf einer Fläche von 120 cm^2 der umgebenden Luft ausgesetzt waren. Bei Nährlösungskulturen ist die Aufrechterhaltung günstiger Sauerstoffbedingungen von noch größerer Wichtigkeit als im Boden, da die Wurzeln großer und schnell wachsender Pflanzen den in der Lösung vorhandenen Sauerstoff schneller verbrauchen als von der Lösung aus der Atmosphäre absorbiert werden kann (ARRINGTON und SHIVE 1936). Offensichtlich war die Diffusion von Sauerstoff in Wasser bei weitem nicht ausreichend, um den Bedarf der Pflanzen zu decken.

Durch die gleichmäßige Verteilung von H_2O_2 mittels Magnetrührern in den Versuchen 12 bis 14 konnten die Sauerstoffamplituden zwar etwas verringert werden, die Absenkung während der Nacht blieb jedoch bestehen. Dass vor allem auch nachts eine ausreichende Sauerstoffversorgung sehr wichtig ist, belegt eine Studie von TACHIBANA (1991). Durch eine fehlende Sauerstoffversorgung der Wurzeln von Tomaten bei Nacht wurde die Absorption als auch der Transport von Ca von den Wurzeln in den Sproß stark vermindert und Blütenendfäule verstärkt. Laut MORARD und SILVESTRE (1996) verbraucht das Wurzelsystem von Tomaten während der Nacht nur etwa 37 – 50 % des Tagessauerstoffbedarfs. Scheinbar gibt es eine erforderliche Mindestmenge Sauerstoff pro Zeit, welche in den Versuchen 10 bis 14 nicht erreicht wurde. Aus technischen Gründen war eine häufigere Bewässerung und dadurch auch H_2O_2 -Belüftung nicht möglich. Für adäquates Funktionieren und Wachstum der Wurzeln war

demnach vor allem nachts der Sauerstoffgehalt in den H₂O₂-Varianten bei keiner der untersuchten Pflanzenarten ausreichend.

Durch die nur sehr spärliche Adventivwurzelbildung in den H₂O₂-Varianten, trotz offensichtlichem Sauerstoffmangel in der Nährlösung, liegt der Schluss nahe, dass H₂O₂ in einer Konzentration von 0,00136 % (0,4 mM) in der Nährlösung hemmend auf das Wurzelwachstum wirkt (Punkt 2). Da in mit Umkehrosmosewasser angesetzter Nährlösung das natürliche Vorkommen von Katalasen, Peroxidasen sowie Mikroorganismen geringer ist als in einem mit organischer Masse angereichertem Substrat (Versuche 5 bis 9), ist es verständlich, dass der Abbau von H₂O₂ in Nährlösung langsamer geschieht und die dabei entstehenden Radikale länger auf die Pflanzenwurzeln einwirken können. Bei einem zu langsamen Peroxidabbau aufgrund zu weniger Abbauenzyme in der Nährlösung werden die Pflanzenwurzeln durch die beim Zerfall auftretenden Radikale (Superoxid- und Hydroxylradikale) angegriffen und beschädigt. H₂O₂ ist ein starkes Oxidans, fähig zur Oxidation von organischen und anorganischen Reduktanden (PARDIECK et al. 1992). Offensichtlich spielen sowohl die Dauer der Behandlung als auch die Konzentration von H₂O₂ eine entscheidende Rolle.

In allen untersuchten Arten hing die Fähigkeit, Sauerstoffmangelbedingungen zu überleben, klar mit der Fähigkeit zur Adventivwurzelbildung zusammen. Durch die Induktion von Adventivwurzeln werden alte Wurzeln ersetzt, deren Funktion durch Anoxia beeinträchtigt wurde oder die sogar abgestorben sind (VARTAPETIAN und JACKSON 1997). Adventivwurzeln sind bei Überflutung außerordentlich wichtig, da sie eine minimale Sauerstoffversorgung der verbliebenen Wurzeln ermöglichen, hohe CO₂-Gehalte tolerieren (HOOK 1974) und effizient Wasser aufnehmen können (KLUDZE und DELAUNE 1996). Schon HOPKINS et al. (1950) beobachteten bei Tomaten in Quarzsand "wurzelähnliche Auswüchse" (was den Adventivwurzeln entspricht) in den schwächer belüfteten anoxischen Varianten (0,5 und 2 % O₂), nicht aber in der 5 % - Variante oder in der Druckluft-belüfteten Kontrolle. Die Induktion von Adventivwurzeln, nachdem der Sauerstoffgehalt unterhalb eines bestimmten kritischen Wertes absinkt, wird auch durch die Versuche 10 bis 14 bestätigt. Die unbelüfteten Kontrollen von Zucchini, Gurken, Paprika und Bohnen bildeten alle, in mehr oder wenig großem Ausmaß, Adventivwurzeln, die belüfteten Varianten nicht. In der Druckluftvariante geschah dies wohl aufgrund der mangelnden Notwendigkeit zur Induktion von Adventivwurzeln, da der Sauerstoffgehalt in der Lösung ausreichend war. In der H₂O₂-belüfteten Variante kam es wahrscheinlich zu einer Hemmung der Wurzelbildung, da durchaus die Notwendigkeit zur Adventivwurzelbildung bestanden hätte.

Ein weiterer, bisher noch nicht betrachteter Faktor, welcher bei der H₂O₂-Belüftung zu einer Hemmung des Wurzelwachstums geführt haben könnte, ist die Anreicherung der Nährlösung mit CO₂. Belüftung mit Druckluft erfüllt zwei Funktionen: Sauerstoffversorgung und CO₂-Entsorgung. Während der H₂O₂-Belüftung werden das von der Atmung anfallende CO₂, wie auch andere flüchtige metabolische Produkte, nicht ausgeleitet, wie dies bei der

Druckluftbelüftung der Fall ist (SCHLEGEL 1977, ARRINGTON und SHIVE 1936). Seit den Untersuchungen von FREE (1917) ist bekannt, dass durch die Belüftung von Nährlösung mit CO₂ (Buchweizen-)Pflanzen innerhalb weniger Stunden geschädigt werden und innerhalb weniger Tage vollkommen absterben. Auch KNIGHT (1924) fand in einem gleichen Experiment mit Mais eine bessere (inverse) Korrelation des Wurzelwachstums mit dem CO₂-Gehalt der Nährlösung als mit dem Sauerstoffgehalt. Möglicherweise beruht die wachstumshemmende Wirkung der H₂O₂-Belüftung nicht (nur) auf einer Peroxidtoxizität, sondern auch auf einer Anreicherung von CO₂.

Trotz einfacher Handhabung des Peroxids (einfach in das Düngesystem zu injizieren und billig), ist die chemische Belüftung noch nicht technisch ausgereift. Hierfür sind weitere Untersuchungen mit optimierter Applikation (niedrigere Konzentration, kontinuierliche Verabreichung auch nachts) erforderlich. Bis heute ist die Belüftung mit Druckluft noch immer am effektivsten und sichersten.

6.6 Alternative Möglichkeiten zur Minimierung von Sauerstoffmangelschäden

Um die schädigenden Auswirkungen von Staunässebedingungen möglichst zu minimieren, gibt es neben den in dieser Arbeit untersuchten Belüftungsmethoden weitere Möglichkeiten:

Züchtung toleranter Sorten

Vielfach haben Pflanzenzüchter zugunsten höherer Erträge die letzten Reste einer einstmals bei Wildformen vorhandenen Resistenz gegen Staunässe weggezüchtet, oder er hat es versäumt, solche Eigenschaften einzukreuzen (BRÄNDLE 1996).

Pflanzenindikatoren für (Sauerstoff-)Stress

Der Heterogenität des Bodens steht die bisher noch kaum untersuchte und wahrscheinlich unterschätzte Kompensationsfähigkeit der Pflanzen gegenüber. Aufgrund dieser sehr häufig beträchtlichen Variabilität wäre ein Pflanzenindikator für (Sauerstoff-)Stress aussagekräftiger als die Bestimmung des absoluten Sauerstoffgehalts oder des Redoxpotentials im Boden. Durch die Ermittlung des N/Mn- und des N/Fe-Verhältnisses konnten die Belüftungsverhältnisse sowohl im Freiland als auch in Töpfen gut wiedergegeben werden (LABUDA et al. 1991). Obwohl diese Methode den Vorteil hat, den direkten Stressstatus der Pflanze zu bestimmen, ist sie destruktiv und kann nicht über längere Zeiträume zur Überwachung eingesetzt werden.

Lichtabhängige Zusatzbelüftung

Der Sauerstoffbedarf ist stark lichtabhängig, da O₂ hauptsächlich für die oxidative Phosphorylierung benötigt wird. An lichtarmen Tagen kann der Sauerstoffverbrauch um bis zu

67 % sinken (MORARD und SILVESTRE 1996). Auch GISLERØD und KEMPTON (1983) beschrieben den niedrigsten Sauerstoffgehalt in der Nährlösung von Gurken am Nachmittag, wenn die Einstrahlung am höchsten war. Prinzipiell war der Sauerstoffgehalt in der Nährlösung an sonnigen Nachmittagen immer für mehrere Stunden sehr niedrig. Eine lichtgesteuerte Bewässerung ist heute keine Seltenheit mehr. Dies würde sich auch für eine Zusatzbelüftung anbieten, um einen temporär hohen Sauerstoffbedarf zu decken.

NO₃-Düngung

Dem Stickstoffstatus der Pflanze wird aus drei Gründen große Aufmerksamkeit geschenkt:

1. ist es der von der Pflanze in größten Mengen benötigte anorganische Nährstoff
2. wird er in der Pflanze leicht transportiert und
3. ist er in anaeroben Böden sehr instabil (DREW 1988).

Durch die Zugabe von Stickstoff während oder nach Staunässebedingungen konnte bereits vielfach das Pflanzenwachstum verbessert bzw. das Überleben verlängert werden (SHALHEVET und 1958, VAN HOORN 1958, CLINE und ERICKSON 1959, WILLHITE et al. 1965, BELFORD 1981, HODGSON 1982, CANNELL et al. 1980, BUTTERY 1987, BERTANI und REGGIANI 1990). Dies liegt an der Eignung von Stickstoff als alternativer Elektronenakzeptor sowohl **in** der Wurzel (Nitratatmung) als auch im Boden: die Reduktion von NO₃ zu Glutamat verbraucht insgesamt 10 Elektronen. Dadurch wird das Redoxpotential im Boden angehoben und die zusätzlich zum Sauerstoffmangel schädigenden Bedingungen eines reduzierten Bodens vermindert bzw. verzögert (PONNAMPERUMA 1972). Die Verbesserung der Pflanzenstressreaktion durch N-Düngung ist jedoch nur von kurzer Dauer. Sie kann manchmal eine Alternative zu teuren Drainageplänen sein, vor allem bei kurzzeitigen Flutungen wertvoller Kulturen (DREW 1988).

Blattspritzungen mit Cytokinin (da die Cytokinin-Bildung in der Wurzel bei Anoxia unterbunden ist) konnten zwar die hemmenden Auswirkungen auf die photosynthetische Aktivität teilweise umkehren (BRADFORD 1983) und verzögerten die Blattseneszenz, führten aber zu stärkerer Vertrocknung der Pflanzen (RAILTON und REID 1973, DREW et al. 1979). Sie wirken auch nicht bei allen Pflanzen gleich: während bei *Ricinus communis* (GADALLAH 1995) und Weizen (GADALLAH 1999) gute Effekte durch eine erhöhte Membranstabilität zu erzielen waren, konnte bei *Phaseolus* und *Populus* (NEUMAN et al. 1990) keine Verbesserung bei Sauerstoffmangel erreicht werden. Möglicherweise liegt die Ursache dieser widersprüchlichen Ergebnisse in einer unterschiedlich langen Flutungsdauer: *Ricinus* und Weizen standen mehrere Tage unter Stress, *Phaseolus* und *Populus* lediglich für 24 h.

Blattspritzungen mit Cytokinin + Gibberelinsäure konnten die nachteiligen Auswirkungen schlechter Wurzelraumbelüftung auf das Blatt- und Stammwachstum nur bedingt abmildern (JACKSON und CAMPBELL 1979).

Blattspritzungen oder Wurzelbehandlungen mit ABA verbesserten bei Tabakpflanzen den Blattwiderstand bei Sauerstoffmangel der Wurzeln (BOUSSIBA et al. 1975).

Antioxidantien

Exogen angebotene Antioxidantien vermindern bei Kartoffelscheibchen oder Keimlingen der Kichererbse die Lipidperoxidation signifikant (BRÄNDLE 1996).

Zugabe exogener Zucker

Obwohl XIA et al. (1995) bei abgeschnittenen Maiswurzelspitzen einen hohen ATP-Gehalt als nicht essentiell für das Überleben akklimatisierter Wurzelspitzen bei Anoxia erachteten, bewirkte die Zugabe von Glucose bei Kürbis- und Reispflanzen eine Aufrechterhaltung der Zellstruktur für bis zu 72 – 96 h bei Anoxia (VARTAPETIAN 1977) und verlängerte das Überleben von Tabakpflanzen (TADEGE et al. 1998). Durch die Zugabe von Saccharose (nicht jedoch Glucose oder Fructose) konnte das Überleben von Tomatenpflanzen bei Anoxia von 10 h auf 36 h gesteigert werden (GERMAIN et al. 1997). Exogen angebotene Zucker vermögen das Überleben zu verlängern (BRÄNDLE 1996).

Dies verdeutlicht die wichtige Rolle der C-Verbindungen bei der Anpassung der Wurzeln an Sauerstoffmangel. Der schnelle Abbau der Zellstrukturen bei Anoxia ist eher das Ergebnis der Erschöpfung der C-Reserven als von Sauerstoffmangel oder Vergiftung durch toxische Produkte des anaeroben Metabolismus (VARTAPETIAN et al. 1978). Sauerstoffmangel verändert nicht nur die Abbauwege der Atmungssubstrate beträchtlich, sondern erhöht auch merklich den Verbrauch organischer Substanzen in den Wurzelzellen. Eine gesteigerte Glykolyserate (Pasteur-Effekt) in einer anaeroben Umgebung führt letztendlich zu einer Erschöpfung der verwertbaren organischen Verbindungen in den Wurzelzellen. Zusätzlich wird diese Situation bei Wurzelanaerobiose durch den fast vollständig unterbundenen Transport organischer Verbindungen aus den Blättern in die Wurzeln verschärft (NURITDINOV und VARTAPETIAN 1976). Unter Sauerstoffmangel leidende Wurzeln müssen deshalb nicht nur mit Sauerstoff, sondern auch mit Assimilaten grüner Pflanzenteile versorgt werden (VARTAPETIAN 1977).

7. Schlussfolgerungen

In den Versuchen 1 und 2 wurde die enorme Variabilität des Sauerstoffgehalts auch in einem vermeintlich homogenen Boden veranschaulicht. Die erstmals gemessenen absoluten Sauerstoffverläufe gaben Aufschluss über die große Bandbreite an Mikroklimata in Böden, welche auch bei Flutung unterschiedlich reagierten. Mit der vollständigen Drainage eines Substrates ist noch nicht gewährleistet, dass unmittelbar danach die Sauerstoffversorgung in allen Poren des Substrates wieder ausreichend für das dortige Wurzelwachstum ist. Der Grad der Variabilität wurde durch Bepflanzung noch erhöht, da sowohl durch die Pflanzenwurzeln, als auch durch die umgebende Mikroflora der Rhizosphäre weitere Sauerstoffverbraucher in den Boden eingebracht wurden. Bedingt durch die sehr langsame Diffusion von Sauerstoff in (Boden-)wasser führte dies zu enormen Sauerstoffgradienten im Boden. Die Messergebnisse legen die Komplexität der Vorgänge im Boden dar und die Schwierigkeit, genaue Prognosen bezüglich des Sauerstoffgehalts zu treffen.

Die stark variierende Empfindlichkeit auf Sauerstoffmangel bei Gemüsearten in Versuch 3 verdeutlicht, dass bei Sauerstoffmangel viele weitere Faktoren entscheidend für das Pflanzenwachstum und den Ertrag sind und es sehr wichtig ist, die Pflanze immer in dem sie umgebendem System zu betrachten. Neben der ständig variierenden Toleranz der Pflanzen gegenüber Staunässe, abhängig von Sorte, Alter, Krankheits- und Schädlingsdruck, physiologischem Stadium, Ernährungsstatus, Dauer und Art der staunassen Bedingungen, Substratzusammensetzung etc., spielen auch die Nährstoffverfügbarkeit sowie der Grad an pflanzentoxischen reduzierenden Substanzen im Boden eine große Rolle. Aufgrund dieser Vielzahl an beeinflussenden Faktoren und der daraus folgenden Anpassungsstrategien ist eine Benennung der absoluten Reihenfolge bezüglich der Empfindlichkeit auf Sauerstoffmangel nur jeweils für einen bestimmten Bodentyp, eine bestimmte Pflanzenart in einem bestimmten Alter und mit einer bestimmten Ernährung möglich.

Für eine optimale Belüftung mit H_2O_2 (Versuche 5 und 6) sollten die Bewässerungsintervalle an die Abbaurate des Peroxids im Boden angepasst werden, um zu große Amplituden zu vermeiden. Neben dem variablen Sauerstoffbedarf der Pflanzen und der Bodenmikroorganismen ist der Abbau von H_2O_2 im Boden eine weitere unbekannt Variable. Um einem oxidativen Abbau des Substrates vorzubeugen, sollte das Peroxid so niedrig konzentriert, so häufig und so nah an den Wurzeln wie möglich angewandt werden.

In den Versuchen 7 bis 9 war die Bewertung der verschiedenen Belüftungsmethoden (Belüftung mit AirJector, H_2O_2 und Druckluft) auf die Pflanzen nicht möglich, da die Versuchspflanzen den stressenden Bedingungen im Wurzelraum durch starke Adventivwurzelbildung ausweichen konnten. Hinsichtlich der Sauerstofffreisetzung zeigte die Belüftung mit H_2O_2 die besten Ergebnisse, jedoch mit den Nachteilen des Substratabbaus, der Schädigung der Wurzeln in

unmittelbarer Nähe der Tropfer und des unberechenbaren H_2O_2 -Abbaus. Obwohl durch Peroxide Stress während und nach einer Flutung bis zu einem begrenzten Grad vermindert werden können (s. Kapitel 5.4), sind unter Optimalbedingungen mitunter keine Wachstums- oder Ertragssteigerung möglich, sondern erst bei akutem Sauerstoffmangel. Außerdem reagieren nicht alle Kulturpflanzen gleich auf Peroxidbelüftung.

Prinzipiell wäre eine Sauerstoffanreicherung mit eingewirbelter Luft im Gießwasser die einfachste und effizienteste Art der Bodenbelüftung, da kein zusätzlicher Aufwand durch die Verlegung von Druckluftschläuchen oder –kompressoren, und auch keine Toxizität wie bei den Peroxiden zu befürchten ist.

Der Erfolg einer Belüftungs- als auch Bewässerungsmethode misst sich vor allen Dingen daran, inwieweit der Ertrag gesteigert werden kann. Da Pflanzen auf verschiedene Belüftungsmethoden höchst unterschiedlich reagieren und es trotz eines gesteigerten Wurzel- und Sproßwachstums nicht immer zu einer Ertragssteigerung kommt, muß für jede Art in dem ihr eigenen Anbausystem die pflanzenphysiologisch und auch ökonomisch optimale Belüftungsmethode ermittelt werden.

Sauerstoffmangel im geschützten Anbau wird oft überschätzt. Es gibt zwei Fälle, in denen eine Belüftung notwendig und ratsam scheint:

- a) wenn die Kulturdauer mehr als 3 Monate übersteigt und
- b) bei auf Sauerstoffmangel empfindlichen Arten wie z.B. Paprika oder Bohnen.

In den Versuchen 10 bis 14 zeigte sich die Belüftung mit H_2O_2 in Nährlösung aufgrund fehlender Bodenkatalasen noch komplexer als in einem organischen Substrat. Trotz einfacher Handhabung des Peroxids ist die chemische Belüftung noch nicht technisch ausgereift. Bis heute ist in Nährlösungskulturen die Belüftung mit Druckluft noch immer am effektivsten und sichersten.

Bis heute hat sich an folgendem Zitat von ALLISON und SHIVE (1923) nicht viel geändert:

"Auf der Basis unseres derzeitigen Wissens ist es unmöglich, die optimalen Bedingungen bezüglich der Sauerstoffbedürfnisse für Pflanzen im Allgemeinen zu spezifizieren, da diese Bedürfnisse zwischen den Pflanzenarten und sogar zwischen den Sorten sehr variieren. Es sollte jedoch durchaus möglich sein, durch wissenschaftliche Forschung die optimalen Bedingungen bezüglich der Sauerstoffbedürfnisse für eine spezielle Pflanzenart in einem definierten Nährmedium unter kontrollierten Bedingungen zu benennen."

Durch die außerordentliche Komplexität der Sauerstoffdynamik im Boden, dem stets schwankenden Sauerstoffbedarf der bodenbürtigen Mikroorganismen und der Pflanzen selbst, ist es nicht möglich, die Sauerstoffbedürfnisse für Pflanzen im Allgemeinen zu benennen. Es ist nur

möglich, den Sauerstoffbedarf einer bestimmten Pflanze in einem bestimmten Alter in einem bestimmten Anbausystem zu bestimmen. Unser heutiger Wissensstand setzt sich aus diesen vielen kleinen Einzelergebnissen zusammen, die sich durchaus aufgrund kleiner Abänderungen der Sorte, des Alters oder bei der Kultivierung widersprechen können. Die *in-situ*-Vorgänge an der Wurzel sind bisher nur in einem Bruchteil so ausführlich untersucht wie die Reaktionen des Sprosses. Nach wie vor sind die Wurzeln "the hidden half" der Pflanze.

Unglücklicherweise ist für die Beurteilung bzw. Untersuchung des Belüftungsstatus eines Bodens in all seiner Variabilität und Heterogenität mit der Sauerstoffelektrode eine Messmethodik am weitesten verbreitet, deren Werte selbst stark vom Aufbau der Elektrode und weiteren Faktoren abhängig sind. Ein Vergleich der Einzelergebnisse verschiedener Publikationen gestaltete sich bisher deshalb schwierig, wenn er nicht vollkommen unmöglich war. Mit den im Rahmen dieser Arbeit verwendeten neuentwickelten Sauerstoffoptoden war es erstmals möglich, über lange Zeiträume hinweg den absoluten Sauerstoffgehalt im Boden mit hoher Präzision zu verfolgen. Für vergleichende weiterführende Studien, auch im Hinblick auf die Ermittlung des Sauerstoffmindestbedarfs von Pflanzen, ist dies essentiell. Mit den in dieser Arbeit erstmals für mehrtägige Bodenmessungen verwendeten Sauerstoffoptoden ergeben sich für das Studium der Pflanze, der Vorgänge der Bodenflora als auch des Bodens selbst neue Möglichkeiten, höchst exakte und das System unbeeinflussende *in-situ*-Werte zu erhalten. Dadurch wird es möglich, den bisher aufgrund fehlender technischer Möglichkeiten noch wenig erforschten unterirdischen Teil der Pflanzen besser kennenzulernen.

8. Zusammenfassung

Im Zuge der Produktionsmaximierung wurden Anbausysteme entwickelt, die das Wurzelsystem reduzierten und Pflanzen über mehrere Monate in sehr wenig bis gar keinem Substrat kultivieren. Um Wassermangel entgegenzuwirken, wird in der Praxis häufig die doppelte Menge des täglichen Wasserbedarfs bewässert. Unter diesen nassen Bedingungen wird die Diffusion von Sauerstoff zum Wurzelsystem als der limitierende Faktor der Wurzelatmung, und damit für das Wachstum und die Entwicklung der Pflanze, angesehen. Durch Beeinträchtigung des Wurzelwachstums oder ihrer Funktion können unweigerlich auch das Pflanzenwachstum und schließlich der Ertrag in Mitleidenschaft gezogen werden.

In der vorliegenden Arbeit wurde mit neuentwickelten Sauerstoffoptoden erstmals eine Messtechnik angewandt, welche eine kontinuierliche Überwachung des absoluten Sauerstoffgehalts sowohl in der flüssigen als auch in der gasförmigen Bodenphase erlaubt, und dadurch eine objektive Vergleichbarkeit, wie sie in dieser Weise bisher im Gartenbau nicht möglich war. Durch eine hohe zeitliche und räumliche Auflösung konnte eine große Heterogenität des Sauerstoffgehalts in verschiedenen Substraten in unterschiedlichen Bodentiefen, das Wiederbelüftungsverhalten nach Flutung, der Eintrag von Sauerstoff durch das Gießwasser, als auch die Effizienz verschiedener Belüftungsmethoden in Substrat und Nährlösung exakt nachgewiesen werden.

In den ersten Versuchen wurde die enorme Variabilität des Sauerstoffgehalts auch in einem homogenen Boden demonstriert. Die erstmals gemessenen absoluten Sauerstoffverläufe gaben Aufschluss über die große Bandbreite an Mikroklimata in Böden, welche auch bei Flutung unterschiedlich reagierten. Mit der vollständigen Drainage eines Substrates ist noch nicht gewährleistet, dass unmittelbar danach die Sauerstoffversorgung in allen Poren des Substrates wieder ausreichend für das dortige Wurzelwachstum ist. Der Grad der Variabilität wurde durch Bepflanzung noch erhöht, da sowohl durch die Pflanzenwurzeln, als auch durch die umgebende Mikroflora der Rhizosphäre weitere Sauerstoffverbraucher in den Boden eingebracht wurden. Bedingt durch die sehr langsame Diffusion von Sauerstoff in (Boden-)wasser führte dies zu enormen Sauerstoffgradienten im Boden. Die Messergebnisse legen die Komplexität der Vorgänge im Boden dar und die Schwierigkeit, genaue Prognosen bezüglich des Sauerstoffgehalts zu treffen.

Zwischen den verschiedenen Pflanzenarten gibt es beträchtliche Unterschiede bezüglich des Sauerstoffbedarfs und der Empfindlichkeit auf Sauerstoffmangel im Wurzelbereich. In einem dreitägigen Flutungsversuch mit anschließender dreitägiger Drainage in einem mit Kompost aufgedüngten mineralischen Unterboden, bepflanzt mit Gurken, Tomaten, Zucchini, Blumenkohl, Chinakohl, Spinat bzw. Bohnen zeigten die Tomatenpflanzen die schnellste und intensivste Welkereaktion, gefolgt von Blumenkohl und Spinat.

Viele der Probleme überbewässerter Böden können durch die Verabreichung adäquater Sauerstoffmengen in das Bodenwasser unmittelbar nach der Bewässerung überwunden werden. In einem zweijährigem Gewächshausversuch mit Tomaten in einem organischen Substrat wurde

die Wirksamkeit der Belüftung mit einem Venturiinjektor (AirJector[®], Mazzei, USA), zwei H₂O₂-Konzentrationen (0,1 und 0,2 %) und mit Druckluft durch perforierte Gummischläuche (*Porous Pipes*[®]) untersucht. Die Belüftung mit AirJector und H₂O₂ wurde durch die oberirdisch und in 10 cm Tiefe verlegten Bewässerungsschläuche appliziert, die *Porous Pipes* wurden separat in 15 cm Tiefe verlegt und nur für die Belüftung verwendet. Der Sauerstoffgehalt konnte in den einzelnen Bodenschichten durch die Belüftung mit H₂O₂ und Druckluft (durch *porous pipes*) gesteigert werden. Am stärksten war dieser Effekt durch Verwendung von H₂O₂, allerdings nur in unmittelbarer Nähe zur Tropfstelle (5 und 10 cm Tiefe). Mit dem AirJector ließen sich in keiner Bodentiefe Sauerstoffsteigerungen erreichen, die sich von den Kontrollvarianten unterschieden hätten. Eine Beurteilung der Wirkung der Belüftungsmethoden auf die Pflanzen ist nur bedingt möglich, da die Tomatenpflanzen durch intensives Adventivwurzelwachstum den stressenden Bedingungen im Wurzelbereich ausweichen konnten. Obwohl die Saugspannung im Substrat selten 30 hPa überschritt und das Substrat demzufolge sehr feucht war, war den Pflanzen äußerlich keinerlei Stress anzumerken. Jedoch erreichten in zwei der insgesamt drei Versuche die Belüftungsvarianten 0,2 % H₂O₂ und die *Porous Pipes* einen signifikant höheren Ertrag als die normalbewässerte und unbelüftete Kontrolle (Versuch 8), bzw. als die AirJectorbelüftung (Versuch 9). Bei den pflanzenphysiologischen Messungen des Stressgrades der Pflanzen ergab sich kein eindeutiges Bild. Auch bei der Ermittlung des Durchwurzelungsgrades war das Ergebnis aufgrund der großen Streuung nicht eindeutig.

Prinzipiell wäre eine Sauerstoffanreicherung mit eingewirbelter Luft ins Gießwasser durch einen Venturiinjektor, sofern sie zu einer signifikanten Steigerung des Sauerstoffgehalts des Gießwassers führt, die einfachste und effizienteste Art der Bodenbelüftung, da kein zusätzlicher Aufwand durch die Verlegung von Druckluftschläuchen oder –kompressoren und auch keine Toxizität wie bei den Peroxiden zu befürchten ist.

Peroxide können O₂-Mangel-Stress während und nach einer Flutung bis zu einem begrenzten Grad vermindern, haben jedoch ein unkalkulierbares Dissoziations- und Reaktionsverhalten. Neben dem variablen Sauerstoffbedarf der Pflanzen und der Bodenmikroorganismen ist der Abbau von H₂O₂ im Boden eine weitere unbekannte Variable. Unter Optimalbedingungen sind mitunter keine Wachstums- oder Ertragssteigerung möglich, sondern erst bei akutem Sauerstoffmangel. Hinsichtlich der Sauerstofffreisetzung zeigte die Belüftung mit H₂O₂ die besten Ergebnisse, jedoch mit den Nachteilen des Substratabbaus, der Schädigung der Wurzeln in unmittelbarer Nähe der Tropfer und des unberechenbaren H₂O₂-Abbaus. Für eine optimale Belüftung mit H₂O₂ sollten die Bewässerungsintervalle an die Abbauraten des Peroxids im Boden angepasst werden, um zu große Amplituden zu vermeiden. Um einem oxidativen Abbau des Substrates vorzubeugen, sollte das Peroxid so niedrig konzentriert, so häufig und so nah an den Wurzeln wie möglich angewandt werden. Nicht alle Kulturpflanzen reagieren gleich auf Peroxidbelüftung. Möglicherweise beruht der bessere Effekt von H₂O₂ auf den Ertrag bei wenigen Gaben auch auf einer antimikrobiellen Wirkung.

Die Belüftung mit Druckluft durch *Porous Pipes* brachte zwar einen signifikanten Ertragsanstieg, für die praktische Anwendung empfiehlt sich diese Art der Belüftung kaum, da

der Aufwand der Verlegung und der Bereitstellung von Druckluft sehr hoch und die Auswirkungen auf den Ertrag in keinem günstigen Verhältnis dazu stehen.

Der Erfolg einer Belüftungs- als auch Bewässerungsmethode misst sich vor allen Dingen daran, inwieweit der Ertrag gesteigert werden kann. Da Pflanzen auf verschiedene Belüftungsmethoden höchst unterschiedlich reagieren und es trotz eines gesteigerten Wurzel- und Sproßwachstums nicht immer zu einer Ertragssteigerung kommt, muß für jede Art in dem ihr eigenen Anbausystem die pflanzenphysiologisch und auch ökonomisch optimale Belüftungsmethode ermittelt werden.

Sauerstoffmangel im geschützten Anbau wird oft überschätzt. Es gibt zwei Fälle, in denen eine Belüftung notwendig und ratsam scheint:

- c) wenn die Kulturdauer mehr als 3 Monate übersteigt und
- d) bei auf Sauerstoffmangel empfindlichen Arten wie z.B. Paprika oder Bohnen.

In einer Serie von Nährlösungsversuchen mit Zucchini, Gurken, Paprika, Bohnen und Chinakohl wurde die Belüftung mit normaler Umgebungsluft und mit H_2O_2 (0,00136 % in der Nährlösung) verglichen. Ohne die reaktive Wirkung vorhandener organischer Substanz mit den enthaltenen Peroxidasen und Katalasen war die Wirkung von H_2O_2 schneller und stärker. Obwohl durch H_2O_2 der Sauerstoffgehalt in der Nährlösung auf mitunter über 100 % angereichert werden konnte, hatten die mit Druckluft belüfteten Pflanzen bei Zucchini, Gurken, Paprika und Bohnen ein stärkeres Wurzel- und Sproßwachstum und gesünderes Aussehen. Gründe für das allgemein schlechtere Wurzelwachstum in den H_2O_2 -belüfteten Varianten können in einem nicht ausreichendem Sauerstoffgehalt in der Nährlösung (technisch bedingter Rückgang der O_2 -Konzentration auf 0 % in der Nacht), einer hemmenden Wirkung des H_2O_2 auf die (Adventiv)-Wurzelbildung als auch an einer CO_2 -Toxizität liegen. Trotz einfacher Handhabung des Peroxids (einfach in das Düngesystem zu injizieren und billig), ist die chemische Belüftung pflanzenbaulich noch nicht ausgereift. Hierfür sind weitere Untersuchungen mit optimierter Applikation (niedrigere Konzentration, kontinuierliche Verabreichung auch nachts) erforderlich. Bis heute ist in der Hydroponik die Belüftung mit Druckluft noch immer am effektivsten und sichersten.

Durch die außerordentliche Komplexität der Sauerstoffdynamik im Boden, dem stets schwankenden Sauerstoffbedarf der bodenbürtigen Mikroorganismen und der Pflanzen selbst, ist es nicht möglich, die Sauerstoffbedürfnisse für Pflanzen im Allgemeinen zu benennen. Es ist nur möglich, den Sauerstoffbedarf einer bestimmten Pflanze in einem bestimmten Alter in einem bestimmten Anbausystem zu bestimmen. Unser heutiger Wissensstand setzt sich aus vielen kleinen Einzelergebnissen zusammen, die sich durchaus aufgrund kleiner Abänderungen der Sorte, des Alters oder bei der Kultivierung widersprechen können. Die *in-situ*-Vorgänge an der Wurzel sind bisher nur zu einem Bruchteil so ausführlich untersucht wie die Reaktionen des Sprosses. Nach wie vor sind die Wurzeln "the hidden half" der Pflanze.

9. Summary

In the course of maximisation of horticultural production, cultivation systems have been developed which steadily reduced plants root volume, and which cultivate plants in very small volumes of substrate or even in no substrate at all. To prevent watershortage, in practice often more than twice the daily required amount of water is irrigated. Under these wet conditions diffusion of oxygen to the root system is considered as a limiting factor for root respiration, and hence for growth and development of the whole plant. Affection of root growth and functions can inevitably lead to reduced plant growth and eventually reduced yield.

In the presented thesis, a new measuring technique has been used by means of newly developed oxygen optodes, which allow continuous monitoring of the absolute oxygen content as well in liquid as in solid soil phases. By this an objective comparability is achieved, which in this way in horticulture was not possible so far. Due to high temporal and spatial resolution of the optodes it was possible to exactly detect a high heterogeneity of the oxygen content in variable substrates in variable depths, the re-aeration performance after flooding, insertion of oxygen to the soil through irrigation water and the efficiency of several aeration methods in substrates and nutrient solution.

In the first experiments the enormous variability of the oxygen content even in a homogenous soil was demonstrated. The oxygen courses measured for the first time gave information about the huge spectrum of different microclimates in soils, which react differently during flooding, too. After complete drainage of a soil it is not warranted that oxygen supply in all soil pores is immediately adequate for root growth. The degree of variability was further increased by vegetation, because both plant roots as well as the surrounding microflora of the rhizosphere act as additional oxygen consumers. Due to the very slow diffusion of oxygen into water this leads to enormous oxygen gradients within the soil solution. Results show the intricacy of soil activity and the difficulty to give accurate prognoses in terms of oxygen content.

There are considerable varieties between plant species in their oxygen demand and sensitivity to oxygen deprivation of the root system. In a pot experiment with three days of flooding and with subsequent three days of drainage of a fertilized subsoil planted with cucumber, tomatoes, zucchini, cauliflower, chinese cabbage, spinach and beans, respectively, tomato plants showed the most rapid and intense wilting reaction, followed by cauliflower and spinach.

Many of the problems of overirrigated soils can be overcome by supplying adequate amounts of oxygen to the soil solution immediately after irrigation. In a two year greenhouse experiment with tomato in an organic substrate the efficacy of aeration with a venturi-injector (AirJector[®], Mazzei, USA), with two concentrations of H₂O₂ (0,1 and 0,2 %) and with pressurized air through perforated rubber pipes (*porous pipes*) were investigated. Aeration with the AirJector and H₂O₂ was applied through overground and 10 cm deep placed drip tapes for fertigation. Porous pipes were placed in 15 cm depth and used for aeration only. It was possible to increase the oxygen content of the soil using H₂O₂ or pressurized air (*porous pipes*) – aeration. The strongest effect

was by means of H_2O_2 , however, only in proximate distance to the emitters (5 and 10 cm depth). No increase of the oxygen content in any depth could be achieved with the AirJector. Plant reaction to the aeration methods can only be evaluated to a limited extent as tomato plants were able to evade the stressing conditions of the root system by developing adventitious roots in abundance. Although water tension in the substrate rarely exceeded 30 hPa and therefore the substrate was very moist, the tomato plants did not show any visible stress symptoms at all. However, in two out of three experiments aeration treatments of 0,2 % H_2O_2 and pressurized air (*porous pipes*) reached significantly higher yields compared to the normally irrigated and non-aerated control and to the AirJector aeration treatment, respectively. There were no precise results of the physiological stress measurements of the plants. Because of high variation it was not possible to obtain definite results of the rooting, either.

In principle, aeration by jumbling air with irrigation water would be the most simple and efficient way of soil aeration, assumed that it manages to rise oxygen contents in the soil solution, as there is no additional cost for laying extra tapes for pressurized air or for air compressors, nor any toxicity as to deal with when using peroxides.

Peroxides can lessen oxygen deprivation stress during and after flooding to a certain degree, but have incalculable dissociation as well as reaction characteristics. In addition to the variable oxygen demand of plants and soil microorganisms, degradation of H_2O_2 in soil is another unknown variable. With optimum growing conditions sometimes it is not possible to achieve any rise in growth or yield with aeration, not until acute oxygen deficiency occurs. With regard to oxygen release, aeration with H_2O_2 was the most effective, however had the disadvantages of substrate decomposition, damage of roots in close proximity of drip emitters and unpredictable H_2O_2 dissociation. For optimal aeration with H_2O_2 irrigation intervals should be adjusted to the rate of dissociation of the peroxide in the soil to avoid too high concentration amplitudes of the peroxide. To prevent oxidative decomposition of the substrate peroxides should be applied as low concentrated, as often and as near to the roots as possible. Not all plant species react to peroxide aeration in the same way. Possibly the beneficial effect of H_2O_2 when administered only a few times is also due to its antimicrobial virtue.

Aeration with pressurized air through *porous pipes* lead to a significant rise in yield. However this way of aeration is not adviseable for commercial use, as investment for laying pipes and supply of pressurized air is very high and does not outweigh the beneficial yield effects. The success of any aeration method is mainly matched with its ability to rise yield. Plant species react very differently to different aeration methods, and despite enhanced root and shoot growth there's not always a rise in yield. Therefore, it is necessary to individually establish the optimum physiological as well as economical aeration method for each plant species in its own cultivation system.

Oxygen deficiency in protected cultivation is often overestimated. However, there are two occasions adviseable for aeration:

- a) when plants are cultivated for more than three months and
- b) during cultivation of plants sensitive to oxygen deficiency, like bell pepper or beans.

In a set of experiments in nutrient solution with zucchini, cucumber, bell pepper, beans and chinese cabbage, aeration with normal air and with H_2O_2 (0,00136 % in the nutrient solution) was compared. Without the reactive impact of organic substance with its inherent peroxidases and catalases, the effect of H_2O_2 in nutrient solution on plant roots was faster and stronger. Although oxygen content in the nutrient solution could sometimes be raised to more than 100 % O_2 with H_2O_2 aeration, root and shoot growth of zucchini, cucumber, bell pepper and bean plants was better in the normal-air-treatment and generally the plants looked healthier. Possible explanations for poor root growth in H_2O_2 -aerated treatments can be an insufficient oxygen content of the nutrient solution (due to technical reasons oxygen content dropped to 0 % during the night), an inhibiting effect of H_2O_2 on the induction of adventitious roots or CO_2 -toxicity in the nutrient solution. Despite easy handling of the peroxide (easy to inject into the fertigation system and cheap), chemical aeration in hydroponic cultivation still is not physiologically mature. To achieve this aim further research with optimized application (lower concentration, continuous application during the night, too) is necessary. Presently, aeration with pressurized (ambient) air is still the most effective and secure in hydroponics.

As a result of the extraordinary complexity of the oxygen dynamic in the soil, constantly changing oxygen demand of soilborn microorganisms and the plants themselves, it is not possible to specify the oxygen demand of plants in general. The only thing possible so far is to specify the oxygen demand of a certain plant in a certain age in a certain cultivation system. Our present knowledge consists of many small single results, which are sometimes contradictory due to small differences in variety, age or cultivation. *In situ* processes of the roots are investigated only at a fraction of the studies on processes of the shoot. Still, roots remain the hidden half of the plant.

10. Literatur

1. Adhikari RR, Paje MM 1992: Adaptional response of cauliflower cultivars to rain-simulated excess water. In: Adaption of food crops to temperature and water stress. Kuo CG (ed.), Asian Vegetable Research and Development Center, 399-405.
2. Ainsworth SJ 1989: Hydrogen peroxide user look to new markets for growth. *Civ Eng (NY)* 67, 16-16.
3. Albrecht G, Wiedenroth EM 1994: Protection against activated oxygen following re-aeration of hypoxically pretreated wheat roots. The response to the glutathione system. *J Exp Bot* 45, 449-455.
4. Allison RV, Shive JW 1923: Studies on the relation of aeration and continuous renewal of nutrient solution to the growth of soybeans in artificial culture. *Amer J Bot* 10, 554-566.
5. André M, Massimino D, Daguene A 1978: Daily patterns under the life cycle of a maize crop. II. Mineral nutrition, root respiration and root excretion. *Physiol Plant* 44, 197-204.
6. Armstrong W 1964: Oxygen diffusion from the roots of some British bog plants. *Nature* 204, 801.
7. Armstrong W 1967: The relationship between oxidation-reduction potentials and oxygen diffusion levels in some waterlogged organic soils. *J Soil Sci* 18, 27-34.
8. Armstrong W 1971: Radial oxygen losses from intact rice roots as affected by distance from the apex, respiration and waterlogging. *Physiol Plant* 25, 192-197.
9. Armstrong W 1978: Root aeration in the wetland condition. In: Plant life in anaerobic environments. Hook DD, Crawford RMM (eds.), Ann Arbor Science, Mich., USA, 269-297.
10. Armstrong W 1979: Aeration in higher plants. *Adv Bot Res* 7, 225-331.
11. Armstrong J, Armstrong W 1988: *Phragmites australis* – a preliminary study of soil-oxidizing sites and internal gas transport pathways. *New Phytol* 108, 373-382.
12. Armstrong W, Gaynard TJ 1976: The critical oxygen pressures for respiration in intact plants. *Physiol Plant* 37, 200-206.
13. Armstrong W, Justin SHFW, Beckett PM, Lythe S 1991: Root adaption to soil waterlogging. *Aquat Bot* 39, 57-73.
14. Arrington LB, Shive JW 1936: Oxygen and carbon dioxide content of culture solutions in relation to cation and anion nitrogen absorption by tomato plants. *Soil Sci* 42, 341-357.
15. Babiuk LA, Paul EA 1970: The use of fluorescein isothiocyanate in the determination of the bacterial biomass of grassland soil. *Can J Microbiol* 16, 57-62.
16. Bacanamwo M, Purcell LC 1998: Soybean dry matter and N accumulation responses to flooding stress, N sources and hypoxia. *J Exp Bot* 50 (334), 689-696.

17. Bar-Yosef B, Stammers C, Sagiv B 1980: Growth of trickle irrigated tomato as related to rooting volume and uptake of N and water. *Agron J* 72, 815-822.
18. Belford RK 1981: Response of winter wheat to prolonged waterlogging under outdoor conditions. *J Agric Sci Camb* 97, 557-568.
19. Barber DA, Martin JK 1976: The release of organic substances by cereal roots in the soil. *New Phytol* 76, 69-80.
20. Bergman HF 1920: The relation of aeration to the growth and activity of roots and its influence on the ecesis of plants in swamps. *Ann Bot* 34, 13-33.
21. Bergmann H, Lippmann B, Leinhos V, Tiroke S, Machelett B 1999: Activation of stress resistance in plants and consequences for product quality. *J App Bot* 73, 153-161.
22. Berry LJ, Norris WE 1949: Studies of onion root respiration. I. Velocity of oxygen consumption in different segments of root at different temperatures as a function of partial pressure of oxygen. *Biochem Biophys Acta* 3 (4), 593 - 606
23. Bertani A, Reggiani R 1990: Anaerobic metabolism in rice roots. In: *Plant life under oxygen deprivation*. Jackson MB, Davies DD, Lambers H (eds.), SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 187-199.
24. Bhattarai SP, Huber S, Midmore DJ 2004: Aerated subsurface irrigation water gives growth and yield benefits to zucchini, vegetable soybean and cotton in heavy clay soils. *Ann Appl Biol* 144, 285-298.
25. Biemelt S, Keetman U, Albrecht G 1998: Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. *Plant Physiol* 116, 651-658.
26. Birkle DE, Letey J, Stolzy LH, Szuszkiewicz TE 1964: Measurement of oxygen diffusion rates with the platinum microelectrode. II. Factors influencing the measurements. *Hilgardia* 35, 555-566.
27. Blackwell PS 1983: Measurements of aeration in waterlogged soils: Some improvements of techniques and their application to experiments using lysimeters. *J Soil Sci* 34, 271-285.
28. Blackwell PS, Wells EA 1983: Limiting oxygen flux densities for oat root extension. *Plant Soil* 73, 129-139.
29. Blom CWPM, Voeselek LACJ, van der Sman AJM 1993: Responses to total submergence in tolerant and intolerant riverside species. In: *Interacting stresses on plants in a changing climate*. Jackson MB, Black CR (eds.), Springer-Verlag, 243-266.
30. Boicourt AW, Allen RC 1941: Effect of aeration on growth of hybrid tea roses. *Am Soc Hort Sci* 39: 423-425.
31. Bohne H, Günther C 1997: Physical properties of peat determined with different methods. *Acta Hort* 450, 271-276.

32. Bohne H, Kremer P, Wrede A 1998: Physikalische Substrateigenschaften messen, interpretieren, umsetzen. *Taspo Magazin* 25 (2), 33-35.
33. Borg DC, Schaich KM, Forman A 1984: Autoxidation cytology: Is there metalindependent formation of oxygen radicals? Are there "crypto-hydrocyl" radicals? In: *Oxygen radicals in chemistry and biology*. Bors W, Saraich M, Tait D (eds.), Walter de Gruyter, Berlin, 123-128.
34. Boussiba S, Rikin A, Richmond AE 1975: The role of abscisic acid in cross-adaption of tobacco plants. *Plant Physiol* 56, 337-339.
35. Boussingault, Lévy 1853: Mémoire sur la composition de l'air confiné dans la terre végétale. *Ann Chim Phys* 37, 5-50.
36. Bousqué I 1992: Les mécanismes et les conséquences de l' asphyxie racinaire. *Perspec Agric* 175, 116-122.
37. Bowen GD, Rovira AD 1976: Microbial colonization of plant roots. *Ann Rev Phytopathol* 14, 121-144.
38. Bowen PA 1983: The effect of oxygen fumigation of sawdust medium on the yield and yield-components of greenhouse cucumbers. *Sci Hort* 20: 131-136.
39. Bowler C, Van Montagu M, Inzé D 1992: Superoxide dismutase and stress tolerance. *Ann Rev Plant Physiol* 43, 83-116.
40. Boynton D, Reuther W 1938: A way of sampling soil gases in dense subsoils and some of its advantages and limitations. *Soil Sci Soc Am J* 3, 37-42.
41. Bradford KJ 1983: Involvement of plant growth substances in the alteration of leaf exchange of flooded tomato plants. *Plant Physiol* 73, 480-483.
42. Bradford KJ, Hsiao TC 1982: Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. *Plant Physiol* 70, 1508-1513.
43. Bray RC 1975: Molybdenum iron-sulfur flavin hydroxylase and related enzymes. In: *The enzymes, Vol XII, Oxidation-Reduction, Part B, Ch.6*. Boyer PD (ed.), Academic Press, New York, NY, 300-419.
44. Brändle R 1980: Die Überflutungstoleranz der gemeinen Teichbinse *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla: Abhängigkeit des ATP-Spiegels und des Sauerstoffverbrauchs in Wurzel- und Rhizomgewebe von der Sauerstoffkonzentration und Temperatur in der Umgebung. *Flora* 171, 20-27.
45. Brändle R 1991: Flooding resistance of rhizomatous amphibious plants. In: *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry*. Jackson MB, Davies DD, Lambers H (eds.), SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 35-46.
46. Brändle R 1996: Überflutung und Sauerstoffmangel. In: *Stress bei Pflanzen*. Brunold C, Rügsegger A, Brändle R (eds.), UTB-Verlag, 133-148.

47. Britton LN 1985: Feasibility studies on the use of hydrogen peroxide to enhance microbial degradation of gasoline. Am Pet Inst, Washington DC, API Publ. No. 4389, 36 S.
48. Brouwer R 1981: Effects of environmental conditions on root functioning. Acta Hort 119, 91-96.
49. Bryce JH, Focht DD, Stolzy LH 1982: Soil aeration and plant growth response to urea peroxide fertilization. Soil Sci 134 (2), 111-116.
50. Busscher WJ 1982: Improved growing conditions through soil aeration. Com Soil Sci Plant Anal 13 (5), 401-409.
51. Buttery BR 1987: Some effects of waterlogging and supply of combined nitrogen on soybean growth. Can J Plant Sci 67 (1), 69-77.
52. Cannell RQ, Belford RK, Gales K, Dennis CW, Prew RD 1980b: Effects of waterlogging at different stages of development on the growth and yield of winter wheat. J Sci Food Agric 31, 117-132.
53. Cannon WA 1922: Root growth in relation to a deficiency of oxygen or an excess of carbon dioxide in the soil. Carnegie Inst Washington Yearbook 20, 48-51.
54. Cannon WA 1923: Influence of the temperature of the soil on the relation of the roots to oxygen. Science 58, 331.
55. Carter V, Shultz D, Garrett MK, Webb WE 1984: A technique to measure oxygen in the root zone of saturated and unsaturated soils. In: Selected papers in hydrologic sciences. Meyer EL (ed.), US Geological survey water supply paper 2262, Washington DC, GPO, 1-5.
56. Cheng W, Coleman DC, Carroll CR, Hoffmann CA 1994: Investigating short-term carbon flows in the rhizospheres of different plant species, using isotopic trapping. Agron J 86, 782-788.
57. Chirkova TV 1978: Some regulatory mechanisms of plant adaptation to temporal anaerobiosis. In: Plant life in anaerobic environments. Hook DD, Crawford RMM (eds.), Ann Arbor Science, Michigan, 137-154.
58. Chirkova TV, Gutman TS 1972: Physiological role of branch lenticels of willow and poplar under conditions of root anaerobiosis. Fiziol Rast (Russian J Plant Physiol) 19 (2), 352.
59. Clark HE, Shive JW 1932: Influence of continuous aeration upon the growth of tomato plants in solution cultures. Soil Sci 34, 37-41.
60. Clark LH, Harris WM 1981: Observation on the root anatomy of rice. Amer J Bot 68, 154-161.
61. Cline RA, Erickson AE 1959: The effect of oxygen diffusion rate and applied fertilizer on the growth, yield, and chemical composition of peas. Soil Sci Soc Amer Proc 23, 333-335.

62. Cohen G, Sinet RM 1981: Oxygen consumption during a Fenton-type reaction between hydrogen peroxide and an iron chelate (Fe(II)-DTPA). In: Oxygen and oxy-radicals in chemistry and biology. Rodgers MAJ, Powers EL (eds.), Academic Press, New York, NY, 45-54.
63. Conway V 1940: Aeration and plant growth in wet soils. *Bot Rev* 6 (4), 149-163.
64. Crawford RMM 1982: Physiological responses to flooding. In: Physiological plant ecology II: Encyclopedia of plant physiology, 12B. Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds.), Springer Verlag, Berlin, 453-477.
65. Crawford RMM 1992: Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances Ecol Phytochemistry* 25, 2261-2265.
66. Crawford RMM, Bains MA 1977: Tolerance of anoxia and the metabolism of ethanol in tree root. *New Phytol* 79, 519-526.
67. Currie JA 1961: Gaseous diffusion in the aeration of aggregated soils. *Soil Sci* 92, 40-45.
68. Daigger L, Trimmer W, Yonts D 1979: Effect of soil aeration on plants. University of Nebraska, Panhandle Station, Project report for Lockwood Corporation, Gering, Nebraska.
69. Dasberg S, Bakker JW 1970: Characterizing soil aeration under changing soil moisture conditions for bean growth. *Agron J* 62, 689-692.
70. Davies DD 1972: Metabolic control in higher plants. In: Biosynthesis and its control in plants. Vol 9. *Proc Phytochem Soc*, Academic Press, London, New York, 1 – 20.
71. Davies DD 1980: Anaerobic metabolism and the production of organic acids. In: The biochemistry of plants. Davies DD (ed.), Academic Press, New York, 581-611.
72. Dawson JH 1988: Probing structure-function relations in heme-containing oxygenases and peroxidases. *Science* 240, 433-439.
73. DeWit MCJ 1978: Morphology and function of roots and shoot growth of crop plants under oxygen deficiency. In: Plant life in anaerobic environments. Hook DD, Crawford RMM (eds.), Ann Arbor Sci. Publ., Ann Arbor, Michigan, 333-350.
74. Donman WW, Houston CE 1967: Drainage related to irrigation management. In: Drainage of agricultural lands. Hagan RW, Haise HR, Edminster TW (eds.), Am Soc Agr, Madison, Wisconsin, 974-987.
75. Dowdell RJ, Crees R, Burford JR, Cannell RQ 1979: Oxygen concentrations in a clay soil after ploughing or direct drilling. *J Soil Sci* 30, 239-245.
76. Doyle JJ, MacLean AA 1958: The effect of soil aggregate size on availability of oxygen and on growth of tomatoes. *Can J Soil Sci* 38, 143 – 146.
77. Drew MC 1983: Plant injury and adaption to oxygen deficiency in the root environment: A review. *Plant Soil* 75, 179-199.

78. Drew MC 1988: Effects of flooding and oxygen deficiency on plant mineral nutrition. *Adv Plant Nutr* 3, 115-159.
79. Drew MC 1990: Sensing soil oxygen. *Plant Cell Environ* 13, 681-693.
80. Drew MC 1992: Soil aeration and plant root metabolism. *Soil Sci* 154 (4), 259-268.
81. Drew MC 1997: Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 48, 223-250.
82. Drew MC, Lynch JM 1980: Soil anaerobiosis, microorganisms, and root function. *Ann Rev Phytopathol* 18, 37-66.
83. Drew MC, Sisworo EJ, Saker LR 1979: Alleviation of waterlogging damage to young barley plants by application of nitrate and a synthetic cytokinin, and comparison between the effects of waterlogging, nitrogen deficiency and root extension. *New Phytol* 82, 315-329.
84. Durell WD 1941: The effect of aeration on growth of the tomato in nutrient solution. *Plant Physiol* 16, 327-341.
85. Earl KD, Jary WA 1977: Water movement in bare and cropped soil under isolated trickle emitters: II. Analysis of cropped soil experiments. *Soil Sci Soc Amer J* 41, 856-861.
86. Enyeart MA 1977: Effects of forced infusion of air on germination and growth of potatoes. Project report, Cook College, Rutgers University, New Brunswick, New Jersey.
87. Enyeart MA 1979: An investigation into the effects of forced infusion of air on three vegetable crops. Report #2, Cook College, Rutgers University, New Brunswick, New Jersey.
88. Erickson AE 1982: Tillage effects on soil aeration. In: Predicting tillage effects on soil physical properties and processes. American Society of Agronomy Special Publication 44, ASA, Madison, Wisconsin, 91-104.
89. Erickson AE, VanDoren DM 1960: The relation of plant growth and yield to soil oxygen availability. In: Transactions of 7th international congress of soil science. Vol III, Com IV: Fertility and plant nutrition. International society of soil science, Madison, Wisconsin, 428-434.
90. Ewel KC, Cropper WP Jr, Gholz HL 1987: Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations. II. Importance of root respiration. *Can J Forest Research* 17: 330-333.
91. Fambrini M, Rossi VD, Sebastiani L, Vernieri P, Pugliesi C 1999: Characterization of electrophoretic variants for Cu/ZnSOD in sunflower: response to oxidative stress. *Helia* 22 (30), 155-162.
92. Farrell DA, Graecen EL, Gurr CG 1966: Vapour transfer in soil due to air turbulence. *Soil Sci* 102, 305-313.
93. Farrell AP, Clutterham SM 2003: On-line venous oxygen tensions in rainbow trout during graded exercise at two acclimation temperatures. *J Exp Biol* 206, 487-496.

94. Fewson CA, Nicholas DJD 1961: Utilization of nitrate by microorganisms. *Nature* 190, 2-7.
95. Floyd RA, Zaleska MM 1984: Involvement of activated oxygen species in membrane peroxidation: possible mechanisms and biological mechanisms. In: *Oxygen radicals in chemistry and biology*. Bors W, Saraich M, Tait D (eds.), Walter de Gruyter, Berlin, 285-296.
96. Fodor J 1881: *Hygienische Untersuchungen über Luft, Boden und Wasser*. Braunschweig.
97. Free EE 1917: Effect of aeration on the growth of buckwheat in water cultures. *Johns Hopkins Univ Circ* 293, 198.
98. Fridovich I 1981: The biology of superoxide and superoxide dismutases – in brief. In: *Oxygen and oxy-radicals in chemistry and biology*. Rodgers MAJ, Powers EL (eds.), Academic Press, New York, NY, 197-204.
99. Gadallah MAA 1995: Effect of waterlogging and kinetin on the stability of leaf membranes, leaf osmotic potential, soluble carbon and nitrogen compounds and chlorophyll content of *RICINUS* plants. *Phyton (Horn)* 35 (2), 199-208.
100. Gadallah MAA 1999: Effects of kinetin on growth, grain yield and some mineral elements in wheat plants growing under excess salinity and oxygen deficiency. *Plant Growth Reg* 27 (2), 63-74.
101. Gambrell RP, DeLaune RD, Patrick Jr WH 1990: Redox processes in soils following oxygen depletion. In: *Plant life under oxygen deprivation*. Jackson MB, Davies DD, Lambers H (eds.), SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 101-117.
102. Garcia Novo F, Crawford RMM 1973: Soil aeration, nitrate reduction on flooding tolerance in higher plants. *New Phytol* 72, 1031-1039.
103. Germain V, Ricard B, Raymond P, Saglio PH 1997: The role of sugars, hexokinase, and sucrose synthase in the determination of hypoxically induced tolerance to anoxia in tomato roots. *Plant Physiol* 114, 167-175.
104. Gislerød HR, Kempton RJ 1983: The oxygen content of flowing nutrient solutions used for cucumber and tomato culture. *Sci Hort* 20, 23-33.
105. Glinski J, Stepniewski W 1985: *Soil aeration and its role for plants*. CRC press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
106. Glud RN, Ramsing NB, Gundersen JK, Klimant I 1996: Planar optrodes: a new tool for fine scale measurements of two-dimensional O₂ distribution in benthic communities. *Mar Ecol Prog Ser* 140, 217-226.
107. Glücker B, Fischer H 2003: Flagellate and ciliate distribution in sediments of a lowland river: relationships with environmental gradients and bacteria. *Aqu Micro Eco* 31, 67-76.
108. Gnaiger E, Forstner H 1982: *Polarographic oxygen sensors*. Springer Verlag, Berlin.

109. Grable AR 1966: Soil aeration and plant growth. *Adv Agron* 18, 57-106.
110. Grable AR 1971: Effects of compaction on content and transmission of air in soils. *Compaction of agricultural soils*. ASAE. 155-164
111. Gray TRG, Williams ST 1971: Microbial productivity in soil. In: *Microbes and biological productivity*. Hughes DE, Rose AH (eds.), University Press, Cambridge, 255-286.
112. Greenwood DJ 1961: The effect of oxygen concentration on the decomposition of organic materials in soil. *Plant Soil* 14, 360-376.
113. Goorahoo D, Carstensen G, Zoldoske DF, Norum E Mazzei A 2001: Using air in subsurface drip irrigation (SDI) to increase yield in bell pepper. In: *Proceedings of the irrigation association technical conference*. San Antonio, Texas, 95-102.
114. Greenwood DJ, Berry G 1962: Aerobic respiration in soil crumbs. *Nature* 195, 161-163.
115. Hall JB 1971: Evolution of the prokaryotes. *J Theor Biol* 30 (3), 429 - 454
116. Harvath RS 1974: Evolution of anaerobic energy-yielding metabolic pathways of the prokaryotes. *J Theor Biol* 47 (2), 361 - 371
117. Helal HM, Sauerbeck D 1989: Carbon turnover in the rhizosphere. *Z Pflanzenernähr Bodenk* 152, 211-216.
118. Heinrichs DH 1972: Root-zone temperature effects on flooding tolerances of legumes. *Can J Plant Sci* 52, 985-990.
119. Henderson RE, Patrick WH Jr 1982: Soil aeration and plant productivity. In: *CRC handbook of agricultural productivity, Vol I, Plant productivity*. CRC Press, Boca Raton, 51-69.
120. Herbert D, Pinsent J 1948: Crystalline bacterial catalase. *Biochem J* 43, 193-202.
121. Herr EM, Jarell WM 1980: Response of *Chrysanthemum* to urea peroxide. *HortSci* 15 (4), 501-502.
122. Heß D 1999: *Pflanzenphysiologie: Grundlagen von Stoffwechsel und Entwicklung der Pflanzen*. 10. Aufl., UTB, Ulmer, Stuttgart.
123. Heuberger, H., W.H. Schnitzler, 2003. (Poster) Bodenbelüftung: Injektion von Luft über Unterflur-Tropfbewässerungssystem zeigt keine Wirkung. 40. Gartenbauwissenschaftliche Tagung in Freising-Weihenstephan, 26.02. bis 01.03.2003. *BDGL-Schriftenreihe Band 21*, 63.
124. Hillel D 1980: *Fundamentals of soil physics*. Academic Press, New York.
125. Hodgson AS 1982: The effects of duration, timing and chemical amelioration of short-term waterlogging during furrow irrigation of cotton in a cracking grey clay. *Aust J Agric Res* 33, 1019-1028.

126. Hook DD 1974: Adaptions to flooding with fresh water. In: Flooding and plant growth. Kozlowski TT (ed.), Academic Press Inc., 265-294.
127. Hook DD, Brown CL, Kormanik PP 1971: Inductive flood tolerance in swamp tupelo [*Nyssa sylvatica* var. *biflora* (Walt.) Sarg.]. J Exp Bot 22, 78-89.
128. Hook DD, Crawford RMM 1978: Plant life in anaerobic environments. Ann Arbor Science, Ann Arbor.
129. Hook DD, Scholtens JR 1978: Adaptions and flood tolerance of tree species. In: Plant life in anaerobic environments. Hook DD, Crawford RMM (eds.), Ann Arbor Sci. Publ., Ann Arbor, Michigan, 299-331.
130. Hopkins HT, Specht AW, Hendricks SB 1950: Growth and nutrient accumulation as controlled by oxygen supply to plant roots. Plant Physiol 25 (2), 193-209.
131. Huling SG, Bledsoe BE, White MU 1990: Enhanced bioremediation utilizing hydrogen peroxide as a supplemental source of oxygen: A laboratory and field study. US Dep Commer, Natl Tech Info Serv, Washington DC, 48 S.
132. Hutchins LM 1926: Studies on the oxygen-supplying power of the soil together with quantitative observations on the oxygen-supplying power required for seed germination. Plant Soil 1, 95-150.
133. Iden T 1956: Effect of oxygen concentration in the soil aeration on growth and nutrient absorption of fruit vegetables (In Japanese). J Jpn Soc Hort Sci 25, 85-93.
134. Incrocci L, Pardossi A, Tognoni F, Serra G 1997: Growth response of *Phaseolus vulgaris* L. to high temperature and hypoxia in the root zone. In: Biology of root formation and development. Altman A, Waisel Y (eds.), Plenum Press, 277.
135. Ishii T, Kadoya K 1991: Continuous measurement of oxygen concentration in citrus soil by means of a waterproof zirconia oxygen sensor. Plant Soil 131, 53-58.
136. Ioannou N, Schneider RW, Grogan RG 1977: Effect of flooding on the soil gas composition and the production of microsclerotia by *Verticillium dahliae* in the field. Phytopathol 67, 651-656.
137. Jackson WT 1955: The role of adventitious roots in recovery of shoots following flooding of the original root system. Am J Bot 42, 816-819.
138. Jackson WT 1956: The relative importance of factors causing injury to shoots of flooded tomato plants. Amer J Bot 43 (9), 637-640.
139. Jackson MB, Campbell DJ 1979: Effects of benzyladenine and gibberellic acid on the responses of tomato plants to anaerobic root environments and to ethylene. New Phytol 82, 331-340.
140. Jackson MB, Drew MC 1984: Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Flooding and plant growth. Kozlowski TT (ed.), Academic Press Inc., 47-128.

141. Jackson MB, Davies DD, Lambers H 1991: Plant life under oxygen deprivation. SPP Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands.
142. Jackson MB, Brailsford RW, Else MA 1992: Hormones and plant adaptation to poor aeration: A review. In: Adaptation of food crops to temperature and water stress. Kuo CG (ed.), Asian Vegetable Research and Development Center, 231-243.
143. John CD, Greenway H 1976: Alcoholic fermentation and activity of some enzymes in rice roots under anaerobiosis. Aust J Plant Physiol 3, 325-326.
144. Johnson J, Cobb BG, Drew MC 1989: Hypoxic induction of anoxia tolerance in root tips of *Zea mays*. Plant Physiol 91, 837-841.
145. Justin SHFW, Armstrong W 1987: The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. New Phytol 106, 465-495.
146. Kahn BA, Stoffella PJ, Sandsted RF, Zobel RW 1985: Influence of flooding on root morphological components of young black beans. J Amer Soc Hort Sci 110, 623-627.
147. Kautsky H 1939: Quenching of luminescence by oxygen. Trans Faraday Soc 35, 216-219.
148. Kawase M 1978: Anaerobic elevation of ethylene concentration in waterlogged plants. Am Amel Plant 14, 101-130.
149. Kawase M 1981: Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. Hort Sci 16, 30-34.
150. Kelting DK, Burger JA, Edwards GS 1998: Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils. Soil Biol Biochem 30 (7), 961-968.
151. Kennedy RA, Rumpho ME, Fox TC 1992: Anaerobic metabolism in plants. Plant Physiol 100, 1-6.
152. Kimball BA, Lemon ER 1971: Air turbulence effects upon soil gas exchange. Soil Sci Soc Am Proc 35, 16-21.
153. Klimant I, Meyer V, Kühl M 1995: Fiber-optic oxygen microensors, a new tool in aquatic biology. Limnol Oceanogr 40, 1159-1165.
154. Klimant I, Wolfbeis 1995: Oxygen sensitive luminescent materials based on silicone-soluble ruthenium diimine complexes. Analyt Chem 34, 3160-3166.
155. Kludze HK, DeLaune RD 1996: Soil redox intensity effects on oxygen exchange and growth of cattail and sawgrass. Soil Sci Soc Am J 60, 616-621.
156. Knight RC 1924: Response of plants in soil and water culture to aeration of the roots. Ann Bot 38, 355-377.
157. Koditschek LK, Heudlin D, Boyd H 1949: Investigation of the nutrition of *Lactobacillus lactis* Dorner. J Biol Chem 179, 171A-183A.

158. Kozlowski TT 1982: Water supply and tree growth. II. Flooding. For Abstr 43, 145-161.
159. Kozlowski TT 1984: Extent, causes, and impacts of flooding. In: Flooding and plant growth. Kozlowski TT (ed.), Academic Press, 1-7.
160. Köhler W. 1995. Biostatistik. 2nd ed. Berlin: Springer, 285 p.
161. Kramer PJ 1933: The intake of water through dead root systems and its relation to the problem of absorption by transpiring plants. Amer J Bot 20, 481-492.
162. Kramer PJ 1951: Causes of injury to plants resulting from flooding of the soil. Plant Physiol 26, 722-736.
163. Kramer PJ, Jackson WT 1954: Causes of injury to flooded tobacco plants. Plant Physiol 29, 241-245.
164. Kristensen KJ, Enoch H 1964: Soil air composition and oxygen diffusion rate in soil columns at different heights above a water table. Trans 8th Internat Congr Soil Sci (Bucharest) 2, 159-170.
165. Krizek DT, Carmi A, Mirecki RM, Snyder FW, Bunce JA 1985: Comparative effects of soil moisture stress and restricted root zone volume on morphogenetic and physiological responses of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). J Exp Bot 36, 25-38.
166. Kuchling H 1999: Taschenbuch der Physik. Fachbuchverlag Leipzig, 16. Auflage, S. 632.
167. Kunze GW, Dixon JB 1986: Pretreatment for mineralogical analysis. In: Methods of soil analysis. Part 1. 2nd ed., Klute A (ed.), American Society of Agronomy, Madison, Wisc, 91.
168. Kuzyakov Y, Domanski G 2000: Carbon input by plants into the soil. Review. J Plant Nutr Soil Sci 163, 421-431.
169. Laan P, Berrevoets MJ, Lythe S, Armstrong W, Blom CW 1989: Root morphology and aerenchyma formation as indicators for the flood-tolerance of *Rumex* species. J Ecol 77, 693-703.
170. Labuda S, Filipek T, Mazur J 1991: The application of plant indicators in the evaluation of conditions of soil aeration in a pot experiment with oats. Pol J Soil Sci 24/2, 109-114.
171. Lakitan B, Wolfe DW, Zobel RW 1992: Flooding affects snap bean yield and genotypic variation in leaf gas exchange and root growth response. J Amer Soc Hort Sci 117 (5), 711-716.
172. Leifeld J, Kögel-Knabner I 2001: Organic carbon and nitrogen in fine soil fractions after treatment with hydrogen peroxide. Soil Biol Biochem 33, 2155-2158.
173. Lemon ER 1962: Soil aeration and plant root relations. I. Theory. Agron J 54, 167-170.
174. Lemon ER, Erickson AE 1952: The measurement of oxygen diffusion in the soil with a platinum microelectrode. Soil Sci Soc Am Proc 16, 160-163.

175. Lemon ER, Erickson AE 1955: Principle of the platinum microelectrode as a method of characterizing soil aeration. *Soil Sci* 79, 383-392.
176. Lemon ER, Wiegand CL 1962: Soil aeration and plant root relations. II. Root respiration. *Agron J* 54, 171-175.
177. Letey J 1965: Measuring aeration. In: *Drainage for efficient crop production*. Conf Proc ASAE, Chicago, IL. St. Joseph, MI, 6-10.
178. Letey J, Stolzy LH 1964: Measurement of oxygen diffusion with a platinum microelectrode. I. Theory and equipment. *Hilgardia* 35, 545-554.
179. Letey J, Stolzy LH, Kemper WD 1967: Soil aeration. In: *Drainage of agricultural lands*. Hagan RW, Haise HR, Edminster TW (eds.), Am Soc Agr, Madison, Wisconsin, 941-949.
180. Letts EA, Blake RF 1900: The carbonic anhydride of the atmosphere. *Proc Roy Soc Dublin* 9, 107-270.
181. Levin I, van Rooyen PC, van Rooyen FC 1979: The effect of discharge rate and intermittent water application by point source irrigation on the soil moisture distribution patterns. *Soil Sci Soc Amer Proc* 43, 8-16.
182. Leyshon AJ, Sheard RW 1974: Influence of short-term flooding on the growth and plant nutrient composition of barley. *Can J Soil Sci* 54, 463-473.
183. Livingston BE, Free EE 1917: The effect of deficient soil oxygen on the roots of higher plants. *John Hopkins Univ Circular*, 182.
184. Longmuir IS 1957: Respiration rate of rat liver cells at low oxygen concentrations. *Biochem J* 65 (2), 378 – 382.
185. Longmuir IS, Bourke A 1960: The measurement of the diffusion of oxygen through respiring tissue. *Biochem J* 76 (2), 225 – 229.
186. Lynch JM 1977: Phytotoxicity of acetic acid produced in the anaerobic decomposition of wheat straw. *J Appl Bacteriol* 42, 81-87.
187. Malmström BG, Andreasson LE, Reinhammar B 1975: Copper-containing oxidases and superoxide dismutase. In: *The enzymes, Vol XII, Oxidation-Reduction, Part B, Ch.8*. Boyer PD (ed.), Academic Press, New York, NY, 507-579.
188. Massey V, Hemmerich P 1975: Flavin and pteridine monooxygenases. In: *The enzymes, Vol XII, Oxidation-Reduction, Part B, Ch.4*. Boyer PD (ed.), Academic Press, New York, NY, 191-252.
189. Matschke J, Amenda R 1997: Fluoreszenz-Messungen zum Bestimmen der inneren Qualität. *Taspo-Gartenbaumagazin* 2, 47-50.
190. Matschke J, Amenda R, Herppich WB 1996: Fluoreszenzverhalten als Qualitätskriterium. *Gärtnerbörse* 23, 1097-1098.

191. McArdle JV, Hoffmann MR 1983: Kinetics and mechanism of oxidation of aquated sulfur dioxide by hydrogen peroxide at low pH. *J Phys Chem* 87, 5425-5429.
192. McCord JM, Keele Jr BB, Fridovich I 1971: An enzyme based theory of anaerobiosis: The physiological function of superoxide dismutase. *Proc Natl Acad Sci USA* 68, 1024-1027.
193. McIntyre DS 1966: Characterizing soil aeration with a platinum microelectrode. I. Response in relation to field moisture conditions and electrode diameter. *Aust J Soil Res* 4, 95-102.
194. McIntyre DS 1970: The platinum microelectrode method for soil aeration measurement. *Adv Agron* 22, 235-283.
195. McPherson DC 1939: Cortical air spaces in the roots of *Zea mays* L. *New Phytol* 35, 64-73.
196. Meek BD, Stolzy LH 1978: Short-term flooding. In: *Plant life in anaerobic environments*. Hook DD, Crawford RMM (eds.), Ann Arbor Science, 351-373.
197. Meek BD, Ehlig CF, Stolzy LH, Graham LE 1983: Furrow and trickle irrigation: effects on soil oxygen and ethylene and tomato yield. *Soil Sci Soc Am J* 47, 631-635.
198. Mees GC, Weatherley PE 1957: The mechanism of water absorption by roots. II. The role of hydrostatic pressure gradients. *Proc R Soc London Ser B* 147, 381-391.
199. Melsted SW, Kurtz T, Bray R 1949: Hydrogen peroxide as an oxygen fertilizer. *Agron J* 41, 97.
200. Merbach W, Knof G, Augustin J, Jacob HJ, Jäger R, Toussaint V 1996: Ökophysiologische Wechselbeziehungen zwischen Pflanze und Boden. In: *Reaktionsverhalten von agrarischen Ökosystemen homogener Areale*. Mühle H, Claus S (eds.), Teubner Verlag, 195-207.
201. Merbach W, Mirus E, Knof G, Remus R, Ruppel S, Russow R, Gransee A, Schulze J 1999: Release of carbon and nitrogen compounds by plant roots and their possible ecological importance. *J Plant Nutr Soil Sci* 162, 373-383.
202. Meyer WS, Barrs HD, Smith RCG, White NS, Heritage AD, Short DL 1985: Effect of irrigation on soil oxygen status and root and shoot growth of wheat in a clay soil. *Aust J Agric Res* 36, 171-185.
203. Moldrup P, Poulsen TG, Schjonning P, Olesen T, Yamaguchi T 1997: Gas permeability in undisturbed soils: measurements and predictive models. *Soil Sci* 163 (3), 180-189.
204. Monk LS, Fagerstedt KV, Crawford RMM 1987: Superoxide dismutase as an anaerobic polypeptide. *Plant Physiol* 85, 1016-1020.
205. Morard P, Silvestre J 1996: Plant injury due to oxygen deficiency in the root environment of soilless culture: a review. *Plant Soil* 184, 243-254.
206. Mukhtar S, Baker JL, Kanwar RS 1996: Effect of short-term flooding and drainage on soil oxygenation. *Transactions of the ASAE* 39, 915-920.

-
207. Munzert M. 1992: Einführung in das pflanzenbauliche Versuchswesen: Grundlagen und Praxis des Versuchswesens im landwirtschaftlichen, gärtnerischen und forstwirtschaftlichen Pflanzenbau. Pareys Studentexte Nr. 71, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
208. Murzakov BG, Evdokimova MD, Dorofeeva IK, Kuzyurina LA, Yakshina VM 1987: Soil microorganisms growing in the presence of iron-containing minerals and hydrogen peroxide. Proc of the 9th Int Symp on Soil Biol and Conserv of the Biosphere. Szegi E (ed.), Budapest, 591-601.
209. Nakane K, Yamamoto M, Tsubota H 1983: Estimation of root respiration in a mature forest ecosystem. Jap J Ecology 33, 397-408.
210. Neuman DS, Rood SB, Smit BA 1990: Does cytokinin transport from root-to-shoot in the xylem sap regulate leaf responses to root hypoxia? J Exp Bot 41, 1325-1333.
211. Nuritdinov N, Vartapetian BB 1976: Transport of ^{14}C -sucrose in cotton-plants under conditions of root oxygen starvation. Dokl USSR Acad Sci 228, 249-251.
212. Oparin AI 1968: Genesis and evolutionary development of life. Academic Press, New York.
213. Opena RT, Chen JT, Kuo CG, Chen HM 1992: Genetic and physiological aspects of tropical adaption in tomato. In: Adaption of food crops to temperature and water stress. Kuo CG (ed.), Asian Vegetable Research and Development Center, 321-334.
214. Orzolek MD 1991: Establishment of vegetables in the field. Hort Tech 1 (1), 77-81.
215. Öhme F, Schuler P 1983: Gelöst-Sauerstoff-Messung. Dr. Alfred Hüthig Verlag, Heidelberg.
216. Pardieck DL, Bouwer EJ, Stone AT 1992: Hydrogen peroxide use to increase oxidant capacity for in situ bioremediation of contaminated soils and aquifers: A review. J Cont Hydr 9, 221-242.
217. Patrick Jr WH 1977: Oxygen content of soil air by a field method. Soil Sci Soc Am J 41, 651-652.
218. Patrick WH, Mikkelsen DS 1971: Plant nutrient behaviour in flooded soil. In: Fertilizer Technology and Use. 2nd ed., Olson RA (ed.) Soil Science Society of America, Madison, Wisc., 187-215.
219. Paul EA, Clark FE 1989. Soil microbiology and biochemistry. Academic Press, New York.
220. Perata P, Alpi A 1993: Plant responses to anaerobiosis. Plant Sci 93, 1-17.
221. Peterson TA, Reinsel MD, Krizek DT 1991: Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill., cv. 'Better bush') plant response to root restriction. J Exp Bot 42, (243), 1241-1249.
222. Pettenkofer v. M 1871: Über den Kohlensäuregehalt der Grundluft im Geröllboden von München in verschiedenen Tiefen und zu verschiedenen Zeiten. I. Z Biol 7, 395-417.

223. Pettenkofer v. M 1873: Über den Kohlensäuregehalt der Grundluft im Geröllboden von München in verschiedenen Tiefen und zu verschiedenen Zeiten. I. Z Biol 9, 250-257.
224. Phene CJ 1986: Oxygen electrode measurement. In: Methods of soil analysis. I. Physical and mineralogical methods. 2nd ed. Klute A (ed.), ASA, Soil Sci Soc Am, Madison, Wisconsin, USA, 1137-1159.
225. Pitts DJ, Tsai YJ, Obreza TA, Myhre DL 1991: Flooding and drip irrigation frequency effects on tomatoes in south florida. ASAE 34 (3), 865-870.
226. Plaut Z, Newman M, Federman E, Grava A 1997: Response of root growth to a combination of three environmental factors. Water stress salinity and soil compactness. In: Biology of root formation and development. Altman A, Waisel Y (eds.), Plenum Press, 243-248.
227. Ponnampereuma FN 1972: The chemistry of submerged soils. Adv Agron 24, 29-95.
228. Poysa VW, Tan CS, Stone JA 1987: Flooding stress and the root development of several tomato genotypes. HortSci 22 (1), 24-26.
229. Pradet A, Bomsel JL 1978: Energy metabolism in plants under hypoxia and anoxia. In: Plant life in anaerobic environments. Hook DD, Crawford RMM (eds.), Ann Arbor Science, Ann Arbor, Mich., USA, 89-118.
230. Radford PJ, Greenwood DJ 1970: The simulation of gaseous diffusion in soils. J Soil Sci 21, 304-313.
231. Railton ID, Ried DM 1973: Effects of benzyladenine on the growth of waterlogged tomato plants. Planta 111, 261-266.
232. Randall HC, Locascio SJ 1988: Root growth and water status of trickle-irrigated cucumber and tomato. J Amer Soc Hort Sci 113 (6), 830-835.
233. Raney WA 1949: Field measurement of oxygen diffusion through soil. Soil Sci Soc Am Proc 14, 61-65.
234. Ricard B, Coué Y, Raymond P, Saglio PH, Saint-Gès V, Pradet A 1994: Plant metabolism under hypoxia and anoxia. Plant Physiol Biochem 32, 1-10.
235. Rickman RW, Klepper BL 1980: Wet season aeration problems beneath surface mulches in dryland winter wheat production. Agron J 72, 733-736.
236. Roberts JKM, Andrade FH, Anderson IC 1985: Further evidence that cytoplasmic acidosis is a determinant of flooding intolerance in plants. Plant Physiol 77, 492-494.
237. Rolletschek H, Borisjuk L, Koschorreck M, Wobus U, Weber H 2002: Legume embryos develop in a hypoxic environment. J Exp Bot 53, 1099-1107.
238. Rolletschek H, Weber H, Borisjuk L 2003: Energy status and its control on embryogenesis of legumes. Embryo photosynthesis contributes to oxygen supply and is coupled to biosynthetic fluxes. Plant Physiol 132, 1196-1206.

-
239. Romell LG (1922): Luftvaxlingen i marken som ekologisk faktor. (Die Dodenventilation als ökologischer Faktor.) Medd Skogsförsöksanst 19.
240. Rowell DL 1994: Soil Science Methods & Applications. Harlow, UK, 109-129.
241. Rowell DL 1997. Bodenkunde. Untersuchungsmethoden und ihre Anwendungen. Springer Verlag, 614 Seiten.
242. Ruff MS, Krizek DT, Mirecki RM, Inouye DW, 1987: Restricted root zone volume: Influence on growth and development of tomato. J Amer Soc Hort Sci 112, 763-769.
243. Rugini E, Di Francesco G, Mugan M, Astolfi S, Caricato G 1997: The effects of polyamines and hydrogen peroxide on root formation in olive and the role of polyamines as an early marker for rooting ability. In: Biology of root formation and development. Altman A, Waisel Y (eds.), Plenum press, 65-73.
244. Russel EJ, Appleyard A 1915: The atmosphere of the soil: its composition and the causes of variation. J Agric Sci 7, 1-48.
245. Saglio P, Raymond P, Pradet A 1980: Metabolic activity and energy charge of excised maize root tip under anoxia. Plant Physiol 66, 1053-1057.
246. Saglio PH, Drew MC, Pradet A 1988: Metabolic acclimation to anoxia induced by low (2-4 kPa) partial pressure oxygen pretreatment (hypoxia) in root tips of *Zea mays*. Plant Physiol 86, 61-66.
247. Sanders DC, Howell TA, Hile MMS, Meek D, Hodges L, Phene CT 1989: Yield and quality of processing tomatoes in response to irrigation rate and schedule. J Amer Soc Hort Sci 114, 904-908.
248. Scandalios JG 1993: Oxygen stress and superoxide dismutases. Plant Physiol 101, 7-12.
249. Schapira A 1983: Relations entre la respiration racinaire, l' absorption et l' alimentation mentérale chez le concombre et la tomate. Thèse doctorat, INP Toulouse, France, 115 S.
250. Schlegel G 1977: Aeration without air: Oxygen supply by hydrogen peroxide. Biotechnol Bioeng 19, 413-424.
251. Schumb WC, Satterfield CN, Wentworth RL 1955: Hydrogen peroxide. Reinhold, New York, NY, 759 S.
252. Scott TW, Erickson AE 1964: Effect of aeration and mechanical impedance on the root development of alfalfa, sugar beets and tomatoes. Agron J 56, 575-576.
253. Seeley JG 1949: The response of greenhouse roses to various oxygen concentrations in the substratum. Am Soc Hort Sci 53, 451-465.
254. Seinfeld JH 1986: Atmospheric chemistry and physics of air pollution. Wiley-Interscience, New York, NY, 739 S.
255. Shalhevet J, Zwerman PJ 1958: Nitrogen response of corn under variable conditions of drainage – a preliminary greenhouse study. Soil Sci 85, 255-260.

256. Shan Sei Fan 1993: Contribution à l' étude de la physiologie de la violette de Toulouse. Thèse doctorat, INP Toulouse, France, 193 S.
257. Shive JW 1941: The balance of ions and oxygen tension in nutrient substrates for plants. *Soil Sci* 51, 445-460.
258. Sieber M, Brändle R 1991: Energy metabolism in rhizomes of *Acorus calamus* (L.) and in tubers of *Solanum tuberosum* (L.) with regard to their anoxia tolerance. *Acta Bot* 104, 279-282.
259. Sierra J, Renault P 1998: Temporal pattern of oxygen concentration in a hydromorphic soil. *Soil Sci Soc Am J* 62, 1398-1405.
260. Sies H 1984: Detoxication of oxygen free radicals. In: Oxygen radicals in chemistry and biology. Bors W, Saraich M, Tait D (eds.), Walter de Gruyter, Berlin, 653-661.
261. Sifton HB 1945: Air-space tissue in plants. *Bot Rev* 11, 108-143.
262. Silvestre J 1992: Etude des conséquences de l' asphyxie racinaire sur la croissance et le développement du colza d' hiver. Thèse doctorat, INP Toulouse, France, 87 S.
263. Singh BP, Tucker KA, Sutton JD, Bhardwaj HL 1991: Flooding reduces gas exchange and growth of snap bean. *Hort Sci* 26, 372-373.
264. Slatyer RO 1967: Plant-water relationships. Academic Press, New York, London.
265. Smirnoff N, Crawford RMM 1983: Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Ann Bot* 51, 237-249.
266. Smith KA 1977: Soil aeration. *Soil Sci* 123, 284-291.
267. Smith KA 1983: Gas chromatographic analysis of the soil atmosphere. In: Soil analysis. Smith KA (ed.), Marcel Dekker, New York, 407-454.
268. Spain JC, Milligan JD, Downey DC, Slaughter JK 1989: Excessive bacterial decomposition of H₂O₂ during enhanced biodegradation. *Ground Water* 27, 163-167.
269. Staley TE 1980: A point source method for sampling soil atmosphere. *Transactions of the ASAE* 23, 578-580, 584.
270. Stepniewski W, Glinski J, Ball BC 1994: Effects of compaction on soil aeration properties. Soil compaction in crop production. Soane BD, van Ouwerkerk C (eds.), Elsevier Science, 167-189.
271. Stille B 1938: Untersuchungen über die Bedeutung der Rhizosphäre. *Arch Mikrobiol* 2, 477-485.
272. Stolzy LH, Letey J 1964 b: Measurements of oxygen diffusion rates with the platinum microelectrodes. III. Correlation of plant response to soil oxygen diffusion rates. *Hilgardia* 35, 567-576.

273. Stolzy LH, Letey J, Szuszkiewicz TE, Lunt OR 1961: Root growth and diffusion rates as functions of oxygen concentration. *Soil Sci Soc Proc* 25, 463-467.
274. Stolzy LH, Taylor OC, Dugger WM Jr, Mersereau JP 1964: Physiological changes in the ozone susceptibility of the tomato plant after short periods of inadequate oxygen diffusion to the roots. *Soil Sci Soc Am Proc* 28, 305-308.
275. Studer C, Brändle R 1987: Ethanol, acetaldehyde, ethylene release and ACC concentration of rhizomes from marsh plants under normoxia, hypoxia and anoxia. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Crawford RMM (ed.), Blackwell, Oxford, UK, 293-301.
276. Sutton HC, Winterbourn CC 1984: role of metal chelating agents as catalysts in an OH-forming process – A comparison with the Haber-Weiss reaction. In: *Oxygen radicals in chemistry and biology*. Bors W, Saraich M, Tait D (eds.), Walter de Gruyter, Berlin, 176-181.
277. Swinnen J 1994: Evaluation of the use of a model rhizodeposition technique to separate root and microbial respiration in soil. *Plant Soil* 165, 89-101.
278. Tachibana S 1991: Import of calcium by tomato fruit in relation to the day-night periodicity. *Sci Hort* 45, 235-243.
279. Tadege M, Brändle R, Kuhlemeier C 1998: Anoxia tolerance in tobacco roots: effect of overexpression of pyruvate decarboxylase. *Plant J* 14 (3), 327-335.
280. Tang ZC 1982: Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. *Can J For Res* 12 (2), 196-202.
281. Tesi R, Iacoponi N 1990: Applicazioni di perossido di calcio (Ixper – C)[®] per prolungare la vita media dei vasi ornamentali. *Colture Protette* 3, 73-77.
282. Tesi R, Lenzi A, Lombardi P 2003: Effect of different O₂ levels on leafy vegetables in a floating system. *Acta Hort* 614 (2), 631-637.
283. Trettnak W, Gruber W, Reininger F, Klimant I 1995: Recent progress in optical oxygen sensor instrumentation. *Sensors and Actuators B* 29, 219-225.
284. Trettnak W, Gruber W, Reininger F, O'Leary P, Klimant I 1996: New instrumentation for optical measuring of oxygen in gas or dissolved liquids. *Adv Space Res* 18, 139-148.
285. Trolldenier G, von Rheinbaben W 1981: Root respiration and bacterial population of roots. I. Effect of nitrogen source, potassium nutrition and aeration of roots. *Z Pflanzenernaehr Bodenk* 144, 366-377.
286. Trought MCT, Drew MC 1981: Alleviation injury to young wheat plants in anaerobic solution cultures in relation to the supply of nitrate and other inorganic nutrients. *J Exp Bot* 32, 509-522.
287. Trowse AC Jr 1971: Soil conditions as they affect plant establishment, root development, and yield. In: *Compaction of agricultural soils*. Barnes KK (ed.), St. Joseph, Mich., ASAE. 253-312.

288. Tsipori Y, Shimshi D 1979: The effect of trickle line spacing on yield of tomatoes (*Lycopersicum esculentum* Mill.). *Soil Sci Soc Amer J* 43, 1225-1228.
289. Ulrich V 1984: The role of metal ions in the chemistry and biology of oxygen. In: *Oxygen radicals in chemistry and biology*. Bors W, Saraich M, Tait D (eds.), Walter de Gruyter, Berlin, 391-403.
290. Unger PW, Kaspar TC 1994: Soil compaction and root growth: a review. *Agron J* 86: 759-766.
291. Valoras N, Letey J 1966: Soil oxygen and water relationships to rice growth. *Soil Sci* 101 (3), 210-215.
292. Van Hoorn JW 1958: Results of a ground water level experimental field with arable crops on clay soil. *Neth J Agric Sci* 6, 1-10.
293. Van Noordwijk M, Brouwer G 1988: Quantification of air-filled root porosity: A comparison of two methods. *Plant Soil* 111, 255-258.
294. VanToai TT, Bolles CS 1991: Postanoxic injury in soybean (*Glycine max*) seedlings. *Plant Physiol* 97, 588-592.
295. Vartapetian BB 1977: Mitochondrial ultrastructure in roots of mesophyte and hydrophyte at anoxia and after glucose feeding. *Protoplasma* 91, 243-256.
296. Vartapetian BB 1978: Life without oxygen. In: *Plant life in anaerobic environments*. Hook DD, Crawford RMM (eds.), Ann Arbor Sci. Publ., Ann Arbor, Michigan, 1-11.
297. Vartapetian BB, Andreeva IN, Nuritdinov N 1978: Plant cells under oxygen stress. In: *Plant life in anaerobic environments*. Hook DD, Scholtens RMM (eds.), Ann Arbor Science, Mich., USA, 13-88.
298. Vartapetian BB, Jackson MB 1997: Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of botany* 79, Suppl A, 3-20.
299. VDLUFA 1991: Bestimmung der Rohdichte (Volumengewicht) von gärtnerischen Erden und Substraten ohne sperrige Komponenten. *Methodenbuch I: Bodenuntersuchung*. 1. Teillieferung. VDLUFA-Verlag Darmstadt, 1-5.
300. VDLUFA 1997: Bestimmung der Rohdichte (Volumengewicht) von gärtnerischen Erden und Substraten mit sperrigen Komponenten. *Methodenbuch I: Bodenuntersuchung*. 2. Teillieferung. VDLUFA-Verlag Darmstadt.
301. Veen BW 1988: Influence of oxygen deficiency on growth and function of plant roots. *Plant Soil* 111, 259-266.
302. Veen BW 1989: Influence of oxygen deficiency on growth and function of plant root. In: *Structural and functional aspects of transport in roots*. Lughman BC, Gasparikova O, Kolek J (eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 223-230.

303. Verhoeven A.S., Demmig-Adams B., Adams III W.W. 1997: Enhanced employment of the xanthophyll cycle and thermal energy dissipation in spinach exposed to high light and N stress. *Plant Physiol* 113, 817-824.
304. Vlamis J, Davis AR 1943: Germination, growth, and respiration of rice and barley seedlings at low oxygen pressure. *Plant Physiol* 18 (4), 685-692.
305. Vlamis J, Davis AR 1944: Effects of oxygen tension on certain physiological responses of rice, barley, and tomato. *Plant Physiol* 19: 33-51.
306. Wadman – van Schravendijk H, van Andel OM 1985: Interdependence of growth, water relations and abscisic acid level in *Phaseolus vulgaris* during waterlogging. *Physiol Plant* 63, 215-220.
307. Watts RJ, Udell MD, Monsen RM 1993: Use of iron minerals in optimizing the peroxide treatment of contaminated soils. *Water Environ Res* 65, (7), 839-844.
308. Wample RL, Reid DM 1975: Effect of aeration on the flood-induced formation of adventitious roots and other changes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Planta* 127, 263-270.
309. Wample RL, Reid DM 1978: Control of adventitious root production and hypocotyl hypertrophy of sunflower (*Helianthus annuus*) in response to flooding. *Physiol Plant* 44, 351-358.
310. Waters I, Morrell S, Greenway H, Colmer TD 1991: Effects of anoxia on wheat seedlings. II. Influence of O₂ supply prior to anoxia on tolerance to anoxia, alcoholic fermentation, and sugar levels. *J Exp Bot* 42, 1437-1447.
311. Webb T, Armstrong W 1981: The effects of anoxia and carbohydrates on the growth and viability of rice, pea and pumpkin roots. *J Exp Bot* 34, 579-603.
312. Webster D 1975: The formation of hydrogen peroxide during oxidation of reduced nicotinamide adenine dinucleotide by cytochrome *o* from *Vitreoscilla*. *J Biol Chem* 250, 4955-4958.
313. Wenkert S, Fausey NR, Watters HD 1981: Flooding responses in *Zea mays* L.. *Plant Soil* 62, 351-366.
314. Wiersma D, Mortland MM 1953: Response of sugar beets to peroxide fertilization and its relationship to oxygen diffusion. *Soil Sci* 75, 355-360.
315. Willey CR, Tanner CB 1963: Membrane-covered electrode for measurement of oxygen concentration in soil. *Soil Sci Soc Am Proc* 27, 511-515.
316. Willhite RF, Grable AR, Rouse HK 1965: Interaction of nitrogen and soil moisture on the production and persistence of Timothy in lysimeters. *Agron J* 57, 1479-1481.
317. Whipps JM 1990: Carbon economy. In: *The rhizosphere*. Lynch JM (ed.), John Wiley, New York, 59-98.

318. Whipps JM, Lynch JM 1985: Energy losses by the plant in rhizodeposition. *Ann Proc Phytochem Soc Eur* 26, 59-71.
319. Woldendorp JW 1963: The influence of living plants on denitrification. *Meded Landbouwhogeschool, Wageningen* 63/B, 100 Seiten.
320. Wolfe DW, Topoleski DT, Gundersheim NA, Ingall BA 1995: Growth and yield sensitivity of four vegetable crops to soil compaction. *J Amer Soc Hort Sci* 120 (6), 956-963.
321. Wollny E 1897: *Die Zersetzung der organischen Stoffe*.
322. Woodford EK, Gregory FG 1948: Preliminary results obtained with an apparatus for the study of salt uptake and root respiration of whole plants. *Ann Bot* 12, 335-370.
323. Xia JH, Saglio P, Roberts JKM 1995: Nucleotide levels do not critically determine survival of maize root tips acclimated to a low-oxygen environment. *Plant Physiol* 108, 589-595.
324. Yeh CKJ, Kao YA, Cheng CP 2002: Oxidation of chlorophenols in soil at natural pH by catalyzed hydrogen peroxide: the effect of soil organic matter. *Chemosphere* 46, 67-73.

11. Anhang

Ausgangsschema für die Nährlösungsberechnung der Versuche 4, 6 bis 9

(Substrafeed 4.0, Hydro Agri, Rotterdam):

	Mmol/l
NO₃	10,75
NH₄	1,00
P	1,25
K	6,5
Ca	3,00
Mg	1,25
S	1,5
Cl	1,00
Si	0

Mein herzlicher Dank gilt

- Herrn Prof. Dr. W. Schnitzler für die Ermöglichung dieser Dissertation und die langjährige Mitarbeit am Lehrstuhl für Gemüsebau
- Frau Dr. H. Heuberger für viele anregende und weiterführende Diskussionen, konstruktive Kritik und das sehr angenehme Arbeitsverhältnis
- Herrn Prof. Dr. Dr. J. Meyer für die Übernahme des Koreferates und Herrn Prof. Dr. Hülsbergen für die Übernahme des Prüfungsvorsitzes
- Der Leonhard-Lorenz-Stiftung für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit

- Herrn Dipl.-Ing. Achim Stangelmayer, Fa. PreSens, ohne dessen unendliche Geduld und großzügige Unterstützung die Etablierung der in dieser Arbeit verwendeten neuen Messmethodik nicht möglich gewesen wäre
- Herrn Dipl.-Ing. Axel Rescher, Fa. UMS München für seine Geduld, Fachkenntnis und seinen Humor bei der Bewältigung technischer Probleme mit dem DL2-Datalogger
- Herrn Lauer, Fa. Juliwa für das Sponsern des Tomatensaatguts für 2 Anbaujahre

- allen Mitarbeitern des Versuchsbetriebs Dürnast, die mit der Pflege und Überwachung meiner Versuche beschäftigt waren: Hermine Wieser, Petra und Georg Scheurer, Ralf Götzfried, Hartmut Wiefel, Udo Ehlers, Benjamin Sturm, Alexander Stockner, Michael Schmidt, Christine Lohmaier und allen Praktikanten
- Frau Mechthild Mayershofer und Frau Margarete Müller für ihre labortechnische Hilfe bei den Analysen
- meinen KollegInnen am Lehrstuhl für wertvolle und hilfreiche Diskussionen, ihre Hilfsbereitschaft und das angenehme Arbeitsklima
- Herrn Ulrich Grotz, Gärtnermeister und Versuchsstationsleiter in Dürnast, dessen vorausschauende Umsicht erheblich zum Gelingen meiner Versuche beigetragen hat

- allen Freunden und Bekannten, die mich immer wieder motiviert haben wenn es am nötigsten war,

- und meinen Eltern.

Lebenslauf

Susanne Walter

Wippenhauserstr. 51
85402 Kranzberg

Geboren am 25.11.1974 in München

Staatsangehörigkeit: deutsch

Familienstand: verheiratet



Ausbildung:

1981 – 1985	Volksschule I an der Friedensstraße
1985 – 1994	Gymnasium Ottobrunn, Abschluss Abitur
1994 – 9 / 99	Studium der Gartenbauwissenschaften an der TUM – Weihenstephan Abschluss zum Dipl. Ing. agr. (Univ.)

Beruflicher Werdegang:

10 / 99 – 12 / 99	Freischaffende Tätigkeit für IABG Ottobrunn
1 / 00	Auslandsaufenthalt Indien
2 / 00 – 5 / 00	Auslandsaufenthalt Australien
6 / 00 – 3 / 04	Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Lehrstuhl für Gemüsebau, TU München – Weihenstephan – Dissertation (befristeter Vertrag) Ab 1 / 01 Netzwerkverantwortliche
4 / 04 – 7 / 05	Fertigstellung Dissertation