

ULB Sachsen-Anhalt

Aus dem Institut für Agrar- und Ernährungswissenschaften (Direktor: Prof. Dr. habil. M. Rodehutscord) der Naturwissenschaftlichen Fakultät III (Dekan: Prof. Dr. habil. P. Wycisk) der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Fachgebiet: Obstbau

"Mechanismen und Manipulationsmöglichkeiten der Wasseraufnahme durch die Fruchtoberfläche von Süßkirschen (*Prunus avium* L.)"

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades doctor agriculturarum (Dr. agr.)

> von Diplomagraringenieur Holger Weichert

> > Halle/Saale 2006



Aus dem Institut für Agrar- und Ernährungswissenschaften (Direktor: Prof. Dr. habil. M. Rodehutscord) der Naturwissenschaftlichen Fakultät III (Dekan: Prof. Dr. habil. P. Wycisk) der Martin-Luther-Universität

Halle-Wittenberg

"Mechanismen und Manipulationsmöglichkeiten der Wasseraufnahme durch die Fruchtoberfläche von Süßkirschen (*Prunus avium* L.)"

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades doctor agriculturarum (Dr. agr.)

vorgelegt von Diplomagraringenieur Holger Weichert

geb. am 30.09.1978 in Aschersleben

Gutachter: Prof. Dr. habil. M. Knoche Prof. Dr. habil. H. Borg Prof. Dr. habil. J. N. Wünsche

Verteidigung am: 13.11.2006

Halle/Saale 2006

Inhaltsverzeichnis

1	Einl	eitung		1
2	Lite	raturüber	·sicht	3
	2.1	Bau und I	Entwicklung der Kirschfrucht	3
	2.2	Hypothes	e über das Platzen von Kirschfrüchten	4
	2.3	Wasserau	fnahme in Kirschfrüchte	5
	2.3.1	Phys	ikalische Grundlagen	5
	2.3.2	Mec	hanismen	7
	2.3.3	Weg	e	8
	2.4	Maßnahm	en zur Verringerung des Platzens	11
	2.5	Ziele der	Arbeit	13
3	Mate	erial und	Methoden	15
	3.1	Pflanzenn	naterial	15
	3.2	Herstellu	ng von Exokarpsegmenten und Isolation von Kutikulas	15
	3.3	Wasserau	fnahme in intakte Früchte	16
	3.3.1	Einfl	uss von Viskosität und Molekülgröße	16
	3.2	3.1.1 Al	llgemeiner Ablauf eines Wasseraufnahmetests	16
	3.2	3.1.2 Vi	skosität	18
	3.2	3.1.3 M	olekulargewicht	18
	3.2	3.1.4 Aj	pparentes Wasserpotential	19
	3.3.2	Einfl	uss ausgewählter Salze	20
	3.3	3.2.1 Al	llgemeiner Ablauf eines Wasseraufnahmetests	20
	3.3	3.2.2 Ai	usgewählte Kationen	21
	3.3	3.2.3 In	teraktionen zwischen Kationen	21
	3.3	3.2.4 Fe	-Salze	22
		3.3.2.4.1	Ausgewählte anorganische und organische Fe-Salze sowie -Chelate	22
		3.3.2.4.2	Zeitabhängigkeit	22
		3.3.2.4.3	Konzentrationswirkung	22
		3.3.2.4.4	Reversibilität	22
		3.3.2.4.5	Inkubationsdauer	23
		3.3.2.4.6	Beständigkeit der Wirkung nach unterschiedlicher Trocknungsdauer	23

3.3.2.4	1.7 Einfluss auf größenselektive Transportwege	24
3.3.2.4	4.8 Einfluss auf Löcher und Risse	24
3.3.2.4	4.9 Wirkung auf die Stiel/Fruchtverbindung	25
3.4 Einflu	ss von Fe-Salzen auf das Platzen von intakten Früchten	25
3.5 Diffus	ion von radioaktiv markierten Substanzen durch Exokarpsegmente und	
isolier	te Kutikulas	26
3.5.1 A	Ilgemeiner Ablauf eines Diffusionsexperimentes	26
3.5.2 E	influss von FeCl ₃ auf die Diffusion von ³ H ₂ O	29
3.5.2.1	Zeitabhängigkeit	29
3.5.2.2	Spaltöffnungsdichte	29
3.5.2.3	Astomatäre Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas	30
3.5.2.4	Positionierung von FeCl ₃	30
3.5.2.5	Receiver-pH und Citratpuffer	31
3.5.2.6	Temperaturabhängigkeit	31
3.5.3 D	iffusion von radioaktiv markierten organischen Säuren (¹⁴ C-NAA und	
14	C-2,4-D)	32
3.5.3.1	Temperaturabhängigkeit	32
3.5.3.2	Einfluss von FeCl ₃	33
3.5.4 D	Diffusion von ⁵⁵ FeCl ₃	34
3.5.4.1	Receiver-pH	34
3.5.4.2	Positionierung von FeCl ₃	35
3.5.4.3	Spaltöffnungsdichte	35
3.5.4.4	Astomatäre Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas	35
3.5.4.5	Ausgewählte Gegenionen oder Chelatoren	36
3.6 Auswe	ertung und Darstellung der Daten	36
4 Ergebnisse		37
4.1 Wasse	raufnahme in intakte Früchte	37
4.1.1 E	influss von Viskosität und Molekülgröße	37
4.1.1.1	Viskosität	37
4.1.1.2	Molekulargewicht	39
4.1.1.3	Apparentes Wasserpotential	41
4.1.2 E	influss ausgewählter Salze	42
4.1.2.1	Ausgewählte Kationen	42

	4.1.2.2	Interaktionen zwischen Kationen	44
	4.1.2.3	Fe-Salze	45
	4.1.2.	3.1 Ausgewählte anorganische und organische Fe-Salze sowie -Chelate	45
	4.1.2.	3.2 Zeitabhängigkeit	47
	4.1.2.	3.3 Konzentrationswirkung	47
	4.1.2.	3.4 Reversibilität	49
	4.1.2.	3.5 Inkubationsdauer	49
	4.1.2.	3.6 Beständigkeit der Wirkung nach unterschiedlicher Trocknungsdauer	50
	4.1.2.	3.7 Einfluss auf größenselektive Transportwege	51
	4.1.2.	3.8 Einfluss auf Löcher und Risse	52
	4.1.2.	3.9 Wirkung auf die Stiel/Fruchtverbindung	54
4.2	Einflu	ss von Fe-Salzen auf das Platzen von intakten Früchten	55
4.3	Diffus	ion von radioaktiv markierten Substanzen durch Exokarpsegmente und	
	isolier	te Kutikulas	57
4.	3.1 E	Cinfluss von FeCl ₃ auf die Diffusion von ³ H ₂ O	57
	4.3.1.1	Zeitabhängigkeit	57
	4.3.1.2	Spaltöffnungsdichte	58
	4.3.1.3	Astomatäre Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas	59
	4.3.1.4	Positionierung von FeCl ₃	60
	4.3.1.5	Receiver-pH und Citratpuffer	61
	4.3.1.6	Temperaturabhängigkeit	63
4.	3.2 D	Diffusion von radioaktiv markierten organischen Säuren (¹⁴ C-NAA und	
	14	¹ C-2,4-D)	64
	4.3.2.1	Temperaturabhängigkeit	64
	4.3.2.2	Einfluss von FeCl ₃	65
4.	3.3 I	Diffusion von ⁵⁵ FeCl ₃	66
	4.3.3.1	Receiver-pH	66
	4.3.3.2	Positionierung von FeCl ₃	67
	4.3.3.3	Spaltöffnungsdichte	68
	4.3.3.4	Astomatäre Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas	69
	4.3.3.5	Ausgewählte Gegenionen oder Chelatoren	70

5	Disł	kussion	72
	5.1	Polare Penetrationswege im Exokarp	
	5.1.	Beweise	
	5.1.2	2 Verteilung	77
	5.2	Einfluss ausgewählter Salze auf die Wasseraufnahme	
	5.3	Wirkung von Fe-Salzen	
	5.4	Praxistauglichkeit von Fe-Salzen	
	5.5	Schlussfolgerungen	
	5.6	Ausblick	95
6	Zus	ammenfassung	98
7	Sun	nmary	
8	Lite	raturverzeichnis	104
9	Anh	ang	113

Abkürzung / Symbol	Bedeutung	Einheit
Ø	Durchmesser	m
γ	Oberflächenspannung	$mN m^{-1}$
η	dynamische Viskosität	Pa s
θ	Kontaktwinkel	0
П	osmotischer Druck	MPa
ρ	Dichte	kg m ⁻³
σ	Reflexionskoeffizient	dimensionslos
Ψ	Wasserpotential	MPa
$\Delta \Psi$	Wasserpotentialgradient	MPa
Ψ_{Frucht}	Wasserpotential der Frucht	MPa
Ψ'_{Frucht}	apparentes Wasserpotential der Frucht	MPa
Ψ_{P}	Turgorpotential	MPa
Ψ_{Π}	osmotisches Potential	MPa
А	Fläche	m^2
A	präexponentieller Faktor (Frequenz- faktor) der Arrhenius-Gleichung	dimensionslos
с	Konzentration	$mM (10^{-3} mol l^{-1})$
Δc	Konzentrationsgradient	dpm m ⁻³ , cpm m ⁻³
СМ	cuticular membrane(s) [dt. isolierte Kutikula(s)]	
cpm	counts per minute (dt. Zählereignisse pro Minute)	
CV.	cultivar (dt. Sorte)	
D	Diffusionskoeffizient	$m^2 s^{-1}$
Do	Donor	
dpm	decays per minute (dt. Zerfälle pro Minute)	60 dpm = 1 Bq (1 Bq = 1 Zerfall s ⁻¹)
d_{sto}	Spaltöffnungsdichte	mm ⁻²
Ea	Aktivierungsenergie	kJ mol ⁻¹
EDTA	Ethylendiamintetraessigsäure	
ES	Exokarpsegment(e)	

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen und Symbole

Abkürzung / Symbol	Bedeutung	Einheit	
F	Wasseraufnahmerate im Immersionstest	g h ⁻¹	
	Penetrationsrate von radioaktiv markierten Substanzen im Diffusions- experiment	dpm h ⁻¹ , cpm h ⁻¹	
IDHA	Imidodibernsteinsäure		
IEP	isoelektrischer Punkt		
J	Fluss der Wasseraufnahme pro Flächen- und Zeiteinheit (engl. flux) im Immersionstest	kg m ⁻² s ⁻¹	
	Fluss von radioaktiv markierten Substanzen pro Flächen- und Zeiteinheit (engl. flux) im Diffusionsexperiment	dpm m ⁻² s ⁻¹ , cpm m ⁻² s ⁻¹	
k	Boltzmann-Konstante	$1.381 \times 10^{-23} \text{ J K}^{-1}$	
$K_{CM/Wasser}$	Verteilungskoeffizient einer Substanz zwischen der CM und der anliegenden wässrigen Phase	dimensionslos	
L_w	hydraulischer Leitfähigkeitskoeffizient	m s ⁻¹ MPa ⁻¹	
MW	molecular weight (dt. Molekulargewicht)	g mol ⁻¹	
n	(Wiederholungs-)Anzahl		
Р	Irrtumswahrscheinlichkeit		
р	Druck	Pa	
$\mathbf{P}_{\mathbf{d}}$	Selbstdiffusionsleitfähigkeit	$m s^{-1}$	
PEG	Polyethylenglykol		
\mathbf{P}_{f}	osmotische Wasserleitfähigkeit	$\mathrm{m \ s}^{-1}$	
pK _a	negativer dekadischer Logarithmus der Säurekonstanten (K _a)		
R	Diffusionswiderstand	s m ⁻¹	
R	universelle Gaskonstante	$8.314 \times 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ MPa mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$	
r	(hydrodynamischer) Radius	m	
r ²	Bestimmtheitsmaß		
Rec	Receiver		
REM	Raster-Elektronenmikroskop		
RH	relative humidity (dt. relative Luftfeuchte)	%	

Abkürzung / Symbol	Bedeutung	Einheit
SE	standard error (dt. Standardfehler) des Mittelwertes	
Т	Temperatur	K, °C
$\overline{V_{_W}}$	partielles molares Volumen von Wasser	$m^3 mol^{-1}$

Vorsätze bei Einheiten

Vorsatzzeichen	Name	Faktor
n	Nano	10 ⁻⁹
μ	Mikro	10 ⁻⁶
m	Milli	10 ⁻³
c	Centi	10 ⁻²
d	Dezi	10 ⁻¹
k	Kilo	10^{3}
Μ	Mega	10 ⁶
G	Giga	10 ⁹

1 Einleitung

Die Süßkirsche (Prunus avium L.) ist eine wichtige Obstkultur des gemäßigten Klimas (WEBSTER und LOONEY, 1996) und wird in Deutschland auf einer Fläche von 5390 ha angebaut (STATISTISCHES BUNDESAMT DEUTSCHLAND, 2005). Damit belegt der Anbauumfang bei den Obstkulturen in Deutschland derzeit den dritten Rang hinter Apfel (31153 ha) und Erdbeere (13435 ha; **S**TATISTISCHES BUNDESAMT DEUTSCHLAND, 2005). Der Süßkirschenanbau in Sachsen-Anhalt befindet sich derzeit im Umbruch. Extensiv bewirtschaftete Altanlagen auf starkwüchsigen Prunus avium-Unterlagen (z.B. Alkavo) werden zunehmend ersetzt durch intensive Neupflanzungen auf schwachwüchsigen Unterlagen wie GiSeLa 5 (Prunus cerasus × Prunus canescens; WAHL, Saale Obst Erzeugerund Absatzgenossenschaft eG, persönliche Mitteilung). Da mit qualitativ hochwertigen Süßkirschen im Vergleich zu anderen Obstkulturen hohe Deckungsbeiträge erwirtschaftet werden können, ist der Anbau lukrativ. Die durchschnittlichen jährlichen Deckungsbeiträge betragen bei Süßkirschen 4810 \in ha⁻¹, bei Äpfeln 5082 \in ha⁻¹, bei Birnen 3574 \in ha⁻¹, bei Zwetschen 3418 \in ha⁻¹ und bei Erdbeeren 3531 \in ha⁻¹ (KTBL, 2002).

Ein Hauptproblem im Kirschanbau ist das Platzen der Früchte aufgrund von Niederschlägen zur Reifezeit (Abbildung 1). Das Platzen von Kirschfrüchten wurde bereits im 19. Jahrhundert beschrieben (VON WETZHAUSEN, 1819; LANGETHAL, 1855). Da bislang keine vollständig platzfesten Süßkirschensorten existieren, ist das Platzen von Kirschen bis heute ein schwerwiegendes Problem (SEKSE, 1995a; CHRISTENSEN, 1996). Geplatzte Früchte treten nicht nur bei der Kirsche auf, sondern auch bei Tomaten, Paprika oder Weinbeeren (LANG und DÜRING, 1990; JOHNSON et al., 1992; OHTA et al, 1997; OPARA et al., 1997; ALONI et al., 1999).



Abbildung 1. Geplatzte Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) in der Obstanlage.

Durch Platzen von Kirschen können bis zu 90% der Ernte eingebüßt werden (CHRISTENSEN, 1996). In Praxisanlagen liegt der Anteil geplatzter Kirschen je nach Sorte meist zwischen 25 und 40% (POLDERVAART, 2003). Da geplatzte Früchte die Vermarktungsnormen für Tafelobst nicht erfüllen (BICKELMANN, 2005), müssen ungeplatzte Früchte selektiv gepflückt werden. Durch den Ertragsverlust und den zusätzlichen Arbeitsaufwand bei der Ernte wird es bereits bei einem Anteil geplatzter Früchte von 25% unrentabel, die Anlage zu beernten (LOONEY, 1985). Außerdem sind geplatzte Früchte erheblich anfälliger gegenüber Fruchtfäuleerregern, da Platzrisse Eintrittspforten für Krankheitserreger darstellen (z.B. *Botrytis cinerea, Monilia laxa*; MINK und JONES, 1996; BØRVE et al., 2000). Ausgehend von wenigen geplatzten und faulenden Früchten kann schnell das gesamte Fruchtcluster infiziert werden.

Da die Wasseraufnahme durch die Fruchtoberfläche als die wesentliche Ursache des Platzens angesehen wird (VERNER und BLODGETT, 1931; SAWADA, 1934; CHRISTENSEN, 1994), sollen mit dieser Arbeit Mechanismen und Manipulationsmöglichkeiten der Wasseraufnahme untersucht werden.

2 Literaturübersicht

In der nachfolgenden Literaturübersicht wird der aktuelle Kenntnisstand über wesentliche Aspekte des durch Niederschläge bedingten Platzens von Kirschfrüchten dargestellt. Dabei wird auf bestehende Verständnislücken hingewiesen, die mit der vorliegenden Arbeit geschlossen werden sollen. Außerdem werden Hintergrundinformationen zur Theorie des Wassertransportes vermittelt, die für das Verständnis dieser Arbeit notwendig sind. Umfassende Darstellungen über die Ursachen und die Vorbeugung des Kirschplatzens geben die Übersichtsartikel von SEKSE (1995a), CHRISTENSEN (1996) sowie PENNELL und WEBSTER (1996).

2.1 Bau und Entwicklung der Kirschfrucht

Die Kirschfrucht entwickelt sich aus einem mittelständigen Fruchtknoten, der aus einem Fruchtblatt mit einer darin eingeschlossenen Samenanlage besteht (RAUH, 1950). Kirschfrüchte besitzen auch eine zweite Samenanlage, die aber in der Regel zugrunde geht (RAUH, 1950). Das Fruchtblatt verwächst mit sich selbst, wodurch eine Verwachsungsnaht entsteht, die noch auf der reifen Frucht erkennbar ist. Deswegen wird die Kirschfruchtoberfläche in der Fachliteratur in die Seite mit Naht (engl. suture) und in die gegenüberliegende Seite ohne Naht (engl. cheek) eingeteilt. Nach der Befruchtung verwelkt der Griffel und es entsteht eine verkorkte Narbe (engl. stylar scar), die ebenfalls noch auf der reifen Frucht sichtbar ist. Die Wand des Fruchtknotens (Perikarp) entwickelt sich schließlich zusammen mit der Samenanlage zu einer typischen Steinfrucht. Dabei erfolgt eine charakteristische Differenzierung des Perikarps in Exokarp, Mesokarp und Endokarp (RAUH, 1950; FRANKE, 1997).

Das **Exokarp** (Fruchthaut) besteht aus einer Kutikula (CM), einer ein bis zwei Zellschichten starken Epidermis und einer darunter liegenden drei bis fünf Zellschichten starken Hypodermis (TUKEY und YOUNG, 1939; GLENN und POOVAIAH, 1989). Die Epi- und Hypodermiszellen sind abgeflacht und gestreckt und verfügen über verdickte Zellwände. Unter dem Exokarp befindet sich das fleischig, saftige **Mesokarp** (Fruchtfleisch), das aus großlumigen und dünnwandigen Parenchymzellen mit kleinen Interzellularräumen besteht (TUKEY und YOUNG, 1939). Das verholzte **Endokarp** (Stein) wird von sklerenchymatischem Gewebe gebildet, das die Samenanlage umschließt (RAUH, 1950). Die Verbindung zwischen

der Frucht und dem Leitgewebe des Kirschbaumes wird durch den Stiel (engl. pedicel) hergestellt, der in der Stielgrube (engl. pedicel cavity) mündet.

Das Wachstum von Süßkirschen zeigt einen für das Steinobst typischen doppelt S-förmigen Verlauf (LILLELAND und NEWSOME, 1934; TUKEY, 1934; KNOCHE et al., 2001; STÖSSER, 2002; KNOCHE et al., 2004; PESCHEL und KNOCHE, 2005; Abbildung 2). In Phase I erfolgt die Zunahme der Fruchtmasse vor allem durch Zellteilung. Stein und Samen werden in der folgenden Phase II gebildet, in der die Fruchtmasse nahezu konstant bleibt. In der abschließenden Phase III findet ein rasantes Wachstum mit Zuwachsraten von bis zu 0.35 g Tag⁻¹ und 0.62 cm² Tag⁻¹ (KNOCHE et al., 2004) vorrangig durch Zellstreckung statt, wodurch das Exokarp mitsamt der CM erheblich gedehnt wird. Als Folge der Dehnung, die auf reifen Früchten zwischen 40 und 60% beträgt, nimmt die Dicke der CM von 2.4 μm (Beginn Phase II) auf 0.9 μm ab (Ende Phase III; KNOCHE et al., 2004).



Abbildung 2. Typischer Wachstumsverlauf von Süßkirschenfrüchten.

2.2 Hypothese über das Platzen von Kirschfrüchten

Die Aufnahme von Niederschlagswasser durch die Fruchtoberfläche wird als primäre Ursache für das Platzen von Kirschen angesehen (VERNER und BLODGETT, 1931; SAWADA, 1934; CHRISTENSEN, 1994). Die Wasseraufnahme verursacht eine Volumenzunahme des Mesokarps, wodurch der Turgor im Mesokarp erhöht und das Exokarp gedehnt wird (CONSIDINE und KRIEDEMANN, 1972). Durch die Erhöhung des Turgors wird das Exokarp unter Zugspannung gesetzt (CONSIDINE und KRIEDEMANN, 1972). Überschreitet der Turgor eine kritische Grenze (Dehnbarkeit des Exokarps), dann reißt das Exokarp ein (CONSIDINE und KRIEDEMANN, 1972) und es entstehen zunächst mikroskopisch kleine Risse, die anfänglich auf die CM beschränkt sind (PESCHEL und KNOCHE, 2005). Bei einem weiteren Anstieg des Turgors weiten sich die Mikrorisse auf das Fruchtfleisch aus und es entwickeln sich makroskopisch sichtbare Platzrisse, die teilweise bis zum Stein reichen (Abbildung 1).

Von einigen Autoren werden in der Literatur Grenzwerte für die Wasseraufnahme angegeben, bei deren Überschreitung mit dem Platzen von Früchten zu rechnen ist. Für die Volumenzunahme sind Grenzwerte von 2 - 5% (VERNER und BLODGETT, 1931) angegeben, für die Massenzunahme von 0.44 - 2.04% (CHRISTENSEN, 1996) bis 18% (KERTESZ und NEBEL, 1935).

Nach der beschriebenen Hypothese ist die Platzanfälligkeit von Kirschen von zwei Faktorenkomplexen abhängig:

- Wasseraufnahme der Kirschfrucht (BEYER und KNOCHE, 2002; BEYER et al., 2002a)
- (ii) Mechanische Eigenschaften von Exo- und Mesokarp (CONSIDINE und KRIEDEMANN, 1972; CONSIDINE und BROWN, 1981; CONSIDINE, 1982; LUSTIG und BERNSTEIN, 1985; GLENN und POOVAIAH, 1989; BELMANS et al., 1990; CHRISTENSEN, 1996; KNOCHE et al., 2004; PESCHEL und KNOCHE, 2005).

Diese Arbeit behandelt die Wasseraufnahme in die Früchte (i). Ziel ist es, Mechanismen und Manipulationsmöglichkeiten der Wasseraufnahme aufzuklären.

2.3 Wasseraufnahme in Kirschfrüchte

2.3.1 Physikalische Grundlagen

Bei einem Niederschlagsereignis erfolgt nach SEKSE (1995a) die Wasseraufnahme in die Kirschfrucht hauptsächlich über die Fruchtoberfläche. Versuchsergebnisse belegen, dass die CM die erste und geschwindigkeitsbestimmende Barriere bei der Wasseraufnahme darstellt (KNOCHE et al., 2000; BEYER und KNOCHE, 2002). Aus diesem Grund kann der Wassertransport durch das Kirschexokarp mit physikalischen Gesetzen für den Transport durch Membranen beschrieben werden. So ist die Wasseraufnahmerate (F in g h⁻¹) durch das Exokarp eine zusammengesetzte Größe, die von verschiedenen Faktoren abhängig ist (Gleichung 1; nach NOBEL, 1999, modifiziert).

Gleichung 1. $F = A \cdot J = A \cdot L_w \cdot \rho \cdot \Delta \Psi$

Nach Gleichung 1 ist F das Produkt aus der Fruchtoberfläche (A in m²) und dem Fluss der Wasseraufnahme pro Flächen- und Zeiteinheit (engl. flux, J in kg³ m⁻² s⁻¹). J entspricht seinerseits dem Produkt aus dem hydraulischen Leitfähigkeitskoeffizienten (L_W in m s⁻¹ MPa⁻¹)¹ des Exokarps, der Dichte (ρ in kg m⁻³) von Wasser und dem Wasserpotentialgradienten ($\Delta\Psi$ in MPa) durch das Exokarp. L_W kann nach Gleichung 2 in die osmotische Wasserleitfähigkeit (P_f in m s⁻¹; Filtrationsleitfähigkeit) des Exokarps umgerechnet werden (HOUSE, 1974; NOBEL, 1999). P_f kennzeichnet die Geschwindigkeit des Wasserpotentialgradienten ($\Delta\Psi$; HOUSE, 1974; SCHÖNHERR, 1982).

Gleichung 2.
$$L_W = P_f \cdot \frac{\overline{V_W}}{R \cdot T}$$

In Gleichung 2 repräsentiert $\overline{V_W}$ das partielle molare Volumen (m³ mol⁻¹) von Wasser, *R* die universelle Gaskonstante (8.314 × 10⁻⁶ m³ MPa mol⁻¹ K⁻¹) und T die absolute Temperatur (K). Wird Gleichung 2 in Gleichung 1 eingesetzt, erhält man Gleichung 3 (BEYER und KNOCHE, 2002), mit der die Wasseraufnahme in Kirschfrüchte beschreiben werden kann.

Gleichung 3.
$$F = A \cdot J = A \cdot P_f \cdot \frac{\rho \cdot \overline{V_W}}{R \cdot T} \cdot \Delta \Psi$$

Die Aufnahme von Regenwasser in Kirschfrüchte bei vollständiger Benetzung und definierter Benetzungsdauer kann im Labor mit Hilfe von gravimetrischen Wasseraufnahmetests simuliert werden. Bei diesen Experimenten werden die Früchte vollständig in Wasser eingetaucht (sog. Immersionstests; BEYER et al., 2002a; WEICHERT et al., 2004). Da die Wasseraufnahmerate (F in g h⁻¹) gravimetrisch bestimmt wird, muss die Dichte (ρ in kg m⁻³) von Wasser in die Berechnung einbezogen werden (Gleichung 1; Gleichung 3).

Die treibende Kraft für die Wasseraufnahme ist der Wasserpotentialgradient ($\Delta \Psi$) zwischen dem Wasserpotential der Frucht (Ψ_{Frucht}) und dem anhaftendem Niederschlagswasser (Ψ_{Wasser})². Da frei verfügbares Wasser definitionsgemäß ein Wasserpotential von 0 MPa

¹ In der englischen Nomenklatur wird L_w als "conductance" (m s⁻¹ MPa⁻¹) bezeichnet, die als Quotient aus der "conductivity" (m² s⁻¹ MPa⁻¹) und dem Fließweg (l in m) definiert ist. Da es keinen deutschen Begriff für die "conductance" gibt, wird die "conductance" in dieser Arbeit als Leitfähigkeit bezeichnet.

² Der Wassertransport erfolgt dabei stets vom Ort des höheren Wasserpotentials zum Ort des geringeren Wasserpotentials (MOHR und SCHOPFER, 1995; SITTE et al., 2002). Das Wasserpotential kennzeichnet die Abweichung des energetischen Zustandes des Wassers im betrachteten System vom Standardzustand reinen Wassers (NOBEL, 1999; SITTE et al., 2002). Wasserpotentiale werden hier in Energie pro Volumeneinheit (J m⁻³)

besitzt (Ψ_{Wasser} ; MOHR und SCHOPFER, 1995; SITTE et al., 2002), entspricht $\Delta \Psi$ dem Wert von Ψ_{Frucht} ($\Delta \Psi = \Psi_{\text{Frucht}}$).

Das Wasserpotential der Kirschfrucht (Ψ_{Frucht}) setzt sich aus verschiedenen Teilpotentialen zusammen, die in unterschiedliche Richtungen wirken und deshalb unterschiedliche Vorzeichen tragen (Gleichung 4; MOHR und SCHOPFER, 1995; NOBEL, 1999; BEYER und KNOCHE, 2002).

Gleichung 4. $\Psi_{Frucht} = (-\Psi_{\Pi}) + (+\Psi_{P}) + (+\Psi_{h}) = (-\Psi_{\Pi}) + (+\Psi_{P})$

Das osmotische Potential (Ψ_{Π}) beschreibt das in der Kirschfrucht osmotisch gebundene Wasser. Ψ_{Π} trägt deshalb ein negatives Vorzeichen und verursacht einen Wassertransport in die Kirschfrucht. Ψ_{P} wird als Turgorpotential bezeichnet und kennzeichnet den hydrostatischen Druck gegen die Zellwand, der einer Wasseraufnahme entgegen wirkt. Dementsprechend besitzt Ψ_{P} ein positives Vorzeichen. Ψ_{h} ist das Gravitationspotential. Da in zellulären Dimensionen der Höhenunterschied keine Rolle spielt, kann Ψ_{h} vernächlässigt werden (NOBEL, 1999; SITTE et al., 2002). Das über alle eingesetzten Kirschsorten gemittelte Ψ_{Frucht} betrug -2.8 MPa (Kapitel 3.3.1.1).

2.3.2 Mechanismen

Der Wassertransport durch Membranen kann durch Diffusion und/oder viskosen Fluss (Syn. Massenfluss) erfolgen (HOUSE, 1974). Die Diffusion beschreibt die individuelle Bewegung der Teilchen in einer Lösung. Dagegen handelt es sich bei viskosem Fluss um einen Transport des gelösten Stoffes mitsamt dem Lösungsmittel. Viskoser Fluss ist i.d.R. der schnellere Transportmechanismus (höhere Leitfähigkeit) im Vergleich zur Diffusion (BEYER et al., 2005). Voraussetzung für viskosen Fluss ist (1) das Vorliegen eines Wasserkontinuums durch die Membran und (2) das Vorhandensein eines Wasserpotentialgradienten (HOUSE, 1974; SCHÖNHERR, 1982). Ob viskoser Fluss am Transport beteiligt ist, wird in der Literatur aus dem Vergleich der Membranleitfähigkeiten in An- (P_f) und Abwesenheit eines Wasserpotentialgradienten (P_d) abgeleitet (HOUSE, 1974; SCHÖNHERR, 1982).

Die Wasserleitfähigkeit (Geschwindigkeit des Wassertransports) in Abwesenheit eines Wasserpotentialgradienten (P_d in m s⁻¹; Selbstdiffusionsleitfähigkeit) kann experimentell mit radioaktiv markiertem Wasser (³H₂O) bestimmt werden (SCHÖNHERR, 1982). In diesem Fall

angegeben. Aufgrund der Beziehung $1 \text{ Jm}^{-3} = 1 \text{ Pa}$ kommen Wasserpotentiale daher Druckgrößen gleich (NOBEL, 1999).

entspricht die treibende Kraft dem Gradienten der Radioaktivitätskonzentration (Δc von ${}^{3}H_{2}O$), so dass der Transport von ${}^{3}H_{2}O$ durch das Exokarp mit dem FICKschen Diffusionsgesetz (Gleichung 5) beschrieben werden kann.

Gleichung 5. $F = A \cdot J = A \cdot P_d \cdot \Delta c$

In Gleichung 5 ist F die Penetrationsrate (in dpm h^{-1} oder cpm h^{-1}) und J der Fluss pro Flächen- und Zeiteinheit (engl. flux, in dpm $m^{-2} s^{-1}$ oder cpm $m^{-2} s^{-1}$) von ${}^{3}H_{2}O$ durch das Exoparp. A (in m^{2}) kennzeichnet die zur Verfügung stehende Fläche für die Penetration von ${}^{3}H_{2}O$.

In Abwesenheit eines Wasserpotentialgradienten stellt die Diffusion den einzig möglichen Transportmechanismus dar (SCHÖNHERR, 1982). Dementsprechend ist Diffusion auch der einzige Transportmechanismus, wenn sich P_d und P_f nicht voneinander unterscheiden ($P_f = P_d$). Wenn P_f jedoch größer ist als P_d ($P_f > P_d$), dann ist viskoser Fluss am Wassertransport beteiligt (HOUSE, 1974; SCHÖNHERR, 1982).

2.3.3 Wege

Die Wasseraufnahme in Kirschfrüchte erfolgt über die Fruchtoberfläche (BEYER und KNOCHE, 2002), entlang der Stiel/Fruchtverbindung (BEYER et al., 2002a) und zu einem unbekannten Anteil durch den Stiel (BEYER et al., 2002a). Der Mechanismus der Wasseraufnahme über die Fruchtoberfläche ist noch nicht vollständig aufgeklärt. Jedoch gibt es Hinweise darauf, dass viskoser Fluss (Syn. Massenfluss) an der Wasseraufnahme in Kirschfrüchte beteiligt ist (BEYER et al., 2005). Wege des Wassertransports durch die Fruchtoberfläche sind (i) die CM (BEYER und KNOCHE, 2002), (ii) Spaltöffnungen (PESCHEL et al., 2003) und (iii) Mikrorisse in der CM (PESCHEL und KNOCHE, 2005).

(i) CM. Die CM überzieht alle primären, oberirdischen Organe terrestrischer Pflanzen und dient als primäre Barriere für den Transport von Substanzen durch die Pflanzenoberfläche (FRANKE, 1967). Die CM schützt die Pflanzen vor unkontrolliertem Wasserverlust (KERSTIENS, 1996; RIEDERER und SCHREIBER, 2001) und bestimmt den Transport von Substanzen in die Pflanze (z.B. Pflanzenschutzmittel; BUKOVAC und PETRACEK, 1993; BAUR, 1998) oder aus der Pflanze (sog. "Leaching" von Metaboliten; SCHÖNHERR und BAUR, 1996). Außerdem schützt die CM vor der Infektion mit Krankheitserregern (z.B. *Botrytis cinerea, Monilia laxa*; BØRVE et al., 2000). Die CM ist eine lipophile Schicht, die der primären Zellwand aufliegt (SITTE et al., 2002). Hauptbestandteile der CM sind eine Polymermatrix aus

Kutin mit eingelagerten (kutikulären) und aufgelagerten (epikutikulären) Wachsen (SITTE et al., 2002). Kutin ist ein natürlicher Polyester, der überwiegend aus Hydroxyfettsäuren mit 16 und/oder 18 C-Atomen gebildet wird (HOLLOWAY, 1993). Die Süßkirsch-CM verfügt über C₁₆- und C₁₈-Hydroxyfettsäuren (PESCHEL, unveröffentlicht). Wachse sind vorwiegend unverzweigte, langkettige, aliphatische Moleküle mit unterschiedlichen funktionellen Gruppen (z.B. Alkane, Alkohole, Aldehvde, organische Säuren; RIEDERER und SCHNEIDER, 1990; REYNHARDT und RIEDERER, 1994). Nach dem von RIEDERER und SCHNEIDER (1990) aufgestellten Strukturmodell bestehen Wachse aus einer kristallinen und einer amorphen Fraktion. Die kristalline Fraktion der kutikulären Wachse bildet die eigentliche Transportbarriere in der CM (RIEDERER und SCHNEIDER, 1990). Die epikutikulären Wachse bestimmen die Benetzbarkeit der CM (HOLLOWAY, 1969 und 1970). Die Benetzbarkeit der CM wird einerseits von der Art der an der Oberfläche exponierten funktionellen Gruppen und andererseits von der physikalischen Struktur (amorpher Film vs. mikroskopisch raue Oberfläche bei Vorliegen von kristallinen epikutikulären Wachsen) der Wachse beeinflusst. Die Kirschfruchtoberfläche ist relativ leicht benetzbar (der Kontaktwinkel eines Wassertropfens auf der Kirschfruchtoberfläche beträgt 94.2°; PESCHEL et al., 2003).

Wasser als ein polares, aber ungeladenes Molekül kann die CM entlang zwei paralleler Wege penetrieren, (1) entlang des lipophilen Weges und (2) entlang des polaren Weges (SCHREIBER et al., 2006).

(1) Lipophile, ungeladene Substanzen penetrieren die CM über den lipophilen Transportweg durch Sorption in, Diffusion durch und Desorption von der CM (SCHÖNHERR und RIEDERER, 1993). 1989; BUKOVAC und PETRACEK, Der lipophile Weg stellt durch Molekülkettenbewegung entstandene Freiräume im lipophilen, amorphen Bereich des Kutins und der Wachse dar (RIEDERER und SCHNEIDER, 1990; POPP et al., 2005). Der Transport durch die lipophile CM ist abhängig von der Lipidlöslichkeit und der Molekülgröße der penetrierenden Substanz. Die Lipidlöslichkeit ist ein Maß für die Sorption der Substanz in der CM und wird mit dem Verteilungskoeffizienten (K_{CM/Wasser}) der Substanz zwischen der CM und der anliegenden wässrigen Phase ausgedrückt (SCHÖNHERR und RIEDERER, 1989; BUKOVAC und PETRACEK, 1993). Die Molekülgröße beeinflusst zusammen mit der Temperatur den Diffusionskoeffizienten (D in m² s⁻¹) und damit die Mobilität der Substanz in der CM (BAUR et al., 1997; BUCHHOLZ et al., 1998).

(2) Polare Substanzen sind nicht lipidlöslich und dementsprechend auch nicht in der Lage, die CM entlang des lipophilen Wegs zu penetrieren. Ein alternativer Transportweg für polare Substanzen sind polare Wege durch die CM (FRANKE, 1964a; FRANKE, 1964b; FRANKE,

1967; NEUMANN und JACOB, 1968; SCHÖNHERR und BUKOVAC, 1970; SCHÖNHERR, 1976a; SCHÖNHERR, 2000; SCHÖNHERR und SCHREiber, 2004; SCHREiber, 2005; SCHLEGEL et al., 2005). Polare Transportwege sind dynamische Strukturen mit porösem Charakter in der hydratisierten CM ("polare Poren"; SCHÖNHERR, 1976a; SCHÖNHERR und SCHMIDT; 1979; SCHREIBER et al., 2001; SCHÖNHERR und SCHREIBER, 2004; SCHLEGEL et al., 2005). Wahrscheinlich entstehen polare Wege durch Sorption von Wasser an orientierten polaren funktionellen Gruppen in der CM, wie z.B. unveresterten freien Carboxyl- und Hydroxylgruppen im Kutinpolymer oder Hydroxylgruppen von Kohlehydraten, die aus den Zellwänden der Epidermiszellen stammen und bis in die CM hineinragen (SCHREIBER et al., 2001; SCHREIBER, 2005). Durch die Wassersorption entsteht ein Wasserkontinuum durch die CM, das als polarer Transportweg fungieren kann (SCHÖNHERR, 1976a). Ein Wasserkontinuum würde viskosen Fluss durch die CM ermöglichen, der im Vergleich zur Diffusion i.d.R. den schnelleren Transportmechanismus darstellt. Wenn polare Transportwege auch im Exokarp von Kirschfrüchten existieren, dann würden diese Wege eine schnelle Wasseraufnahme ermöglichen und damit einen wichtigen Beitrag zum Platzen von Kirschfrüchten liefern. Während die Existenz polarer Transportwege lange Zeit umstritten war, sind in der jüngeren Literatur mehrere Arbeiten erschienen, die die Penetration polarer Substanzen mit der Existenz polarer Wege erklären (SCHÖNHERR, 2000; SCHÖNHERR und SCHREIBER, 2004; SCHREIBER, 2005; SCHLEGEL et al., 2005). Auch für die Kirsche gibt es einige experimentelle Befunde, die mit der Existenz solcher Penetrationswege im Exokarp erklärt werden können (BEYER et al., 2005).

(ii) Spaltöffnungen. Auf der Fruchtoberfläche von Süßkirschen befinden sich Spaltöffnungen, deren Anzahl sich zwischen den Kirschsorten und zwischen den verschiedenen Regionen der Frucht einer Sorte (Stielgrube, Äquatorialebene, Narbenregion) unterscheidet (PESCHEL et al., 2003). Schließzellen und Teile der inneren Oberfläche der Spaltöffnungen sind ebenfalls von einer CM überzogen (GLENN und POOVAIAH, 1989). Die Stomatahöhle ist ungefähr 60 μm tief (GLENN und POOVAIAH, 1989). Literaturangaben zufolge besteht eine positive Beziehung zwischen dem Wassertransport durch das Kirschexokarp und der Stomatazahl (BEYER und KNOCHE, 2002; BEYER et al., 2005), die auf eine Rolle der Stomata bei der Wasseraufnahme hinweisen. Wie Stomata bei der Wasseraufnahme involviert sind, ist derzeit noch unklar.

(iii) Mikrorisse. Mikroskopisch kleine Risse in der CM kommen auf praktisch jeder reifen Kirschfrucht vor (PESCHEL und KNOCHE, 2005). Als Ursache dieser Defekte wird die Dehnung der CM während der Phase III des Fruchtwachstums zusammen mit Änderungen der rheologischen Eigenschaften des Kutinpolymers in Anwesenheit von Wasser (Hydratation der Polymerketten) angenommen (PETRACEK und BUKOVAC, 1995; WIEDEMANN und NEINHUIS, 1998; KNOCHE et al., 2004; PESCHEL und KNOCHE, 2005). Diese Defekte sind Wege schneller Wasseraufnahme durch viskosen Fluss, da an diesen Stellen ein Wasserkontinuum durch die CM gebildet und damit die geschwindigkeitsbestimmende Barriere der CM umgangen wird (KNOCHE et al., 2000; BEYER und KNOCHE, 2002; PESCHEL und KNOCHE, 2005).

2.4 Maßnahmen zur Verringerung des Platzens

Zur Verminderung des Platzrisikos werden im Kirschanbau folgende Maßnahmen durchgeführt:

- Schutz der Früchte vor Niederschlagswasser durch Überdachung der Kirschanlagen
- Beschleunigung des Abtrocknens der Früchte durch Einsatz von Gebläsen, Ventilatoren und Hubschraubern
- (iii) Spritzapplikation verschiedener Substanzen.

(i) Durch eine Überdachung (z.B. Plastikfolie) von Kirschanlagen wird der Kontakt zwischen Fruchtoberfläche und Niederschlagswasser verhindert (BEYER und KNOCHE, 2003). Unter einer Überdachung kann der Erntetermin noch um einige Tage verzögert werden. Dies bringt meist bessere Verkaufserlöse ein (FEUCHT et al., 2001). Allerdings ist eine Überdachung kostenintensiv, arbeitsaufwendig und windanfällig (PENNELL und WEBSTER, 1996) sowie in Jahren mit einer regenfreien Erntezeit nutzlos. Hinzu kommt, dass unter Plastikfolien die Temperatur sehr stark ansteigen kann (PENNELL und WEBSTER, 1996). Auch kann in den Morgenstunden eine Kondensation von Wasserdampf auf der Fruchtoberfläche stattfinden, wodurch in geringem Umfang eine Wasseraufnahme und damit auch ein Platzen der Früchte verursacht wird (BEYER und KNOCHE, 2003). Durch eine Überdachung wird der Kirschanbau mit Zusatzkosten belastet. Der wirtschaftliche Nutzen ist aber fraglich.

(ii) In der Praxis werden Gebläsespritzen, Ventilatoren oder Hubschrauber eingesetzt, um das Abtrocknen der Früchte nach einem Niederschlagsereignis zu beschleunigen (BEYER und KNOCHE, 2003). Über die Wirksamkeit dieser Maßnahme liegen keine Angaben in der Literatur vor. Zu bedenken ist, dass mit dem Abtrocknen der Früchte erst nach dem Regenfall begonnen werden kann und dadurch die Wasseraufnahme während des Niederschlags nicht verhindert wird. Zudem besteht die Gefahr, dass durch die starke Bewegung der Früchte bei der Trocknung die zur Reife ohnehin locker werdende Stiel/Fruchtverbindung weiter belastet wird. Dies wiederum erhöht die Wasseraufnahme entlang der Stiel/Fruchtverbindung (BEYER et al., 2002a).

(iii) In der Literatur wird über Spritzapplikationen mit verschiedenen Substanzen zur Verringerung des Platzens von Kirschfrüchten berichtet (Mineralsalze, Fungizide, Benetzungsmittel, Antitranspirantien, Wachstumsregulatoren; CHRISTENSEN, 1996). Für Fungizide, Benetzungsmittel, Antitranspirantien und Wachstumsregulatoren wurden bislang keine konsistenten Wirkungen dokumentiert. Die Wirkungshypothesen sind zum Teil widersprüchlich. So sollen beispielsweise Benetzungsmittel das Ablaufen der Wassertropfen fördern. Nachgewiesen ist aber auch, dass die Wasserleitfähigkeit der CM durch Benetzungsmittel erhöht werden kann (RIEDERER und SCHÖNHERR, 1990). Welche Einflüsse überwiegen ist nicht bekannt. Die meisten Studien zur Wirkung von Mineralsalzen auf das Platzen beschäftigen sich mit Ca-Salzen. In vielen Arbeiten wurde eine Verringerung des Platzens nach einer Applikation von Ca-Salzen [CaCl₂, Ca(OH)₂] beobachtet (VERNER, 1937; CALLAN, 1986; BROWN et al., 1995 und 1996; LANG und FLORE, 1999; REED et al., 1999). Es wird generell angenommen, dass Zellwandkomponenten im Exokarp durch Ca²⁺ verknüpft werden, wodurch die Elastizität der Zellwände und damit die Dehnung des Exokarps verringert wird (LIDSTER et al., 1978 und 1979; GLENN und POOVAIAH, 1989). Aus diesem Grund wird in den USA 0.5 bis 1% CaCl₂ periodisch während eines Niederschlagsereignisses appliziert (LANG und FLORE, 1999; REED et al., 1999). Jedoch wurden positive Wirkungen von Ca²⁺-Applikationen auf die Platzfestigkeit nicht in allen Versuchen festgestellt (LOONEY, 1985; KOFFMANN et al., 1996). Über die Wirkung anderer Salze ist wenig bekannt. BULLOCK (1952) wies in Immersionstests nach, dass Kationen (Ca, Cu, Fe, Al, Th, U) das Platzen wirksamer verringern als Anionen. BANGERTH (1968) beobachtete ebenfalls in Immersionstests eine verbesserte Platzfestigkeit von Kirschfrüchten in Anwesenheit von Ca, Al und Fe. BEYER et al. (2002b) zeigten, dass anorganische Fe³⁺-Salze und AlCl₃, aber nicht CaCl₂ den Wassertransport durch das Kirschexokarp verringerten. Eine Verringerung der Wasseraufnahme durch Applikation bestimmter Mineralsalze stellt möglicherweise ein geeignetes Instrument zur Verringerung der Platzanfälligkeit von Kirschfrüchten dar.

2.5 Ziele der Arbeit

Nach dem dargestellten Kenntnisstand leiten sich folgende Ziele für die vorliegende Arbeit ab:

- 1. Schlüssiger Nachweis von polaren Penetrationswegen im Kirschexokarp.
- 2. Untersuchung des Einflusses ausgewählter Salze auf die Wasseraufnahme.
- 3. Aufklärung der Wirkung von Fe-Salzen.
- 4. Untersuchung der Praxistauglichkeit von Fe-Salzen.

Die mechanistische Vorgehensweise in dieser Arbeit erforderte, eine Vielzahl von Experimenten mit oft unterschiedlicher Methodik durchzuführen. Um dem Leser den damit verbundenen ständigen Wechsel von Experimenttypen zu ersparen, wurden der Material- und Methodenteil sowie der daran anschließende Ergebnisteil nach Ähnlichkeit von Methoden gegliedert. In der Diskussion werden schließlich die Ergebnisse der Vielzahl von Experimenten den Zielen der Arbeit entsprechend zusammengeführt und abschließend diskutiert. Daher unterscheidet sich die Gliederung des Material- und Methoden- sowie des Ergebnisteils von der Gliederung der Diskussion.

Einen Überblick über die zur Bearbeitung des jeweiligen Ziels durchgeführten Experimente gibt Abbildung 3.

1. Nachweis polarer Penetra- tionswege im Exokarp	2. Einfluss ausgewählter Salze auf die Wasseraufnahme	3. Wirkung von Fe-Salzen	4. Praxistauglich- keit von Fe- Salzen	
 Viskosität Molekularge- wicht Apparentes Wasserpotential 	 Ausgewählte Kationen Interaktionen zwischen Kationen 	 Fe-Salze Ausgewählte anorganische und organische Fe-Salze sowie -Chelate 	 Fe-Salze Konzentrations- wirkung Reversibilität Inkubationsdauer 	
Temperaturab- hängigkeit		 Zeitabhängigkeit Einfluss auf größenselektive Transportwege 	 Beständigkeit der Wirkung nach unterschiedlicher Trockungsdauer Einfluss auf Löcherung d Bigge 	
		 Zeitabhängig- keit Spaltöffnungs- dichte 	 Wirkung auf die Stiel/Fruchtver- bindung 	
Einfluss von Viska auf die Wasserauft Früchte (Immersic Einfluss ausgewäh Wasseraufnahme i (Immersionstests;	osität und Molekülgröße nahme in intakte onstests; Kapitel 3.3.1) alter Salze auf die in intakte Früchte Kapitel 3.3.2)	 Astomatäre Exokarp- segmente und isolierte Kutikulas Positionierung von FeCl₃ Receiver-pH und Citrat- puffer 	• Einfluss von Fe- Salzen auf das Platzen von intakten Früchten	
Einfluss von Fe-Salzen auf das Platzen von intakten Früchten (Kapitel 3.4)		Temperaturab- hängigkeit Einfluss von		
Einfluss von FeCl ³ H ₂ O durch Exoka isolierte Kutikulas Diffusion; Kapitel	auf die Diffusion von upsegmente und (Infinite-Dose- 3.5.2)	 Receiver-pH Positionierung von FeCl₃ 		
Diffusion von ¹⁴ C- durch Exokarpseg Kutikulas (Infinite Kapitel 3.5.3)	-NAA und ¹⁴ C-2,4-D mente und isolierte e-Dose-Diffusion;	 Spaltöffnungs- dichte Astomatäre Exokarp- segmente und isolierte 		
Diffusion von ⁵⁵ Fe Exokarpsegmente (Infinite-Dose-Dif	Cl ₃ durch und isolierte Kutikulas fusion; Kapitel 3.5.4)	Kutikulas Ausgewählte Gegenionen oder Chelatoren 		

Abbildung 3. Übersicht über die in der Arbeit untersuchten Ziele (weiße Kästchen) mit den jeweiligen Einzelexperimenten und Experimenttypen (farbige Kästchen).

3 Material und Methoden

3.1 Pflanzenmaterial

Reife Süßkirschenfrüchte (Prunus avium L.; cv. Adriana, Burlat, Early Rivers, Hedelfinger, Regina, Sam, Summit, Van; alle Sorten auf Unterlage Alkavo) wurden in Erwebsanlagen in der Nähe von Halle (Saale) oder in Versuchsanlagen bei Dresden (Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen, Institut für Obstzüchtung Dresden-Pillnitz), Erfurt (Lehr- und Versuchsanstalt Gartenbau Erfurt), Freiburg (Landratsamt Freiburg, Breisgau-Hochschwarzwald) und Marquardt (Bundessortenamt, Prüfstelle Marquardt) in den Anbaujahren 2000 bis 2005 geerntet. Gleichmäßig reife Früchte ohne Defekte wurden in das Labor transportiert und dort entweder direkt in ein Experiment oder für spätere Untersuchungen in ein CA-Lager (Controlled Atmosphere; 1.2 ± 0.1 °C, 71 ± 0.4 % RH, $17.6 \pm 0.2\%$ CO₂, $17.4 \pm 0.0\%$ O₂; STREIF und HARB, 2004) überführt. Gelagerte Früchte wurden wöchentlich aus dem CA-Lager entnommen und bis zum Experiment bei 1 ± 0.5 °C und $80 \pm 5\%$ RH aufbewahrt. Die maximale Lagerdauer betrug 67 d. Aus der Analyse der gepoolten Kontrollbehandlungen ergab sich eine geringe, aber signifikante Zu- oder Abnahme der Wasseraufnahmerate (F für 0 bis 0.75 h) mit zunehmender Lagerdauer. Das Regressionsmodell Jahre 2002 für die repräsentativen und 2003 lautete: $F(mg h^{-1}) = 3.04 (\pm 0.19) - 0.014 (\pm 0.005) \times Lagerdauer (d)$ $(r^2 = 0.03^{**}, n = 271 Früchte;$ Jahr 2002) und F (mg h⁻¹) = 3.15 (\pm 0.26) + 0.015 (\pm 0.006) × Lagerdauer (d) (r² = 0.03^{*}, n = 243 Früchte; Jahr 2003). Die Bestimmtheitsmaße von lediglich 3% und die gegenläufigen Trends in den beiden Jahren belegen, dass nur ein schwacher Zusammenhang zwischen Lagerdauer und Wasseraufnahme besteht und damit die Lagerdauer als Einflussgröße zu vernachlässigen ist.

Reife **Tomaten**früchte (*Lycopersicon esculentum* Mill., Sorte unbekannt) wurden in einem Großhandelsmarkt in Halle (Saale) eingekauft und reife **Paprika**früchte (*Capsicum annuum* L., cv. Jive) in einer Versuchsanlage bei Straelen (Gartenbauzentrum Straelen/Köln-Auweiler) geerntet.

3.2 Herstellung von Exokarpsegmenten und Isolation von Kutikulas

Exokarpsegmente (ES) wurden aus intakten Kirschfrüchten gewonnen. Sie wurden auf der Seite ohne Naht mit einer Rasierklinge (Gillette Super Silver; Gillette Berlin, BRD) herausgeschnitten. Die ES bestanden aus Epidermis, Hypodermis und einigen darunter liegenden Zellschichten des Mesokarps (KNOCHE et al., 2000). ES wurden bis zum Experiment in 1 oder 2 g l^{-1} NaN₃ bei 5 °C aufbewahrt.

Kutikulas (CM) wurden aus Süßkirschen-, Tomaten- und Paprikafrüchten isoliert. Dazu wurden mit einem Korkbohrer (\emptyset 15.25 oder 17.39 mm) Scheiben aus der Seite ohne Naht (bei Süßkirschen) oder aus der Äquatorialebene der Früchte (bei Tomaten und Paprika) gestanzt. Die Exokarpscheiben wurden in einer Lösung aus Pektinase (90 ml l⁻¹ Panzym Extra; Novo Nordisk Ferment Ltd., Dittingen, Schweiz), Zellulase (nur bei Tomate; 5 g l⁻¹ Zellulase EC 3.2.1.4. von *Aspergillus niger*; SIGMA Chemical CO, St. Louis, USA), Natriumazid (1 g l⁻¹ NaN₃; Merck Eurolab GmbH, Darmstadt, BRD) und Natriumcitrat (50 mM, pH 4.0; Carl Roth GmbH, Karlsruhe, BRD) bei 22 °C inkubiert bis sich die CM vom Gewebe ablöste (ORGELL, 1955; YAMADA et al., 1964). Danach wurden die isolierten CM zur Entfernung von Zersetzungsprodukten und Enzymresten in entionisiertem Wasser (5 Wechsel über 14 d), Borax (nicht bei Paprika-CM; 0.02 M, pH 9.8, 2 Wechsel über 2 d) und wieder entionisiertem Wasser (2 Wechsel über 5 d) desorbiert. Bis zum Beginn des Experiments wurden Süßkirsch-CM in entionisiertem Wasser bei 5 °C aufbewahrt. CM aus Tomate und Paprika wurden dagegen trocken bei Zimmertemperatur gelagert.

3.3 Wasseraufnahme in intakte Früchte

3.3.1 Einfluss von Viskosität und Molekülgröße

Wenn polare Penetrationswege mit porösem Charakter auch im Exokarp von Süßkirschenfrüchten existieren, dann sollte (i) die Wasseraufnahme abhängig von der Viskosität der Inkubationslösung und (ii) die Penetration polarer Substanzen größenselektiv sein (siehe Abbildung 3, S. 14).

3.3.1.1 Allgemeiner Ablauf eines Wasseraufnahmetests

Durch Immersion von reifen Süßkirschenfrüchten (22 °C) verschiedener Sorten (cv. Adriana, Burlat, Early Rivers, Hedelfinger, Regina, Sam) wurde die Wasseraufnahme durch das Exokarp untersucht. Da bei Früchten der Süßkirsche Stiel-Frucht-Verbindung und Stielende Regionen bevorzugter Wasseraufnahme darstellen (BEYER et al., 2002a), wurde vor der Inkubation jeweils der Stiel entfernt und das verbleibende Loch mit Silikon (3140 RTV Coating; Dow Corning GmbH, Wiesbaden, BRD) verschlossen. Diese Maßnahme bewirkte eine Begrenzung der Wasseraufnahme auf das Exokarp der Früchte (BEYER et al., 2002a).

Im Wasseraufnahmetest wurden die Früchte in zwei Intervallen zu je 45 min in der entsprechenden Lösung inkubiert. Diese Inkubationszeit stellt den optimalen Kompromiss zwischen der Messbarkeit der Wasseraufnahme einerseits und dem Platzrisiko der Früchte in den Versuchen andererseits dar. Die Wasseraufnahme wurde für jede einzelne Frucht gravimetrisch (Analysenwaage Modell BP 211 D; Sartorius AG, Göttingen, BRD) bestimmt. Dazu wurden die Früchte aus der Lösung entnommen, mit Zellstoff abgetrocknet, gewogen und wieder in die Lösung überführt. Aus der Beziehung zwischen kumulativer Wasseraufnahme und Zeit wurde die Wasseraufnahmerate (F in g h⁻¹) durch lineare Regression für jede einzelne Frucht ermittelt. Das Mittel der Bestimmtheitsmaße lag in den Experimenten bei 0.96 ± 0.01 (n = 539 Früchte). Dies deutet auf eine konstante Wasseraufnahmerate im Betrachtungszeitraum hin. Die Aufnahmerate wurde auf die Fruchtoberfläche (A in m²) bezogen und der Fluss der Wasseraufnahme pro Flächen- und Zeiteinheit (J in kg $m^{-2} s^{-1}$) entsprechend Gleichung 3 (siehe Kapitel 2.3.1) bestimmt. Die Größe der Fruchtoberfläche wurde aus der Fruchtmasse unter Annahme einer Kugelform und aus der Dichte der Kirschfrucht von etwa 1000 kg m⁻³ ermittelt. In einigen Experimenten wurde die osmotische Wasserleitfähigkeit (P_f in m s⁻¹) des Exokarps nach Gleichung 3 (siehe Kapitel 2.3.1) berechnet.

Zur Bestimmung des Wasserpotentials wurden Süßkirschenfrüchte in Lösungen von Polyethylenglykol 6000 (PEG 6000, mittleres Molekulargewicht 6000 g mol⁻¹; Merck Eurolab GmbH, Darmstadt, BRD) mit unterschiedlicher Konzentration inkubiert (n = 9 bis 10 Früchte pro Konzentration und Sorte). Das osmotische Potential (Ψ_{Π}) der Lösungen wurde mit einem Wasserdampfdruck-Osmometer (Modell 5520; Wescor Inc., Logan, Utah, USA) bestimmt. Die höchste Konzentration der PEG-Lösung wurde jeweils so gewählt, dass ihr osmotisches Potential (Ψ_{Π}) geringer war als das Wasserpotential der Früchte (Ψ_{Frucht}). Aus der Beziehung zwischen Wasseraufnahmerate (F) und Ψ_{Π} der PEG-Lösung wurde durch lineare Regression das Ψ_{Π} einer hypothetischen PEG-Lösung ermittelt, die keine Veränderung der Fruchtmasse verursacht. In diesem Fall entspricht Ψ_{Π} dem Ψ_{Frucht} . Wenn die Beziehung zwischen Wasseraufnahme und osmotischem Potential der PEG-Lösung nicht linear war, wurde die Regression auf die Datenpunkte beschränkt, die sich nahe dem Wasserpotential der Frucht befanden. Ermittelte Werte für Ψ_{Frucht} betrugen im Mittel aller Sorten -2.8 MPa und die Spannweite reichte von -2.5 MPa (cv. Adriana) bis -3.2 MPa (cv. Burlat).

3.3.1.2 Viskosität

Der Einfluss der Viskosität auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Adriana, Burlat, Early Rivers, Hedelfinger, Regina, Sam) wurde durch Inkubation der Früchte in Lösungen von Gummi arabicum (aus Acacia; Carl Roth GmbH, Karlsruhe, BRD) mit unterschiedlicher Konzentration untersucht (n = 9 bis 10 Früchte pro Konzentration und Sorte). Gummi arabicum wurde verwendet, weil sich die dynamische Viskosität der Lösung mit ansteigender Konzentration stark erhöhte, sich das osmotische Potential der Lösung dagegen im Vergleich zu anderen Osmotika (NaCl, Glycerin, Prolin, Mannit, Saccharose, PEG) aber nur geringfügig änderte (relativ zum Wasserpotential der Früchte). Dadurch wurde die treibende Kraft der Wasseraufnahme nur wenig verändert. Die dynamische Viskosität der Inkubationslösungen wurde mit Ubbelohde-Viskosimetern (Schott AG, Mainz, BRD) bestimmt und betrug 1.3×10^{-3} bis 115.9×10^{-3} Pa s bei Konzentrationen von 10 bis 300 g l⁻¹ (entspricht osmotischen Potentialen von -0.13 bis -0.44 MPa). Zwischen dem osmotischen Potential (Ψ_{Π}) der Gummi arabicum-Lösung und der dynamischen Viskosität (n) bestand eine enge Beziehung, die mit folgender Gleichung beschrieben wurde: η (Pa s) = 6.1 (± 4.2) × 10⁻³ – 0.13 (± 0.04) × Ψ_{Π} + 0.85 (± 0.08) × Ψ_{Π}^{2} (r² = 1.00, P = 0.0001, n = 6 Konzentrationen). Die eingesetzten Sorten unterschieden sich signifikant in der Anzahl von Stomata pro Frucht mit Werten von 143 (cv. Adriana) bis 2124 (cv. Hedelfinger; PESCHEL et al., 2003).

3.3.1.3 Molekulargewicht

Der Einfluss des Molekulargewichts (MW) auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp von reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Adriana, Hedelfinger, Sam) wurde durch Inkubation der Früchte in isotonischen Lösungen (osmotisches Potential der Inkubationslösung entspricht dem Wasserpotential der Früchte) ausgewählter Osmotika untersucht (n = 9 bis 10 Früchte pro Osmotikum und Sorte). Dieses Experiment basiert auf folgender Überlegung: Verhalten sich die Früchte wie ein "ideales Osmometer", sollte bei Inkubation der Früchte in isotonischen Lösungen keine Wasseraufnahme unabhängig von der Molekülgröße des Osmotikums messbar sein. Existieren dagegen im Exokarp der Kirschen größenselektive polare Poren, ist eine Penetration der Osmotika in die Frucht zu erwarten, die ihrerseits wiederum eine messbare Wasseraufnahme nach sich zieht. Das Wasserpotential der Früchte betrug -2.5, -2.8 und -2.7 MPa für cv. Adriana, cv. Hedelfinger und cv. Sam. Die eingesetzten Osmotika waren NaCl (MW = 58 g mol⁻¹), Glycerin (MW = 92 g mol⁻¹), Mannit (MW = 182 g mol⁻¹), Saccharose (MW = 342 g mol⁻¹) und PEG 6000 (MW = 6000 g mol⁻¹).

3.3.1.4 Apparentes Wasserpotential

Das apparente Wasserpotential³ (Ψ'_{Frucht}) wurde durch Inkubation reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) in Konzentrationsreihen von Osmotika mit unterschiedlichem Molekulargewicht (MW), wie in Kapitel 3.3.1.1 beschrieben, bestimmt (n = 7 bis 10 Früchte pro Konzentration und Osmotikum). Dafür wurden die Osmotika NaCl ($MW = 58 \text{ g mol}^{-1}$), Glycerin $(MW = 92 \text{ g mol}^{-1})$, Prolin $(MW = 115 \text{ g mol}^{-1})$, Saccharose $(MW = 342 \text{ g mol}^{-1})$, PEG 1500 $(MW = 1500 \text{ g mol}^{-1})$ und PEG 6000 $(MW = 6000 \text{ g mol}^{-1})$ eingesetzt. Penetrieren diese Moleküle in Abhängigkeit von der Molekülgröße entlang größenselektiver Transportwege durch das Exokarp, wäre das apparente Wasserpotential eine Funktion der Molekülgröße. In der Literatur werden Reflexionskoeffizienten (o, dimensionslos) verwendet, um die relative Leichtigkeit zu bestimmen, mit der ein gelöster Stoff eine Membran penetriert im Vergleich zu einem Stoff, für den die Membran undurchlässig ist (NOBEL, 1999)⁴. In diesem Fall wurde angenommen, dass das Exokarp von Süßkirschenfrüchten für Moleküle von PEG 6000 aufgrund ihrer Größe impermeabel war ($\sigma = 1$). Die Reflexionskoeffizienten für die eingesetzten Osmotika wurden aus dem Quotienten zwischen ermitteltem Wasserpotential bei Inkubation in PEG 6000 (Ψ_{Frucht}) und dem apparenten Wasserpotential bei Inkubation in dem entsprechenden Osmotikum (Ψ'_{Frucht}) nach Gleichung 6 (MOHR und SCHOPFER, 1995, modifiziert) berechnet.

Gleichung 6.
$$\sigma = \frac{\Psi_{Frucht}}{\Psi'_{Frucht}}$$

Um eine Beziehung zwischen dem Reflexionskoeffizienten und der Molekülgröße der Osmotika aufzustellen, wurden die hydrodynamischen Radien (r in m) der Substanzen nach der Stokes-Einstein-Gleichung (Gleichung 7; BEYER et al., 2002b) berechnet. Da polare Substanzen Hydrathüllen besitzen (CHANG, 2000), die beim Eintritt in die CM nicht abgestreift werden können (SCHÖNHERR, 2000; SCHREIBER, 2005), ist eine engere Beziehung zwischen dem Reflexionskoeffizienten und dem hydrodynamischem Radius als mit dem Molekulargewicht zu erwarten.

³ Das apparente Wasserpotential kennzeichnet das Wasserpotential der Früchte, dass durch Inkubation in Lösungen eines "nicht idealen Osmotikums" bestimmt wurde. Ein "nicht ideales Osmotikum" ist in der Lage, das Exokarp zu penetrieren.

⁴ Der Reflexionskoeffizient kann Werte von 0 bis 1 annehmen. Ein Reflexionskoeffizient von 0 kennzeichnet ein Osmotikum, das die Membran vollkommen ungehindert penetrieren kann und ein Reflexionskoeffizient von 1 beschreibt ein Osmotikum, für das die Membran völlig impermeabel ist.

Gleichung 7. $D = \frac{k \cdot T}{6 \cdot \pi \cdot \eta \cdot r}$

In dieser Gleichung beschreibt D die Diffusionskoeffizienten (in m² s⁻¹) der betreffenden Osmotika in Wasser, die aus der Literatur entnommen wurden (DERLACKI et al., 1985; LIDE, 1995; LONGSWORTH, 1953). k ist die Boltzmann-Konstante (k = 1.381×10^{-23} J K⁻¹), T die absolute Temperatur (in K) und η die Viskosität von Wasser ($\eta = 0.8909 \times 10^{-3}$ kg s m⁻¹ bei 25 °C). Weil NaCl in Na⁺ und Cl⁻ dissoziiert, wurde in den Analysen der Radius von Na⁺ angenommen, da dieser größer ist als derjenige von Cl⁻.

Da für PEG 1500 und PEG 6000 keine Diffusionskoeffizienten in Wasser veröffentlicht sind, wurden die Molekülradien dieser Substanzen aus einer nicht-linearen Regression durch publizierte Radien für PEG mit Molekulargewichten von 400 bis 8000 g mol⁻¹ ermittelt (Tabelle 2 in ATHA und INGHAM, 1981). Das Regressionsmodell lautete: $r (\times 10^{-9} \text{ m}) = 0.03 \times MW (g \text{ mol}^{-1})^{0.50} (n = 5, r^2 = 1.00).$

3.3.2 Einfluss ausgewählter Salze

In dieser Versuchsserie sollte die Wirkung (i) von ausgewählten Kationen (geprüft als Chloridsalze soweit verfügbar) sowie (ii) von verschiedenen Fe-Salzen auf die Wasseraufnahme in Süßkirschen untersucht werden (siehe Abbildung 3, S. 14).

3.3.2.1 Allgemeiner Ablauf eines Wasseraufnahmetests

Der Einfluss ausgewählter Salze auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp von reifen Süßkirschenfrüchten verschiedener Sorten wurde in Immersionstests (25 °C), wie in Kapitel 3.3.1.1 beschrieben, untersucht. Im Unterschied zu den in Kapitel 3.3.1.1 beschriebenen Experimenten wurde der Salzeffekt jedoch mit verbundenen Stichproben getestet. Dabei wurden Früchte in Einzelgefäßen erst in entionisiertem Wasser (0 bis 0.75 h) und anschließend in einer Salzlösung (0.75 bis 1.5 h, 1.5 bis 2.25 h, in einigen Experimenten auch 2.25 bis 3 h) inkubiert. Salzvergleiche erfolgten auf equimolarer Basis bei niedrigen Konzentrationen (meist 10 mM), so dass der osmotische Einfluss auf die Wasseraufnahme klein gehalten wurde. Eine 10 mM Salzlösung eines dreiwertigen Kations besaß ein osmotisches Potential von \geq -0.18 MPa. Dieser Wert entsprach lediglich 6.4% des über alle Sorten gemittelten Wasserpotentials (-2.8 MPa) der Früchte. Alle Lösungen wurden erst kurz vor Beginn des Experiments angesetzt.

Die Wasseraufnahme wurde gravimetrisch bestimmt, indem die Früchte aus der Lösung entnommen, mit Zellstoff abgetrocknet, anschließend gewogen und danach wieder in die Lösung überführt wurden. Aus dem Quotient zwischen Massenzunahme (g) und Länge der Inkubationsperiode (0.75 h) wurde die Wasseraufnahmerate (F in g h⁻¹) während des ersten (F^I, 0 bis 0.75 h), zweiten (F^{II}, 0.75 bis 1.5 h), dritten (F^{III}, 1.5 bis 2.25 h) oder vierten Intervalls (F^{IV}, 2.25 bis 3 h) ermittelt. Der Salzeinfluss wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^I, F^{III}/F^I oder F^{IV}/F^I) in Anwesenheit (F^{II}, F^{III} oder F^{IV}) und Abwesenheit (F^I) der Salze gekennzeichnet. Durch die sequentielle Behandlung wurde die Salzwirkung nicht durch die zum Teil hohe Variabilität zwischen den Früchten maskiert.

3.3.2.2 Ausgewählte Kationen

Es wurde die Wirkung von einwertigen (Ag, K, Li, Na, NH₄), zweiwertigen (Ba, Ca, Cd, Cu, Hg, Mg, Mn, Sr, Zn) und dreiwertigen Kationen (Al, Eu, Fe) auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp von reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) untersucht (n = 7 bis 54 Früchte pro Kation). Mit Ausnahme von Ag, das als Nitrat eingesetzt wurde, wurden alle Kationen in Form von Chloriden getestet. Chloride wurden verwendet, weil sie gut wasserlöslich sind und das Cl⁻-Ion keinen Einfluss auf die osmotische Wasserleitfähigkeit des Exokarps hat (BEYER et al., 2002b).

Vorversuche zum Einfluss des Donor-pH ergaben, dass der pH-Wert des Donors weder bei Inkubation von Süßkirschfrüchten (cv. Sam) in entionisiertem Wasser noch in 10 mM CaCl₂ einen signifikanten Einfluss auf die Verhältnisse F^{II}/F^I und F^{III}/F^I der Wasseraufnahme ausübte (Abbildung 28, Anhang).

3.3.2.3 Interaktionen zwischen Kationen

Interaktionen zwischen KCl/FeCl₃, CaCl₂/FeCl₃, CuCl₂/FeCl₃, HgCl₂/FeCl₃, AlCl₃/FeCl₃ und EuCl₃/FeCl₃ auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) wurden mit Hilfe von sequentiellen oder gleichzeitigen Behandlungen untersucht. Dabei wurden folgende Donorsequenzen verwendet: H₂O/H₂O/H₂O, H₂O/Salz1/Salz1, H₂O/Salz2/Salz2, H₂O/Salz1/Salz2, H₂O/Salz2/Salz1, H₂O/Salz1+2/Salz1+2 (n = 7 bis 10 Früchte pro Donorsequenz und Interaktion). Die Salzkonzentration betrug 10 mM. Wurden beide Salze simultan angeboten, entsprach die Konzentration für jedes einzelne Salz jeweils 5 mM. Es wurden die Wasseraufnahmeraten im entsprechenden Intervall (F^I, F^{II}, F^{III}) und die Verhältnisse zwischen den Aufnahmeraten (F^{II}/F^I, F^{III}/F^I) ermittelt.

3.3.2.4 Fe-Salze

3.3.2.4.1 Ausgewählte anorganische und organische Fe-Salze sowie - Chelate

Inwiefern die Verringerung der Wasseraufnahme durch FeCl₃ von der Oxidationsstufe des Fe und dem Anion abhängt, wurde in einem Experiment mit verschiedenen Fe-Salzen (zweioder dreiwertig, verschiedene Anionen) geprüft. Dabei wurde der Einfluss von ausgewählten anorganischen [FeCl₂, FeCl₃, Fe(NO₃)₃, FeSO₄, Fe₂(SO₄)₃; Experiment 1] und organischen Fe-Salzen [Fe(III)-Ammonium-Citrat, Fe(III)-Citrat, Fe(II)-Gluconat, Fe(II)-Glucoheptonat, Fe(III)-Glucoheptonat; Experiment 2] sowie von Fe-Chelaten [EDTA-Fe(III)-Na, Fe(II)-IDHA, Fe(III)-IDHA; Experiment 3] auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp von reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) untersucht (n = 8 bis 39 Früchte pro Salz). Alle Salze wurden bei einer Konzentration von 10 mM eingesetzt.

3.3.2.4.2 Zeitabhängigkeit

Es wurde der Zeitverlauf der Wasseraufnahme durch das Exokarp von reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) bei durchgängiger Inkubation über 3 h in Wasser, 10 mM FeCl₃ oder 10 mM Fe(III)-Glucoheptonat untersucht (n = 10 Früchte).

3.3.2.4.3 Konzentrationswirkung

Im ersten Experiment wurde die Wirkung der Konzentration von FeCl₃ auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp von reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) bei 0, 0.01, 0.1, 1, 10 und 100 mM (entspricht osmotischen Potentialen von -0.12, -0.18 und -0.70 MPa für Konzentrationen von 0, 10 und 100 mM) getestet (n = 9 bis 10 Früchte). Im zweiten Experiment wurde der Konzentrationseinfluss von FeCl₃ mit demjenigen von Fe(III)-Glucoheptonat auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) bei Konzentrationen von 0, 1, 10 und 100 mM verglichen (n = 8 bis 10 Früchte).

3.3.2.4.4 Reversibilität

Die Reversibilität der Wirkung von FeCl₃ (10 mM) auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp von reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) wurde mit Hilfe von sequentiellen Behandlungen untersucht. Dabei wurden folgende Donorsequenzen verwendet: H₂O/H₂O/H₂O/H₂O, H₂O/FeCl₃/FeCl₃/FeCl₃, H₂O/FeCl₃/H₂O/H₂O, H₂O/FeCl₃/HCl/HCl

(n = 8 bis 10 Früchte). Die Donorlösung "HCl" entsprach entionisiertem Wasser, dessen pH-Wert auf 2.6 durch Zusatz von HCl (ohne Puffer) abgesenkt wurde.

3.3.2.4.5 Inkubationsdauer

Der Einfluss der Inkubationsdauer von reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Sam, Summit) in 10 mM FeCl₃ auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp wurde wie folgt untersucht: Als Donor wurde Wasser im ersten (0 bis 0.75 h) und im dritten Intervall (1.5 bis 2.25 h) eingesetzt. Das zweite Intervall (0.75 bis 1.5 h) bestand zu unterschiedlichen Anteilen aus einer Inkubation in 10 mM FeCl₃ und Wasser für 0 und 45 min, 1 und 44 min, 5 und 40 min, 15 und 30 min, 30 und 15 min sowie 45 und 0 min (n = 8 bis 10 Früchte). Um ein Verschleppen von FeCl₃ beim Wechsel der Inkubationslösung im zweiten Intervall zu vermeiden, wurden die Früchte nach Entnahme aus der FeCl₃-Lösung abgetrocknet und erst danach wieder in Wasser überführt.

3.3.2.4.6 Beständigkeit der Wirkung nach unterschiedlicher Trocknungsdauer

In diesen Experimenten wurde die Beständigkeit der Fe-Wirkung auf die Wasseraufnahme nach einer Aufbewahrung der Kirschfrüchte unter atmosphärischen Bedingungen (zwischenzeitliche Trocknung) untersucht. Eine Applikation von Fe-Salzen in der Obstanlage soll eine reduzierte Wasserleitfähigkeit des Exokarps induzieren, die bei nachfolgenden Niederschlagsereignissen erhalten bleibt. Die Vorbehandlung erfolgte durch Inkubation von reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) für 0.75 h in 10 mM FeCl₃ oder 10 mM Fe(III)-Glucoheptonat. In zwei Kontrollbehandlungen wurden die Früchte entweder nicht oder für 0.75 h in Wasser vorbehandelt. Die Vorbehandlung in Wasser war notwendig, um den Einfluss einer potentiellen Änderung des Wasserpotentials der Früchte während der Vorbehandlung abschätzen zu können. Zum Abschluss der Vorbehandlung wurden die Früchte aus der Inkubationslösung entnommen, kurz mit Wasser abgespült, danach mit Zellstoff abgetrocknet und für eine Zeitspanne von 0, 1, 6, 14, 36, 72 oder 144 h unter Laborbedingungen (25 °C, 45% RH) aufbewahrt (n = 7 bis 10 Früchte pro Vorbehandlung und Trocknungsdauer). Im Anschluss daran wurde die Wasseraufnahmerate (F) durch Inkubation in Wasser bestimmt.

3.3.2.4.7 Einfluss auf größenselektive Transportwege

In diesem Versuch wurde untersucht, ob FeCl₃ die Molekülgrößenabhängigkeit der Wasseraufnahme durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) beeinflusst. Dem Experiment liegt folgende Überlegung zugrunde: Reduziert FeCl₃ die Penetration durch größenselektive Transportwege (z.B. polare Poren), dann sollte die Penetration von Osmotika, die aufgrund ihrer Molekülgröße ursprünglich in der Lage waren, das Exokarp zu penetrieren, durch eine Fe-Vorbehandlung verringert oder unterbunden werden. In der Vorbehandlung wurden die Früchte 22 min in entionisiertem Wasser oder 45 min in 10 mM FeCl₃ inkubiert. Die unterschiedliche Dauer der Vorbehandlung war notwendig, damit die Wasseraufnahme während der Vorinkubation und dadurch die Wasserpotentiale von Wasser- und Fevorbehandelten Früchten identisch waren. Nach der Vorbehandlung wurde der Einfluss des Molekulargewichts auf die Wasseraufnahme, wie in Kapitel 3.3.1.3 beschrieben, durch Inkubation der Früchte in isotonischen Lösungen von Osmotika mit unterschiedlichem Molekulargewicht untersucht (n = 9 bis 10 Früchte pro Osmotikum und Vorbehandlung). Die Lösungen der Osmotika wurden so eingestellt, dass ihr osmotisches Potential dem Wasserpotential der Früchtearge nach erfolgter Vorbehandlung (-2.7 MPa) entsprach.

3.3.2.4.8 Einfluss auf Löcher und Risse

Kirschfrüchte weisen unter Praxisbedingungen Löcher und mikroskopische Risse im Exokarp (PESCHEL und KNOCHE, 2005) auf. Solche Defekte sind Wege schneller Wasseraufnahme, da an diesen Stellen die geschwindigkeitsbestimmende Barriere der CM umgangen wird (KNOCHE et al., 2000; BEYER und KNOCHE, 2002; PESCHEL und KNOCHE, 2005). In der Obstanlage variieren Anzahl und Größe der Löcher bzw. Risse auf den Früchten sehr stark. Aus diesem Grund wurden in den folgenden Experimenten auf reifen Süßkirschfrüchten (cv. Sam) standardisiert Löcher und Risse erzeugt und anschließend die Wirkung von FeCl₃ (10 mM) auf diese Penetrationswege getestet.

Einfluss auf Löcher. Auf den Kirschfrüchten wurden ca. 30 min vor Beginn des Wasseraufnahmetests 0, 2 und 8 Löcher mit einer Kanüle (\emptyset 0.45 mm; Terumo Neolus; Terumo Europe N.V., Leuven, Belgien) im Exokarp auf der Seite ohne Naht induziert. Im nachfolgenden Wasseraufnahmetest wurden Früchte mit 0, 2 und 8 Löchern den Donorsequenzen H₂O/H₂O/H₂O oder H₂O/FeCl₃/FeCl₃ unterworfen (n = 9 bis 10 Früchte pro Lochzahl und Donorsequenz).

Einfluss auf Risse. Risse in der CM wurden auf der Seite ohne Naht der Kirschfrüchte ca. 30 min vor Beginn des Wasseraufnahmetests mit Schleifpapier (K 400; Baumarktware) erzeugt. Anschließend wurde die Fe-Wirkung auf Früchte mit und ohne Risse in einem Wasseraufnahmetest (siehe "Einfluss auf Löcher") geprüft (n = 9 bis 10 Früchte pro Donorsequenz für Früchte mit und ohne Risse).

Da es sich bei Löchern und Rissen um parallele Penetrationswege handelt, entspricht die Gesamtwasseraufnahme der Früchte der Summe aus Wasseraufnahme durch die CM und Wasseraufnahme durch Löcher oder Risse. Daher kann durch Differenzbildung die Wasseraufnahmerate (F) durch die CM, Löcher oder Risse berechnet und die Fe-Wirkung auf jeden einzelnen Penetrationsweg mit den Verhältnissen F^{II}/F^I sowie F^{III}/F^I quantifiziert werden.

3.3.2.4.9 Wirkung auf die Stiel/Fruchtverbindung

Die Stiel/Fruchtverbindung stellt eine Region bevorzugter Wasseraufnahme in Kirschfrüchte dar (BEYER et al., 2002a). Der Einfluss von 10 mM FeCl₃ auf die Wasseraufnahme entlang der Stiel/Fruchtverbindung wurde an reifen Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) untersucht, die mit Ausnahme der Stiel/Fruchtverbindung vollständig mit Silikon überzogen waren. Die Wirkung von FeCl₃ wurde mit den Donorsequenzen H₂O/H₂O/H₂O oder H₂O/FeCl₃/FeCl₃ getestet (n = 20 Früchte) und mit den Verhältnissen F^{II}/F^{I} sowie F^{III}/F^{I} beschrieben.

Vorexperimente ergaben, dass die Summe aus der Wasseraufnahmerate in Früchte, deren Stiel/Fruchtverbindung mit Silikon verschlossen war $(5.9 \pm 0.8 \text{ mg h}^{-1}, n = 10 \text{ Früchte})$ und der Aufnahmerate in Früchte, die außer der Stiel/Fruchtverbindung vollkommen mit Silikon ummantelt waren $(9.7 \pm 1.3 \text{ mg h}^{-1}, n = 20 \text{ Früchte})$, ungefähr der Wasseraufnahme in Kontrollfrüchte ohne Silikonapplikation $(18.7 \pm 4.6 \text{ mg h}^{-1}, n = 12 \text{ Früchte})$ entsprach. Diese Ergebnisse zeigten, dass der Silikonmantel nur einen geringen Einfluss auf den Turgor der Früchte ausübte und dadurch die treibende Kraft für die Wasseraufnahme nicht beeinflusste.

3.4 Einfluss von Fe-Salzen auf das Platzen von intakten Früchten

Im Platztest sollte untersucht werden, ob die durch Fe-Salze reduzierte Wasseraufnahme tatsächlich die Platzneigung von reifen Süßkirschfrüchten (cv. Hedelfinger, Summit, Van) verringert (siehe Abbildung 3, S. 14). Gleichzeitig sollte die Fe-Wirkung auf das Platzen nach Inkubation in Fe-Lösungen mit der Fe-Wirkung nach Spritzapplikation im Feld verglichen

werden. Da dieser Vergleich an Früchten derselben Herkunft vorgenommen wurde und damit Sorte, Reifezustand, Wasserhaushalt etc. identisch waren, konnte die Fe-Wirkung unter Feldbedingungen (Spritzapplikation) mit dem maximal möglichen Einfluss auf das Platzen (Direktinkubation) verglichen werden. So wurde der prozentuale Anteil geplatzter Früchte (i) bei direkter Inkubation von Früchten in Wasser, FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat sowie (ii) 12 h nach erfolgter Spritzapplikation (tropfnass) von FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat in der Obstanlage (Kontrollfrüchte ungespritzt) durch Inkubation in Wasser bestimmt. FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat wurden in Konzentrationen von 1, 10 und 100 mM eingesetzt.

Die Platztests wurden mit frisch geernteten Süßkirschenfrüchten (mit Stiel, ohne Silikonapplikation) bei 25 °C durchgeführt. Von jeder Variante wurden 2 Stichproben mit 25 Früchten in der entsprechenden Lösung inkubiert. Nach 2, 4, 6 und 10 h wurden die Früchte auf makroskopisch sichtbare Platzrisse untersucht. Geplatzte Früchte wurden aus der Inkubationslösung entfernt und ungeplatzte Früchte weiter inkubiert. Für jede der beiden Stichproben wurde der Platzindex nach CHRISTENSEN (1996) entsprechend Gleichung 8 ermittelt.

Gleichung 8.
$$Platzindex = \frac{(5a+3b+c)\cdot 100}{125}$$

Die Buchstaben a, b und c repräsentieren die Anzahl geplatzter Früchte nach 2, 4 und 6 h.

3.5 Diffusion von radioaktiv markierten Substanzen durch Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas

3.5.1 Allgemeiner Ablauf eines Diffusionsexperimentes

Es wurde die Diffusion von radioaktiv markierten Substanzen (³H₂O, ⁵⁵FeCl₃, 1-Naphthyl[1-¹⁴C]Essigsäure, 2,4-Dichlor[¹⁴C]Phenoxyessigsäure; Tabelle 1) durch ES (aus Süßkirschenfrüchten) und CM (aus Früchten der Süßkirsche, Tomate, Paprika) unter Verwendung der Infinite-Dose-Technik (BUKOVAC und PETRACEK, 1993) untersucht.

Tabelle 1. Spezifische Aktivität, Reinheit des Radionuklids und in der Donorlösung eingesetzte Radioaktivitätskonzentration der in den Diffusionsexperimenten verwendeten radioaktiv markierten Substanzen.

Substanz	Spezifische Aktivität	Reinheit (%)	Konzentration (dpm ml ⁻¹ oder cpm ml ⁻¹)
${}^{3}\text{H}_{2}\text{O}^{-1}$	0.2 GBq ml ⁻¹		2.6×10^4 bis 2.3×10^6
⁵⁵ FeCl ₃ ²	2.6 GBq mg ⁻¹ (als Fe)	99	$\begin{array}{l} 0.8\times10^6 \text{ bis} \\ 2.6\times10^6 \end{array}$
1-Naphthyl[1- ¹⁴ C]Essigsäure (¹⁴ C-NAA) ¹	2.0 GBq mmol ⁻¹	98	$\begin{array}{l} 0.7\times10^5 \text{ bis} \\ 7.4\times10^5 \end{array}$
2,4-Dichlor[¹⁴ C]Phenoxyessigsäure (¹⁴ C-2,4-D) ³	0.5 GBq mmol ⁻¹	95.8	$\begin{array}{c} 0.5\times10^5 \text{ bis} \\ 4.7\times10^5 \end{array}$

¹ Amersham Corp., Arlington Heights, IL, USA ² PerkinElmer Life and Analytical Sciences, Boston, MA, USA

³ Sigma-Aldrich, Saint Louis, Missouri, USA

Bei der Infinite-Dose-Technik erfolgt die Messung der Penetrationsrate unter quasi steadystate-Bedingungen (Fließgleichgewicht) aus einer verdünnten Donorlösung durch eine eingebaute Membran (ES oder CM) in eine Receiverlösung. Da die Konzentrationsgradienten im Laufe eines Experiments näherungsweise konstant bleiben, können Transportkoeffizienten (Diffusions-, Leitfähigkeits- und Verteilungskoeffizienten) ermittelt werden, die als "Materialkonstanten" für Vergleiche unterschiedlicher Substanzen, Behandlungen etc. geeignet sind (BUKOVAC und PETRACEK, 1993). Dafür wurden zunächst ES und CM mit Silikongummi (3140 RTV Coating; Dow Corning GmbH, Wiesbaden, BRD) in Halter aus Plexiglas montiert, die mit einer kreisförmigen Diffusionsöffnung ausgestattet waren (Abbildung 4). Die Fläche der Diffusionsöffnung betrug zwischen 3.1 und 78.5 mm². Dies entspricht einem inneren Durchmesser von 2 bis 10 mm. Anschließend wurden die montierten ES oder CM unter dem Lichtmikroskop (Modell BX 60; Olympus Optical Co. Europa GmbH, Hamburg, BRD) bei 100-facher Vergrößerung auf Mikrorisse untersucht und für verschiedene Experimente auch die Anzahl an Spaltöffnungen pro ES oder CM bestimmt. Die Stomatadichte (d_{sto} in mm⁻²) wurde berechnet, indem die Stomatazahl durch die Diffusionsfläche des Plexiglashalters dividiert wurde. Halter mit rissfreien ES oder CM wurden zwischen zwei Glashalbzellen mit Silikonfett (Baysilone-Paste hochviskos; GE Bayer Silicones, Leverkusen, BRD) montiert. Wenn nicht anders erwähnt, wurden die Halter so
eingebaut, dass die morphologische Außenseite der ES oder CM zur Donorseite gerichtet war. Donor- und Receiverhalbzelle wurden mit Rührstäbchen ausgestattet und die fertig montierten Diffusionszellen (Abbildung 4) in ein temperiertes Wasserbad (Lauda-Kühler Modell RC6 CS; Lauda Dr. R. Wobser GmbH & Co. KG, Lauda-Königshofen, BRD) auf einem Mehrfachführer positioniert. Die Wassertemperatur betrug 25 °C, wenn nicht anders vermerkt. Die Donorhalbzelle war mit 5 ml Lösung radioaktiver Substanzen (³H₂O, ⁵⁵FeCl₃, ¹⁴C-NAA, ¹⁴C-2,4-D) und die Receiverhalbzelle mit 5 ml kalter Lösung (ohne Radioaktivität) befüllt.



Abbildung 4. Schema einer Diffusionszelle zur Bestimmung der Diffusion radioaktiv markierter Substanzen durch Exokarpsegmente (ES) aus Süßkirschenfrüchten oder isolierte Kutikulas (CM) aus Früchten der Süßkirsche und anderer Arten.

Durch wiederholtes Beproben des Receivers wurde die Penetration der radioaktiv markierten Substanz durch die ES bzw. CM im Zeitverlauf bestimmt. Dafür wurde jeweils ein Aliquot von 1 ml aus der Receiverlösung entnommen und durch frische Receiverlösung ersetzt. Der entnommenen Probe wurde Szintillationscocktail (Ultima Gold XR; PerkinElmer Life and Analytical Sciences, Boston, MA, USA) zugesetzt und die enthaltene Radioaktivität im Szintillationszähler (LS 6500; Beckman Instruments Inc., Fullerton, CA, USA) ermittelt. Aus der Beziehung zwischen kumulativer Penetration (dpm oder cpm) und absolvierter Zeitdauer (h) wurde die Penetrationsrate (F in dpm h^{-1} oder cpm h^{-1}) durch lineare Regression für jede einzelne ES oder CM berechnet. Im Allgemeinen waren die Bestimmtheitsmaße besser als 0.99. In allen Experimenten wurde die Penetration solange gemessen, bis sich ein Gleichgewichtsfluss, erkennbar an einer konstanten Penetrationsrate, eingestellt hatte. Den Fluss pro Flächen- und Zeiteinheit (J in dpm $m^{-2} s^{-1}$ oder cpm $m^{-2} s^{-1}$) durch die eingespannte Membran erhielt man, indem die Penetrationsrate auf die zur Verfügung stehende Diffusionsfläche (A in m², Fläche der Diffusionsöffnung im Plexiglashalter) nach Gleichung 5 (siehe Kapitel 2.3.2) bezogen wurde. Abschließend wurde die Selbstdiffusionsleitfähigkeit $(P_d \text{ in } m \text{ s}^{-1})$ durch Division von J durch die treibende Kraft für den Diffusionsvorgang (Δc in

dpm m⁻³ oder cpm m⁻³) ermittelt (Gleichung 5, siehe Kapitel 2.3.2). Da die Konzentration an Radioaktivität in der Receiverlösung im Vergleich zur Donorlösung vernachlässigbar klein war, entsprach Δc der Radioaktivitätskonzentration im Donor.

3.5.2 Einfluss von FeCl₃ auf die Diffusion von ³H₂O

Ziel dieses Versuchskomplexes war, den Einfluss von FeCl₃ auf den Wassertransport durch das Exokarp von Süßkirschenfrüchten zu charakterisieren. Dabei sollten (i) der Wirkungsort von Fe lokalisiert und (ii) der Mechanismus der Fe-Wirkung aufgeklärt werden (siehe Abbildung 3, S. 14).

3.5.2.1 Zeitabhängigkeit

Es wurde der Einfluss von FeCl₃ (10 mM) auf die Diffusion von ${}^{3}\text{H}_{2}\text{O}$ durch ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) untersucht (n = 8 ES). Das Experiment gliederte sich in 3 Phasen. Die ${}^{3}\text{H}_{2}\text{O}$ -markierte Donorlösung bestand aus entionisiertem Wasser in Phase I (0 bis 26 h), 10 mM FeCl₃ in Phase II (27 bis 100 h) und wieder entionisiertem Wasser in Phase III (101.75 bis 165.75 h). In der Kontrolle fungierte entionisiertes Wasser mit ${}^{3}\text{H}_{2}\text{O}$ durchgängig als Donor. Der Receiver war in allen 3 Phasen entionisiertes Wasser.

3.5.2.2 Spaltöffnungsdichte

Zur Etablierung einer Beziehung zwischen Stomatadichte und Leitfähigkeit für ${}^{3}\text{H}_{2}\text{O}$ in Anund Abwesenheit von 10 mM FeCl₃ wurden ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam, n = 16 ES) verwendet, die auf der Seite ohne Naht entlang der Achse von Stielgrube zu Griffelansatz isoliert wurden. Diese Regionen wurden ausgewählt, um die Variabilität bezüglich der Spaltöffnungsdichte zu maximieren. Frühere Untersuchungen ergaben, dass die Stomatadichte von der Stielgrube zum Griffelansatz hin zunimmt (PESCHEL et al., 2003). Unter dem Lichtmikroskop wurde bei 100-facher Vergrößerung die Anzahl an Stomata für jedes einzelne Segment ermittelt. Im 2-phasigen Diffusionsexperiment wurde entionisiertes Wasser als Donor in Phase I (0 bis 25 h) durch 10 mM FeCl₃ als Donor in der anschließenden Phase II (26 bis 97 h) ersetzt (Donoren mit ${}^{3}\text{H}_{2}\text{O}$ markiert). Als Receiverlösung wurde in beiden Phasen entionisiertes Wasser verwendet. Die durch FeCl₃ verursachte Verringerung der Transportrate wurde für jedes einzelne ES durch die Differenz zwischen der ${}^{3}\text{H}_{2}\text{O}$ -Leitfähigkeit ($P_{d}^{I} - P_{d}^{II}$) in Ab- (P_{d}^{I}) und Anwesenheit von FeCl₃ (P_{d}^{II}) charakterisiert.

3.5.2.3 Astomatäre Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas

Es wurde die Wirkung von FeCl₃ auf die Diffusion von ${}^{3}H_{2}O$ durch astomatäre ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Adriana, n = 8 ES) sowie durch astomatäre CM aus Süßkirschen-(cv. Adriana, n = 8 CM), Tomaten- (n = 8 CM) und Paprikafrüchten (n = 8 CM) untersucht. Die Selektion astomatärer Objekte erfolgte mittels Lichtmikroskopie bei 100-facher Vergrößerung. Das Diffusionsexperiment gliederte sich in 2 Phasen. Dabei wurde entionisiertes Wasser mit ${}^{3}H_{2}O$ als Donor in Phase I (Dauer 23 oder 26 h) durch 10 mM FeCl₃ mit ${}^{3}H_{2}O$ als Donor in der anschließenden Phase II (Dauer 30 oder 48 h) ersetzt. Die Receiverlösung war entionisiertes Wasser in beiden Phasen des Experiments. Der Fe-Einfluss wurde durch das Verhältnis zwischen der ${}^{3}H_{2}O$ -Leitfähigkeit (P_{d}^{II}/P_{d}^{I}) in Anwesenheit (P_{d}^{II}) und Abwesenheit von FeCl₃ (P_{d}^{I}) ausgedrückt.

3.5.2.4 Positionierung von FeCl₃

Der Einfluss der Positionierung (Donor- vs. Receiverseite) von FeCl₃ (10 mM) auf die Diffusion von ³H₂O durch ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) wurde in einem 3-phasigen Experiment getestet. In Phase I (Dauer 28 h) wurde die ³H₂O-Leitfähigkeit aus einer wässrigen markierten Donor- in eine wässrige Receiverlösung vor Induktion der Fe-Wirkung (P_d^{I}) gemessen. Anschließend wurde in Phase II (Dauer zwischen 41 und 65 h) die Fe-Wirkung induziert, indem 10 mM FeCl₃ als Donor entweder (i) an der morphologischen Außenseite, (ii) an der morphologischen Innenseite oder (iii) an morphologischer Außen- und Innenseite der ES angeboten wurde. Mit Ausnahme des beidseitigen Angebots von FeCl₃ fungierte während dieser Phase entionisiertes Wasser als Receiver. Als (iv) Kontrollbehandlung wurde entionisiertes Wasser als Donor und Receiver eingesetzt. Da nach Vorexperimenten nachgewiesen wurde, dass sich die Fe-Wirkung innerhalb von 30 h im Gleichgewicht befindet, wurde die Fe-Wirkung über eine Dauer von mindestens 30 h induziert. Während der Phase II des Experiments fand keine Beprobung statt. Danach wurde die Fe-Lösung wieder aus dem System entfernt und in der abschließenden Phase III die ³H₂O-Leitfähigkeit aus einer wässrigen markierten Donor- in eine wässrige Receiverlösung erneut bestimmt (Pd^{III}, Dauer zwischen 28 und 34 h). Zusätzlich wurde in dieser Phase die Orientierung der ES so variiert, dass die Flussrichtung von ³H₂O entweder von der morphologischen Außenseite zur Innenseite oder von der morphologischen Innenseite zur Außenseite der ES verlief. Der Fe-Einfluss wurde durch das Verhältnis zwischen der Leitfähigkeit (P_d^{III}/P_d^{I}) nach Induktion der Fe-Wirkung (P_d^{III}) zur Leitfähigkeit davor (P_d^{I})

beschrieben. Die Anzahl an Wiederholungen betrug 4 bis 12 ES pro Positionierung und Flussrichtung.

3.5.2.5 Receiver-pH und Citratpuffer

In dieser Versuchsserie wurde der Einfluss von FeCl₃ (10 mM) auf die Diffusion von ³H₂O durch ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) in Abhängigkeit vom pH-Wert im Receiver untersucht. Die Versuchsfrage wurde in einem 3-phasigen Experiment umgesetzt. In Phase I (Dauer 27 h) wurde die ³H₂O-Leitfähigkeit aus einer wässrigen markierten Donor- in eine wässrige Receiverlösung vor Induktion der Fe-Wirkung (P_d^I) bestimmt. In Phase II (Dauer insgesamt 41 h) wurde der Einfluss des Receiver-pH (pH 2 bis 6; an morphologischer Innenseite) während einer Behandlung der ES mit einer 10 mM FeCl₃-Donorlösung (pH 2.3; an morphologischer Außenseite) untersucht. Als Receiverlösung wurde entionisiertes Wasser oder 10 mM Citronensäure eingesetzt (pH 2, 3, 4.5 oder 6; Zusatz von HCl oder NaOH). Damit sich der pH-Wert im Fruchtfleisch der ES dem jeweiligen pH der Receiverlösung anpassen konnte, wurde als Donorlösung zunächst für 8 h entionisiertes Wasser mit unverändertem pH-Wert eingesetzt. Erst danach wurde der Donor auf 10 mM FeCl₃ umgestellt und die Fe-Wirkung über eine Zeitdauer von 33 h induziert. In Phase II wurde das Experiment nicht beprobt. Nach Induktion der Fe-Wirkung wurden Donor- und Receiverlösung wieder ersetzt und in Phase III die ³H₂O-Leitfähigkeit aus einem wässrigen markierten Donor in einen wässrigen Receiver erneut bestimmt (P_d^{III}, Dauer 27 h). Da offenbar Citronensäure mit dem Fe-Einfluss auf die ³H₂O-Leitfähigkeit interagierte, wurden in einer Phase IV (Dauer 27 h) Donor- und Receiverlösung auf 10 mM Citronensäure umgestellt und P_d^{IV} ermittelt. Die Wirkung von FeCl₃ wurde durch das Verhältnis zwischen der Leitfähigkeit (P_d^{III}/P_d^{I}) nach Induktion des Fe-Einflusses (P_d^{III}) zur Leitfähigkeit davor (P_d^{I}) beschrieben. Die Anzahl an Wiederholungen betrug 4 bis 12 ES.

3.5.2.6 Temperaturabhängigkeit

Der Einfluss von FeCl₃ (10 mM) auf die Temperaturabhängigkeit der Diffusion von ³H₂O wurde an ES aus Süßkirschenfrüchten verschiedener Sorten (cv. Adriana, Hedelfinger, Sam) untersucht. Vor dem Diffusionsexperiment wurde die Anzahl an Spaltöffnungen pro ES per Lichtmikroskopie bei 100-facher Vergrößerung bestimmt. Montierte ES wurden in Diffusionszellen für eine Zeitdauer von 46 h vorbehandelt, indem 10 mM FeCl₃ als Donor (an morphologischer Außenseite) und entionisiertes Wasser als Receiver (an morphologischer Innenseite) eingesetzt wurde. Als Kontrollbehandlung wurde auf beiden Seiten der ES

entionisiertes Wasser angeboten (n = 7 bis 8 ES pro Vorbehandlung und Sorte). Nach Ablauf dieser Zeit wurde der Gleichgewichtsfluss von ${}^{3}H_{2}O$ durch jedes einzelne ES aus einer wässrigen markierten Donor- in eine wässrige Receiverlösung nacheinander bei 15, 25, 35 und 45 °C gemessen. Die Temperaturabhängigkeit der Diffusion wurde mit der Aktivierungsenergie (E_a in kJ mol⁻¹) charakterisiert, die aus der Steigung eines Arrhenius-Plots (ln P_d vs. 1/T) mittels linearer Regression entsprechend Gleichung 9 (CHANG, 2000) für jedes einzelne ES berechnet wurde.

Gleichung 9.
$$\ln P_d = \ln A - \frac{1}{T} \cdot \frac{E_a}{R}$$

In Gleichung 9 repräsentiert *A* den präexponentiellen Faktor (Frequenzfaktor) des Arrhenius-Plots, T die absolute Temperatur (K) und *R* die universelle Gaskonstante $(8.314 \times 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ MPa mol}^{-1} \text{ K}^{-1}).$

3.5.3 Diffusion von radioaktiv markierten organischen Säuren (¹⁴C-NAA und ¹⁴C-2,4-D)

Die schwachen organischen Säuren NAA und 2,4-D liegen in Abhängigkeit von dem pH-Wert entweder in undissoziierter (lipophiler; $pH < pK_a$) oder in dissoziierter (polarer; $pH > pK_a$) Form vor. Die lipophile Form sollte die CM entlang des lipophilen Weges penetrieren, die polare Form dagegen entlang des polaren Weges. Da sich die Temperaturabhängigkeit der Penetration entlang beider Wege unterscheidet, kann (i) die Existenz paralleler Transportwege (lipophil und polar) identifiziert und (ii) gegebenenfalls nachgewiesen werden, welche dieser Transportwege durch Fe in welchem Ausmaß beeinflusst wird (siehe Abbildung 3, S. 14).

3.5.3.1 Temperaturabhängigkeit

Um unterschiedliche Penetrationswege durch das Kirschexokarp für polare und lipophile Substanzen zu identifizieren, wurde der Einfluss des pH-Werts auf die Temperaturabhängigkeit der Diffusion von ¹⁴C-NAA durch ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) in Abhängigkeit von der Spaltöffnungsdichte untersucht. Die Stomatazahl pro ES wurde vor dem Diffusionsexperiment unter dem Lichtmikroskop bei 100-facher Vergrößerung ermittelt.

Die Donorlösung bestand aus 10 mM Citronensäurepuffer, 1 mM NaN₃ (um die Entwicklung von Mikroorganismen zu unterbinden), 10 μ M unmarkierte NAA und zusätzlich ¹⁴C-NAA bei

pH 2.2 und 6.2 (Zusatz von HCl oder NaOH). Diese pH-Werte liegen jeweils 2 Einheiten unter- und oberhalb des pK_a von NAA (pK_a = 4.2), so dass bei pH 2.2 das Molekül in der undissoziierten lipophilen, bei pH 6.2 jedoch in der dissoziierten polaren Form vorlag. Die Konzentration an Radioaktivität im Donor betrug 0.7×10^5 und 7.4×10^5 dpm ml⁻¹ bei pH 2.2 bzw. 6.2. Die Receiverlösung bestand aus 10 mM Citronensäurepuffer und 1 mM NaN₃ bei den entsprechenden pH-Werten.

Nach Erreichen des Gleichgewichtsflusses von ¹⁴C-NAA bei 25 °C wurde die Temperatur abgesenkt und für jedes einzelne ES der Gleichgewichtsfluss nacheinander bei 5, 15, 25 und 35 °C bestimmt. Die Temperaturabhängigkeit der Diffusion von undissoziierter (pH 2.2) und dissoziierter NAA (pH 6.2) wurde durch die Aktivierungsenergie (E_a in kJ mol⁻¹) wie in Kapitel 3.5.2.6 gekennzeichnet (n = 16 ES pro pH-Wert).

3.5.3.2 Einfluss von FeCl₃

Da offenbar polare und lipophile Substanzen das Exokarp auf verschiedenen Pfaden penetrieren, sollte ermittelt werden, ob und gegebenenfalls welche dieser Penetrationswege durch FeCl₃ beeinflusst werden. So wurde die pH-abhängige Diffusion von ¹⁴C-NAA und ¹⁴C-2,4-D durch ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) vor und nach einer Behandlung mit 10 mM FeCl₃ untersucht. Das entsprechende Experiment gliederte sich in drei aufeinander folgende Phasen. In Phase I (Dauer 26 h) wurde die Leitfähigkeit für ¹⁴C-NAA und ¹⁴C-2,4-D vor der Fe-Behandlung (P_d^{I}) gemessen. Um NAA und 2,4-D jeweils in vorwiegend lipophiler und polarer Form penetrieren zu lassen, wurden in den Donorlösungen pH-Werte von 2.2 und 6.2 eingestellt, die unter- und oberhalb des pK_a -Werts von NAA ($pK_a = 4.2$) und 2,4-D $(pK_a = 2.6)$ liegen. Die einzusetzenden Puffersubstanzen mussten bei pH 2.2 und pH 6.2 wirksam sein, durften aber nicht mit FeCl₃ interagieren. Daher wurde nach Vorexperimenten für pH 2.2 der Puffer Glycin und für pH 6.2 der Puffer Piperazin-Dihydrochlorid-Hydrat ausgewählt, da sich die Fe-Wirkung (Verhältnis P_d^{III}/P_d^{I}) bei Verwendung dieser Puffersubstanzen nicht von der Fe-Wirkung ohne Einsatz eines Puffers unterschied. Die Donorlösungen bestanden aus 10 mM Pufferlösung, 1 mM NaN3 und 10 µM Gesamt-NAA oder 15 µM Gesamt-2,4 D (Summe aus kaltem und radioaktiv markiertem NAA oder 2,4-D). Die Radioaktivitätskonzentrationen im Donor betrugen 0.7×10^5 und 7.4×10^5 dpm ml⁻¹ bei pH 2.2 und 6.2 für ¹⁴C-NAA sowie 4.7×10^5 und 5.0×10^5 dpm ml⁻¹ bei pH 2.2 und 6.2 für ¹⁴C-2,4-D. Die Receiverlösung bestand aus 10 mM Glycin bei pH 2.2 bzw. 10 mM Piperazin-Dihydrochlorid-Hydrat bei pH 6.2 und 1 mM NaN₃.

In Phase II des Experiments (Dauer 43 h) wurde die Fe-Wirkung induziert, indem 10 mM FeCl₃ an der Donorseite der ES (morphologische Außenseite) und 10 mM Glycin bzw. 10 mM Piperazin-Dihydrochlorid-Hydrat an der Receiverseite der ES (morphologische Innenseite) angeboten wurde. Um die Fe-Wirkung unter gleichen Bedingungen zu induzieren, wurde bei Glycin und Piperazin-Dihydrochlorid-Hydrat ein identischer pH von jeweils 4.2 eingestellt.

In der abschließenden Phase III wurde die Leitfähigkeit nach der Behandlung mit FeCl₃ (P_d^{III} , Dauer 26 h) bestimmt. Die in dieser Phase verwendeten Donor- und Receiverlösungen waren identisch mit denen der Phase I. Der Fe-Einfluss wurde durch das Verhältnis zwischen der Leitfähigkeit (P_d^{III}/P_d^{I}) nach Induktion der Fe-Wirkung (P_d^{III}) zur Leitfähigkeit davor (P_d^{I}) charakterisiert. Die Wiederholungsanzahl betrug für NAA und 2,4-D jeweils 8 ES bei beiden pH-Werten.

3.5.4 Diffusion von ⁵⁵FeCl₃

Wenn für die Fe-bedingte Verringerung der Leitfähigkeit des Exokarps Fe-haltige Ausfällungsprodukte im Exokarp verantwortlich sind, sollte unter den Bedingungen, bei denen eine Fe-Wirkung vorliegt, eine verringerte oder keine Fe-Penetration durch das Exokarp nachweisbar sein. Liegt dagegen kein Fe-Einfluss auf die Leitfähigkeit vor, sollte Fe ungehindert das Exokarp penetrieren. Daher sollte in den Experimenten zur Fe-Penetration untersucht werden, welche Faktoren (pH-Wert, Positionierung, Anwesenheit von Anionen oder Chelatoren) die Penetration von Fe³⁺ durch das Exokarp der Kirschfrucht beeinflussen (siehe Abbildung 3, S. 14). Die vor jedem Experiment frisch angesetzte Donorlösung bestand üblicherweise aus 10 mM kalter FeCl₃-Lösung, die mit ⁵⁵FeCl₃ gespiked wurde. Auf eine geänderte Zusammensetzung des Donors wird an entsprechender Stelle hingewiesen.

3.5.4.1 Receiver-pH

Der Einfluss des pH-Werts in der Receiverlösung auf die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ durch ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) wurde in 2 Experimenten untersucht.

Experiment 1 gliederte sich für jedes verwendete ES in 2 aufeinander folgende Phasen: Die Donorlösung war in beiden Phasen 10 mM FeCl₃. Als Receiver wurde in Phase I (0 bis 47 h) entionisiertes Wasser mit pH 2 und in Phase II (47.5 bis 95.5 h) entionisiertes Wasser mit pH 6 eingesetzt (n = 4 ES). Der pH-Wert in der Receiverlösung wurde durch Zusatz von HCl oder NaOH ohne Einsatz eines Puffers eingestellt.

In Experiment 2 wurde die Diffusion von 55 FeCl₃ aus einem FeCl₃-Donor (10 mM) in einen Receiver aus entionisiertem Wasser mit pH 2, 3, 4.5 oder 6 (Zusatz von HCl oder NaOH ohne Puffer; n = 4 ES pro pH-Wert) gemessen. Die Dauer des Experiments betrug 47 h.

3.5.4.2 Positionierung von FeCl₃

Es wurde die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ durch ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) in Abhängigkeit der Positionierung von 10 mM FeCl₃ als Donorlösung (i) an der morphologischen Außenseite (n = 5 ES) oder (ii) an der morphologischen Innenseite der ES (n = 5 ES) untersucht. In beiden Fällen fungierte entionisiertes Wasser als Receiverlösung. In einer weiteren Behandlung wurde (iii) 10 mM FeCl₃ auf beiden Seiten der ES eingesetzt (n = 6 ES; ⁵⁵FeCl₃ nur an morphologischer Außenseite der ES). Die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ wurde über einen Zeitraum von 34.5 h bestimmt.

3.5.4.3 Spaltöffnungsdichte

Die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ durch das Süßkirschexokarp in Abhängigkeit von der Spaltöffnungsdichte wurde an ES (cv. Sam, n = 16 ES) untersucht, die zur Maximierung der Variabilität der Stomatadichte auf der Seite ohne Naht entlang der Achse von Stielgrube zu Griffelansatz isoliert wurden (PESCHEL et al., 2003). Die Stomatazahl auf jedem ES wurde unter dem Lichtmikroskop bei 100-facher Vergrößerung ermittelt. Das Diffusionsexperiment bestand aus 2 aufeinander folgenden Phasen. In Phase I (0 bis 48 h) wurde 10 mM FeCl₃ als Donor und eintionisiertes Wasser mit pH 2 als Receiver eingesetzt. Der Donor in der nachfolgenden Phase II (49 bis 168 h) war ebenfalls 10 mM FeCl₃. Jedoch wurde als Receiverlösung entionisiertes Wasser mit pH 6 verwendet. Die Verringerung der Transportrate infolge der Erhöhung des Receiver-pH wurde für jedes einzelne ES mit der Differenz zwischen der Leitfähigkeit für ⁵⁵FeCl₃ aus Phase I und II (P_d^I – P_d^{II}) charakterisiert.

3.5.4.4 Astomatäre Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas

Es wurde die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ durch astomatäre ES (n = 8 ES) und CM (n = 7 CM) aus Süßkirschenfrüchten (cv. Adriana) untersucht, die mittels Lichtmikroskopie bei 100-facher Vergrößerung ausgewählt wurden. Über einen Zeitraum von 96 h wurde die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ aus einer 10 mM FeCl₃-Donorlösung in eine wässrige Receiverlösung (ungepuffert, pH 2.0) bestimmt. Nach dieser Zeit wurde das Experiment gestoppt, da trotz 3-facher Erhöhung der treibenden Kraft und ausgedehnter Beprobungsintervalle nur eine äußerst geringe Penetration messbar war.

3.5.4.5 Ausgewählte Gegenionen oder Chelatoren

Um nachzuprüfen, ob die Fe-bedingte Verringerung der Leitfähigkeit von der Art des Anions und der Anwesenheit von Chelatbildnern abhängig ist, wurde die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ durch ES aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) in Anwesenheit ausgewählter Gegenionen oder Chelatoren gemessen. Das Experiment wurde in 2 Phasen gegliedert. In beiden Phasen wurde als Donorlösung 10 mM nicht markiertes FeCl₃, Fe(NO₃)₃, Fe₂(SO₄)₃, Fe(III)-Citrat oder EDTA-Fe(III)-Na plus ⁵⁵FeCl₃ eingesetzt (n = 4 ES pro Salz). Als Receiver wurde in Phase I (0 bis 47 h) entionisiertes Wasser mit pH 2 und in Phase II (47.5 bis 95.5 h) entionisiertes Wasser mit pH 6 verwendet. Um die Wirkung des Gegenions oder Chelators in Abhängigkeit von dem pH-Wert im Receiver zu charakterisieren, wurde für jedes eingesetzte Salz das Verhältnis zwischen der Leitfähigkeit für ⁵⁵FeCl₃ aus Phase II und I (P_d^{II}/P_d^I) berechnet.

3.6 Auswertung und Darstellung der Daten

Die Daten wurden einer Varianzanalyse unterzogen. Varianzanalysen, multiple Mittelwertvergleiche und Regressionsanalysen wurden mit dem Softwarepaket "Statistical Analysis System" (SAS; Version 9.1; SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) durchgeführt. In Tabellen und Grafiken werden üblicherweise Mittelwerte mit ihren Standardfehlern (SE) oder Einzelbeobachtungen angegeben. Handelt es sich um Einzelbeobachtungen, dann wird an entsprechender Stelle darauf hingewiesen. Ist der Standardfehler nicht sichtbar, ist er kleiner als die Symbole in der Grafik.

4 Ergebnisse

4.1 Wasseraufnahme in intakte Früchte

4.1.1 Einfluss von Viskosität und Molekülgröße

4.1.1.1 Viskosität

Die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) nahm linear mit der Zeit zu (Abbildung 5 A). Die mit ansteigender Konzentration von Gummi arabicum erhöhte Viskosität der Inkubationslösung reduzierte die Wasseraufnahme (Abbildung 5 A) und die osmotische Wasserleitfähigkeit des Kirschfruchtexokarps (Abbildung 5 B). Zwischen der osmotischen Wasserleitfähigkeit und dem Kehrwert der Viskosität bestand eine signifikante lineare Beziehung bei vier der sechs untersuchten Süßkirschensorten (Abbildung 5 C; Tabelle 2). Die Viskosität der Inkubationslösung hatte keinen Einfluss auf die Wasseraufnahme in Kirschfrüchte von cv. Adriana, die die geringste Anzahl an Stomata pro Frucht aufwies (PESCHEL et al., 2003; Tabelle 2).



Abbildung 5. Einfluss der Viskosität auf die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Dargestellt sind der Zeitverlauf der Wasseraufnahme bei Inkubation der Kirschen in Lösungen mit unterschiedlicher Viskosität (A) sowie osmotische Wasserleitfähigkeit (P_f) des Kirschfruchtexokarps in Abhängigkeit von der dynamischen Viskosität (η ; B) und dem Kehrwert der dynamischen Viskosität (η^{-1} ; C).

Tabelle 2. Beziehung zwischen der osmotischen Leitfähigkeit (P_f) für die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte ausgewählter Sorten und dem Kehrwert der dynamischen Viskosität (η^{-1} ; Abbildung 5 C). Das Regressionsmodell auf Basis der Mittelwerte pro Viskositätsstufe (n = 6 Viskositätsstufen) lautet: $P_f(m s^{-1}) = y_0 + a \times \eta^{-1} (Pa s)^{-1}$. y_0 ist der Achsenabschnitt und a die Steigung der Regressionsgeraden.

Sorte	Stomata	Regressionsparameter		r^2	P-Wert
	(Frucht ⁻¹)	$y_0 \pm SE$ (× 10 ⁻⁸ m s ⁻¹)	$a \pm SE$ (× 10 ⁻¹¹ Pa m)		
Adriana	143 ¹	1.56 ± 0.38	1.29 ± 0.70	0.46	0.14
Burlat	1679 ¹	4.41 ± 0.53	1.83 ± 0.97	0.47	0.13
Early Rivers	1268 ²	2.08 ± 0.13	1.22 ± 0.24	0.87	0.007
Hedelfinger	2124 1	4.57 ± 0.61	7.91 ± 1.11	0.93	0.002
Regina	1427 ¹	2.62 ± 0.15	2.70 ± 0.27	0.96	0.0006
Sam	779 ¹	1.71 ± 0.27	2.42 ± 0.49	0.86	0.008

¹ aus PESCHEL et al. (2003) ² KNOCHE unveröffentlicht

Es bestand keine signifikante Beziehung zwischen der Viskositätsabhängigkeit der Wasseraufnahme (Steigung aus der Beziehung zwischen osmotischer Wasserleitfähigkeit und dem Kehrwert der Viskosität, entspricht dem Parameter a der Regressionsgleichungen aus Tabelle 2) und der Stomatazahl pro Frucht über die eingesetzten Süßkirschensorten (Abbildung 6).



Abbildung 6. Steigung aus der Beziehung zwischen osmotischer Wasserleitfähigkeit (P_f) und dem Kehrwert der dynamischen Viskosität (η^{-1} ; Abbildung 5 C; Tabelle 2) in Abhängigkeit von der Stomatazahl bei Früchten verschiedener Süßkirschensorten. Die Steigung ist ein Maß der Viskositätsabhängigkeit von P_f . Ein Symbol in der Abbildung kennzeichnet jeweils eine Kirschsorte

(n = 6 Sorten). Die Regressionsgleichung lautet: Steigung (Pa m) = $2.42 (\pm 1.35) \times 10^{-14} \times \text{Stomata (Frucht}^{-1}) - 0.09 (\pm 1.88) \times 10^{-11} (r^2 = 0.44, P = 0.15).$

4.1.1.2 Molekulargewicht

Wurden Süßkirschenfrüchte (cv. Adriana, Hedelfinger, Sam) in isotonischen Lösungen ausgewählter Osmotika inkubiert, war die Wasseraufnahme abhängig von dem Molekulargewicht des Osmotikums (Abbildung 7 A, C, E). Mit abnehmendem Molekulargewicht des Osmotikums erhöhte sich der Fluss der Wasseraufnahme (Abbildung 7 B, D, F). In isotonischen Lösungen von PEG 6000 fand dagegen keine Wasseraufnahme statt. In analoger Weise zur Wasseraufnahme änderte sich auch die Platzfestigkeit von Kirschfrüchten (cv. Sam; Abbildung 29, Anhang).



Abbildung 7. Einfluss von Osmotika mit unterschiedlichem Molekulargewicht (MW) auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp von Süßkirschenfrüchten verschiedener Sorten (A, B: cv. Adriana; C, D: cv. Hedelfinger; E, F: cv. Sam). Die Inkubationslösungen waren isotonisch zum Wasserpotential der Früchte ($\Psi_{\Pi} = \Psi_{Frucht}$), das, wie im Kapitel 3.3.1.1 beschrieben, durch Inkubation in PEG 6000 bestimmt wurde. Dargestellt sind Wasseraufnahme im Zeitverlauf (A, C, E) sowie Fluss (J) in Abhängigkeit von dem Molekulargewicht der Osmotika (B, D, F). Entionisiertes Wasser fungierte als Kontrolle.

4.1.1.3 Apparentes Wasserpotential

Bei allen eingesetzten Osmotika wurde mit abnehmendem osmotischem Potential der Inkubationslösung die Wasseraufnahmerate in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) reduziert. Die jeweils höchsten Konzentrationen, d.h. die niedrigsten osmotischen Potentiale, der verwendeten Lösungen verursachten negative Wasseraufnahmeraten. Das apparente Wasserpotential (Ψ '_{Frucht}) der Früchte entspricht dem osmotischen Potential der Lösung, bei der keine Nettowasseraufnahme stattfindet (siehe Pfeile in Abbildung 8 A bis F). Die aus der Beziehung zwischen Wasseraufnahmerate und osmotischem Potential ermittelten apparenten Wasserpotentiale waren abhängig von dem Molekulargewicht der Osmotika (Abbildung 8).



Abbildung 8. Einfluss des osmotischen Potentials (Ψ_{Π}) von Lösungen aus Osmotika unterschiedlichem mit Molekulargewicht (MW) auf die Wasseraufnahmerate (F) Exokarp durch das von Süßkirschenfrüchten (cv. Sam). Die eingesetzten Osmotika waren (A) NaCl, (B) Glycerin, (C) Prolin, (D) Saccharose, (E) Polyethylenglykol (PEG) 1500 und (F) PEG 6000. Die Pfeile kennzeichnen das jeweilige apparente Wasserpotential der

Früchte (Ψ '_{Frucht}) bei Inkubation in dem entsprechenden Osmotikum.

Das apparente Wasserpotential erhöhte sich mit ansteigendem Molekulargewicht der Osmotika bis zu einem Wert von 1500 g mol⁻¹. Ein weiterer Anstieg des Molekulargewichts bis zu einem Wert von 6000 g mol⁻¹ ergab keine weitere Erhöhung (Abbildung 9 A). Die aus

dieser Abhängigkeit ermittelten Reflexionskoeffizienten (σ) standen in enger Beziehung zu den hydrodynamischen Radien (r) der Osmotika (Abbildung 9 B).



Abbildung 9. (A) Apparentes Wasserpotential (Ψ'_{Frucht}) von Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) in Abhängigkeit vom Molekulargewicht (MW) des Osmotikums. Die eingesetzten Osmotika waren NaCl, Glycerin, Prolin, Saccharose, Polyethylenglykol (PEG) 1500 und PEG 6000. (B) Reflexionskoeffizient (σ) in Abhängigkeit vom hydrodynamischen Radius (r) des Osmotikums. Die für diese Analyse verwendeten Osmotika waren NaCl $(MW = 58 \text{ g mol}^{-1})$, $r_{Na+} = 0.18 \times 10^{-9} \text{ m}$), Glycerin (MW =92 g mol⁻¹, $r = 0.23 \times 10^{-9}$ m), Prolin (MW = 115 g mol⁻¹, $r = 0.28 \times 10^{-9}$ m), Sacharose $(MW = 342 \text{ g mol}^{-1})$ $r = 0.47 \times 10^{-9} m$),

PEG 1500 (MW = 1500 g mol⁻¹, r = 1.15×10^{-9} m) und PEG 6000 (MW = 6000 g mol⁻¹, r = 2.3×10^{-9} m). Wasser (MW = 18 g mol⁻¹, r = 0.11×10^{-9} m) wurde mit einem Reflexionskoeffizienten von "0" zusätzlich in diese Abbildung eingefügt. Das Regressionsmodell lautet: $\sigma = 1.0 (\pm 0.0) - 10.9 (\pm 0.9) \times 10^{-11}$ r⁻¹ (m⁻¹) (r² = 0.97^{***} , P = 0.0001).

4.1.2 Einfluss ausgewählter Salze

4.1.2.1 Ausgewählte Kationen

Die in Form von Chloridsalzen getesteten Kationen (mit Ausnahme von AgNO₃) zeigten unterschiedliche Wirkungen auf die Wasseraufnahme in Früchte der Süßkirsche (cv. Sam; Tabelle 3). Salze einwertiger Kationen hatten meist nur einen geringen Einfluss auf die Wasseraufnahme, bis auf LiCl, dass die Wasseraufnahme erhöhte sowie AgNO₃ und NaCl (nur im ersten Intervall), die die Wasseraufnahme verringerten. Chloride der zweiwertigen Kationen Cd, Cu, Hg und Sr reduzierten die Wasseraufnahme konsistent in beiden Intervallen, Ba und Zn dagegen nur in einem der beiden Intervalle. CaCl₂, MgCl₂ und MnCl₂ übten keine Wirkung auf die Wasseraufnahme aus. Chloridsalze aller untersuchten dreiwertigen Kationen (Al, Eu, Fe) reduzierten die Wasseraufnahme signifikant. Von allen getesteten Salzen verursachten CuCl₂, HgCl₂, AlCl₃ und FeCl₃ die größte Reduktion der Wasseraufnahme.

Tabelle 3. Einfluss ausgewählter Salze (10 mM) auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde charakterisiert durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} oder F^{III}/F^{I}), nachdem Wasser als Donor (F^{I} , 0 bis 0.75 h) durch eine Salzlösung ersetzt wurde (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h; F^{III} , 1.5 bis 2.25 h).

Donor in Intervall II und III	n	pH-Wert	F ^{II} /F ^I ± SE (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O	50	5.4	$0.87 \pm 0.02 a^1$	0.91 ± 0.02 a
AgNO ₃	9	5.2	$0.65\pm0.03\ b$	$0.75 \pm 0.05 \text{ b}$
KCl	7	5.4	0.82 ± 0.06 a	0.91 ± 0.06 a
LiCl	21	5.4	$1.00 \pm 0.03 \text{ b}$	1.03 ± 0.04 b
NaCl	8	5.3	$0.70\pm0.07\;b$	0.82 ± 0.09 a
NH ₄ Cl	10	5.4	0.85 ± 0.03 a	0.90 ± 0.04 a
BaCl ₂	7	5.4	$0.67\pm0.03\ b$	0.77 ± 0.05 a
CaCl ₂	20	5.5	0.75 ± 0.03 a	0.84 ± 0.04 a
CdCl ₂	8	5.3	$0.67\pm0.04\ b$	0.63 ± 0.03 b
CuCl ₂	7	4.8	$0.42\pm0.03\ b$	$0.36 \pm 0.04 \text{ b}$
HgCl ₂	7	4.7	$0.58\pm0.04\ b$	$0.38 \pm 0.04 \text{ b}$
MgCl ₂	18	5.3	0.88 ± 0.07 a	1.03 ± 0.05 a
MnCl ₂	16	5.4	0.81 ± 0.03 a	0.79 ± 0.04 a
SrCl ₂	14	5.3	$0.69\pm0.03\ b$	$0.68 \pm 0.03 \text{ b}$
ZnCl ₂	8	5.5	0.72 ± 0.03 a	$0.75 \pm 0.03 \text{ b}$
AlCl ₃	17	4.0	$0.50\pm0.03\ b$	$0.50\pm0.03~b$
EuCl ₃	12	4.9	$0.58\pm0.04\ b$	$0.62 \pm 0.03 \text{ b}$
FeCl ₃	54	2.3	$0.49\pm0.01\ b$	$0.40\pm0.01\ b$

¹ Werte innerhalb der Spalten, die von dem Buchstaben "b" gefolgt werden, unterscheiden sich signifikant von der Wasserkontrolle, mit "a" gekennzeichnete Werte dagegen nicht (DUNNETT-Test, P = 0.05). Mittelwerte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen 2.6 ± 0.1, 2.3 ± 0.1 und 2.4 ± 0.2 mg h⁻¹.

4.1.2.2 Interaktionen zwischen Kationen

Der Einfluss von FeCl₃ auf die Wasseraufnahme von Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) war unabhängig von der Anwesenheit von KCl, CaCl₂, CuCl₂, AlCl₃ und EuCl₃ (Tabelle 19 bis 23, Anhang). Eine sequentielle oder simultane Behandlung von FeCl₃ mit CaCl₂, CuCl₂, AlCl₃ oder EuCl₃ hatte keinen signifikanten Einfluss auf F^{II}/F^I und F^{III}/F^I verglichen mit der Behandlung mit nur einem dieser Salze alleine. Dagegen verringerte eine sequentielle oder simultane Inkubation in FeCl₃ und HgCl₂ die Verhältnisse F^{II}/F^I und F^{III}/F^I in einem geringfügig höheren Ausmaß als jedes der beiden Salze alleine. Jedoch war diese Wirkung klein und nur vereinzelt signifikant (Tabelle 4).

Tabelle 4. Interaktion von $HgCl_2$ mit $FeCl_3$ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} , F^{III}/F^{I}) aus den Intervallen I (F^{I} , 0 bis 0.75 h), II (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h) und III (F^{III} , 1.5 bis 2.25 h) beschrieben. Die Konzentration der Salzlösungen war 10 mM. Wurden beide Salze simultan eingesetzt, betrug die Konzentration jedes einzelnen Salzes 5 mM.

Donorsequenz in	n	$F^{II}/F^{I} \pm SE$	$F^{III}/F^{I} \pm SE$
		(venialuns)	(vernanns)
H ₂ O/H ₂ O/H ₂ O	10	$0.93 \pm 0.07 a^1$	0.98 ± 0.04 a
H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	9	$0.49 \pm 0.06 \text{ bc}$	0.44 ± 0.04 bc
H ₂ O/FeCl ₃ /HgCl ₂	10	$0.47 \pm 0.05 \text{ bc}$	0.36 ± 0.03 bcd
H2O/HgCl2/HgCl2	10	$0.67\pm0.04\ b$	$0.47 \pm 0.05 \ b$
H ₂ O/HgCl ₂ /FeCl ₃	10	$0.61 \pm 0.06 \text{ bc}$	$0.27 \pm 0.04 \ cd$
$\begin{array}{l} H_2O/FeCl_3 + HgCl_2 / \\ FeCl_3 + HgCl_2 \end{array}$	8	0.42 ± 0.06 c	$0.26 \pm 0.04 \text{ d}$

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). Werte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen durchschnittlich 2.7 ± 0.2 , 2.6 ± 0.3 und 2.7 ± 0.3 mg h⁻¹.

4.1.2.3 Fe-Salze

4.1.2.3.1 Ausgewählte anorganische und organische Fe-Salze sowie -Chelate

Alle getesteten anorganischen Fe-Salze reduzierten die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) verglichen mit der Wasserkontrolle signifikant. Jedoch verringerten dreiwertige Fe-Salze [FeCl₃, Fe(NO₃)₃, Fe₂(SO₄)₃] die Wasseraufnahme wesentlich effektiver als zweiwertige Fe-Salze (FeCl₂, FeSO₄; Tabelle 5).

Tabelle 5. Einfluss ausgewählter anorganischer Eisensalze (10 mM) auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde beschrieben durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} oder F^{III}/F^{I}), nachdem Wasser als Donor (F^{I} , 0 bis 0.75 h) durch eine anorganische Eisensalzlösung ersetzt wurde (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h; F^{III} , 1.5 bis 2.25 h).

Donor in Intervall II und III	n	pH-Wert	F ^{II} /F ^I ± SE (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O	10	5.5	$0.82 \pm 0.03 a^1$	0.77 ± 0.04 a
FeCl ₂	10	4.2	$0.68 \pm 0.03 \text{ b}$	$0.56\pm0.03\ b$
FeCl ₃	10	2.6	0.47 ± 0.02 c	$0.39 \pm 0.01 \text{ c}$
Fe(NO ₃) ₃	10	2.6	0.42 ± 0.03 c	$0.39 \pm 0.02 \ c$
FeSO ₄	10	4.0	$0.69 \pm 0.04 \text{ ab}$	$0.55\pm0.03\ b$
$Fe_2(SO_4)_3$	10	2.4	$0.41 \pm 0.03 \ c$	$0.34\pm0.02\ c$

¹ Werte innerhalb der Spalten, die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant (TUKEYs Studentized Range Test, P = 0.05). Mittelwerte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen 2.5 ± 0.2 , 2.0 ± 0.1 und 2.0 ± 0.2 mg h⁻¹.

Im Gegensatz zum Einfluss anorganischer Fe-Salze konnte bei organischen Fe-Salzen nicht zwischen der Wirkung von zweiwertigen und dreiwertigen Salzen unterschieden werden. Vielmehr war der Einfluss abhängig vom organischen Anion des Fe-Salzes (Tabelle 6). Fe(III)-Ammonium-Citrat, Fe(III)-Citrat und Fe(II)-Glucoheptonat übten entweder keine Wirkung aus oder reduzierten die Wasseraufnahme nur in einem der beiden Intervalle signifikant im Vergleich zur Wasserkontrolle. Konsistent verringerten Fe(II)-Gluconat und Fe(III)-Glucoheptonat die Wasseraufnahme, wobei Fe(III)-Glucoheptonat die größte Wirkung zeigte.

Tabelle 6. Einfluss ausgewählter organischer Eisensalze (10 mM) auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde beschrieben durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} oder F^{III}/F^{I}), nachdem Wasser als Donor (F^{I} , 0 bis 0.75 h) durch eine organische Eisensalzlösung ersetzt wurde (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h; F^{III} , 1.5 bis 2.25 h).

Donor in Intervall II und III	n	pH-Wert	F ^{II} /F ^I ± SE (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O	10	6.3	$0.84 \pm 0.05 a^1$	$0.87 \pm 0.03 \text{ ab}$
Fe(III)-Ammonium-Citrat	8	5.8	0.87 ± 0.06 a	1.01 ± 0.08 a
Fe(III)-Citrat	9	2.8	0.73 ± 0.04 ab	0.67 ± 0.05 bc
Fe(II)-Gluconat	10	4.6	$0.63 \pm 0.04 \text{ b}$	$0.59 \pm 0.04 \text{ c}$
Fe(II)-Glucoheptonat	9	4.6	0.70 ± 0.05 ab	0.72 ± 0.03 bc
Fe(III)-Glucoheptonat	9	2.6	$0.35 \pm 0.04 \ c$	$0.34 \pm 0.04 \ d$

¹ Werte innerhalb der Spalten, die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). Mittelwerte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen 1.9 ± 0.2 , 1.6 ± 0.2 und 1.7 ± 0.2 mg h⁻¹.

Keines der getesteten Fe-Chelate reduzierte die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) konsistent im Vergleich zur Wasserkontrolle (Tabelle 7).

Tabelle 7. Einfluss ausgewählter Eisenchelate (10 mM) auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Die Wirkung der Eisenchelate wurde beschrieben durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} oder F^{III}/F^{I}), nachdem Wasser als Donor (F^{I} , 0 bis 0.75 h) durch eine Eisenchelatlösung ersetzt wurde (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h; F^{III} , 1.5 bis 2.25 h).

Donor in Intervall II und III	n	pH-Wert	F ^{II} /F ^I ± SE (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O	26	5.5	$0.83 \pm 0.04 \text{ ab}^1$	$0.82 \pm 0.03 \text{ b}$
EDTA-Fe(III)-Na	39	5.0	0.98 ± 0.06 a	1.05 ± 0.06 a
FeCl ₃	28	2.2	$0.52 \pm 0.02 \ c$	$0.49\pm0.04\ c$
Fe(II)-IDHA	16	4.1	$0.71 \pm 0.04 \ bc$	$0.72\pm0.03\ b$
Fe(III)-IDHA	17	5.9	$0.79 \pm 0.06 \text{ ab}$	$0.94 \pm 0.05 \text{ ab}$

¹ Werte innerhalb der Spalten, die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant (TUKEYs Studentized Range Test, P = 0.05). Mittelwerte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen 2.2 ± 0.1 , 1.9 ± 0.1 und 1.9 ± 0.2 mg h⁻¹.

4.1.2.3.2 Zeitabhängigkeit

Bei der Inkubation in Wasser, FeCl₃ oder Fe(III)-Glucoheptonat nahm die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) nahezu linear zu. Die Wasseraufnahmeraten in FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat lagen signifikant unter dem Niveau der Wasserkontrolle, unterschieden sich aber nicht voneinander (Abbildung 10).



Abbildung 10. Einfluss von FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat (10 mM) auf den Zeitverlauf von Wasseraufnahme und Wasseraufnahmerate (F; Inset) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam).

4.1.2.3.3 Konzentrationswirkung

FeCl₃ reduzierte ab einer Konzentration von 0.1 mM die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) im Vergleich zur Wasserkontrolle um ca. 50%. Höhere Konzentrationen (bis 10 mM) hatten statistisch gesehen keine zusätzliche Wirkung (Abbildung 11). Die bei 100 mM auftretende "Wirkungserhöhung" beruht wahrscheinlich auf der größeren Verringerung des osmotischen Potentials der Fe-Lösung und der damit verbundenen Reduktion der treibenden Kraft für die Wasseraufnahme im Vergleich zu den geringeren Fe-Konzentrationen (osmotische Potentiale betrugen -0.12, -0.18 und -0.70 MPa für Konzentrationen von 0, 10 und 100 mM). Fe(III)-Glucoheptonat war ebenso wirksam wie FeCl₃ (Tabelle 8).



Abbildung 11. Einfluss der Konzentration von FeCl₃ auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Die Wirkung von FeCl₃ wurde ausgedrückt durch das Verhältnis der Wasseraufnahmeraten (F^{II}/F^I oder F^{III}/F^I), nachdem Wasser als Donor (F^I, 0 bis 0.75 h) durch eine FeCl₃-Lösung mit unterschiedlicher Konzentration ersetzt wurde

 $(F^{II}, 0.75 \text{ bis } 1.5 \text{ h}; F^{III}, 1.5 \text{ bis } 2.25 \text{ h})$. Inset: Absolute Aufnahmeraten (F) in Intervall II und III. Die durchgehende und unterbrochene Linie kennzeichnet F^{II} bzw. F^{III} der Wasserkontrolle.

Tabelle 8. Einfluss der Konzentration von FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Die Fe-Wirkung wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} , F^{III}/F^{I} , F^{IV}/F^{I}) ausgedrückt, nachdem der Wasserdonor (F^{I} , 0 bis 0.75 h) durch eine Fe-Lösung mit unterschiedlicher Konzentration ersetzt wurde (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h; F^{III} , 1.5 bis 2.25 h; F^{IV} , 2.25 bis 3 h).

Donor ab Intervall II	Konzentration (mM)	n	F ^{II} /F ^I ± SE (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)	$F^{IV}/F^{I} \pm SE$ (Verhältnis)
H ₂ O	-	8	$1.00 \pm 0.04 a^1$	1.00 ± 0.04 a	0.97 ± 0.05 a
FeCl ₃	1	9	$0.71\pm0.04\ b$	$0.63\pm0.05~b$	$0.63\pm0.04~b$
	10	10	$0.64\pm0.03~b$	$0.60\pm0.03\ b$	$0.61\pm0.04~b$
	100	10	$0.39\pm0.02\ c$	$0.41 \pm 0.03 \ c$	$0.45\pm0.03~c$
Fe(III)-Gluco- heptonat	1	10	$0.74\pm0.03\ b$	$0.73\pm0.02\ b$	$0.73\pm0.01~b$
	10	10	$0.65\pm0.03\ b$	$0.60\pm0.03\ b$	$0.61\pm0.03~b$
	100	10	$0.37\pm0.02\ c$	$0.34\pm0.02\ c$	$0.34\pm0.02~c$

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). F^I, F^{II}, F^{III} und F^{IV} betrugen in der Wasserkontrolle 5.0 ± 0.4 , 4.9 ± 0.4 , 4.9 ± 0.4 und 4.8 ± 0.3 mg h⁻¹.

4.1.2.3.4 Reversibilität

Die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) wurde durch Anwesenheit von FeCl₃ um ca. 45% verringert. Wurde nachfolgend FeCl₃ durch eine FeCl₃-freie Donorlösung (Wasser mit einem pH-Wert von 5.5 oder 2.6) ersetzt, nahm die durch Fe reduzierte Wasseraufnahme geringfügig zu, blieb aber signifikant unter der Wasseraufnahme der Kontrolle (Abbildung 12).



Abbildung 12. Reversibilität der Wirkung von FeCl₃ auf die Wasseraufnahme durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Hauptgrafik: Kumulative Wasseraufnahme. Inset: Wasseraufnahmerate (F) in Abhängigkeit von der Zeit. Der Donor war Wasser mit unverändertem pH-Wert (pH 5.5; "H₂O") in der Zeit von 0 bis 0.75 h, FeCl₃ (10 mM, pH 2.5;

"FeCl₃") von 0.75 bis 1.5 h und erneut Wasser mit unverändertem pH-Wert (pH 5.5; "H₂O") oder Wasser mit verändertem pH-Wert (pH 2.6; "HCl") von 1.5 bis 2.25 h sowie von 2.25 bis 3 h (Pfeile kennzeichnen Zeitpunkte der Donorwechsel, Donorfolge siehe Legende).

4.1.2.3.5 Inkubationsdauer

Eine Inkubationsdauer in FeCl₃ von mindestens 0.02 h (1 min, cv. Sam) oder 0.08 h (5 min, cv. Summit) war notwendig, um die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte nachweisbar zu reduzieren. Um die reduzierte Aufnahmerate auch bei anschließender Inkubation in Wasser weiter aufrecht zu erhalten, war eine minimale Inkubationsdauer von 0.25 h (15 min, cv. Summit) und 0.5 h (30 min, cv. Sam) erforderlich (Abbildung 13).



Abbildung 13. Einfluss der Inkubationsdauer von reifen Süßkirschenfrüchten (A: cv. Sam; B: cv. Summit) in FeCl₃ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp. Der Donor war Wasser im ersten (F^I, 0 bis 0.75 h) und im dritten Intervall $(F^{III}, 1.5 \text{ bis } 2.25 \text{ h})$. Im zweiten Intervall $(F^{II}, 0.75 \text{ h})$ bis 1.5 h) wurden die Früchte für 0 und 45 min, 1 und 44 min, 5 und 40 min, 15 und 30 min, 30 und 15 min sowie 45 und 0 min in 10 mM FeCl₃ bzw. Wasser inkubiert. Der Einfluss von FeCl3 wurde Verhältnisse F^{II}/F^{I} und F^{III}/F^{I} die durch ausgedrückt. Dargestellt sind Veränderung der Wasseraufnahmerate während Phase II (F^{II}/F^I) und

III (F^{III}/F^I) sowie absolute Wasseraufnahmerate im betreffenden Intervall (Inset).

4.1.2.3.6 Beständigkeit der Wirkung nach unterschiedlicher Trocknungsdauer

Eine Vorinkubation in FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat verringerte die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) bis zu einer Trocknungdauer von 36 h. Länger zurückliegende Fe-Vorbehandlungen (72 und 144 h) hatten dagegen keine Wirkung mehr (Abbildung 14).



Abbildung 14. Einfluss der Trocknungsdauer nach Fe-Vorbehandlung auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Früchte wurden für 0.75 h entweder in 10 mM FeCl₃ oder 10 mM Fe(III)-Glucoheptonat vorinkubiert. In zwei Kontrollbehandlungen wurden die Früchte entweder nicht oder für 0.75 h in Wasser vorbehandelt. Nach der Vorbehandlung

wurden die Früchte für 0, 1, 6, 14, 36, 72 oder 144 h unter Laborbedingungen (25 °C, 45% RH) aufbewahrt. Anschließend wurde die Wasseraufnahmerate (F) in Wasser bestimmt. Der Pfeil in der Abbildung kennzeichnet eine Trocknungsdauer von 36 h.

4.1.2.3.7 Einfluss auf größenselektive Transportwege

Eine Vorbehandlung FeCl₃ in reduzierte die Wasseraufnahmerate (F) von Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) bei nachfolgender Inkubation in isotonischen Lösungen der eingesetzten Osmotika mit Ausnahme von PEG 6000. In isotonischen Lösungen von PEG 6000 fand sowohl nach Vorbehandlung in Wasser wie auch in FeCl₃ keine Wasseraufnahme statt (Abbildung 15 A). Die durch FeCl₃ verursachte absolute Verringerung von F (Δ F in g h⁻¹) war abhängig vom hydrodynamischen Radius (r) des Osmotikums (Abbildung 15 B). Relativ zur Aufnahmerate nach Vorbehandlung in Wasser war ΔF (in %) bei Inkubation in einer isotonischen Lösung von Saccharose (r = 0.47 nm) am größten (Abbildung 15 B, Inset).



Abbildung 15. (A) Einfluss von Osmotika mit unterschiedlichem Molekulargewicht (MW) auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) nach Fe-Vorbehandlung. Die Früchte wurden in Wasser (22 min)oder in 10 mM FeCl₃ (45 min) vorbehandelt und anschließend in isotonischen Lösungen ($\Psi_{\Pi} = \Psi_{Frucht}$) von Osmotika mit unterschiedlichem MW inkubiert. (B) Durch FeCl₃ verursachte Verringerung von F (Δ F) in Abhängigkeit vom hydrodynamischen Radius (r) des Osmotikums. ΔF wurde berechnet, indem F Fe-Vorbehandlung nach von F nach Wasservorbehandlung subtrahiert wurde. Inset: Prozentualer Anteil von ΔF an F nach

Vorbehandlung in Wasser. Die eingesetzten Osmotika waren NaCl (MW = 58 g mol⁻¹, $r_{Na^+} = 0.18 \times 10^{-9}$ m), Glycerin (MW = 92 g mol⁻¹, $r = 0.23 \times 10^{-9}$ m), Mannit (MW = 182 g mol⁻¹, $r = 0.36 \times 10^{-9}$ m), Saccharose (MW = 342 g mol⁻¹, $r = 0.47 \times 10^{-9}$ m) und PEG 6000 (MW = 6000 g mol⁻¹, $r = 2.3 \times 10^{-9}$ m). Wasser (MW = 18 g mol⁻¹, $r = 0.11 \times 10^{-9}$ m) fungierte als Kontrolle.

4.1.2.3.8 Einfluss auf Löcher und Risse

Im Allgemeinen hatte FeCl₃ keinen Einfluss auf die Wasseraufnahme durch induzierte Löcher im Exokarp (cv. Sam; siehe Wirkung auf die Penetrationswege "2 Löcher" und "8 Löcher" in Tabelle 9). Dagegen verringerte FeCl₃ die Wasseraufnahme durch künstlich erzeugte Risse in der CM signifikant (cv. Sam; siehe Einfluss auf Penetrationsweg "Risse" in Tabelle 10). Tabelle 9. Einfluss von FeCl₃ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch Löcher im Exokarp auf der Seite ohne Naht reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Früchte mit 0, 2 und 8 induzierten Löchern wurden zunächst in Wasser (F^I, 0 bis 0.75 h) und in den 2 folgenden Intervallen entweder in Wasser oder in 10 mM FeCl₃ (F^{II}, 0.75 bis 1.5 h; F^{III}, 1.5 bis 2.25 h) inkubiert (Donorfolge siehe Tabellenkopf; n = 9 bis 10 Früchte pro Lochzahl und Donorfolge). F durch Löcher wurde durch Differenzbildung berechnet ($F_{Löcher} = F_{CM+Löcher} - F_{CM}$), da Löcher einen parallelen Transportweg zur CM darstellen. Der Einfluss von FeCl₃ auf jeden Penetrationsweg (CM und/oder Löcher) wird durch das Verhältnis zwischen den Aufnahmeraten entlang der jeweiligen Penetrationswege aus zweitem und ersten (F^{II}/F^{I}) ausgedrückt.

Penetrationswege	$F^{II}/F^{I} \pm SE$ (Verhältnis)		$F^{III}/F^{I} \pm SE$ (Verhältnis)		
	$H_2O/H_2O/H_2O$	H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	$H_2O/H_2O/H_2O$	H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	
СМ	$0.80 \pm 0.06 a^1$	0.55 ± 0.04 b	0.85 ± 0.04 a	0.44 ± 0.05 b	
CM + 2 Löcher	0.84 ± 0.03 a	$0.67 \pm 0.03 \text{ b}$	0.87 ± 0.02 a	$0.65\pm0.04~b$	
CM + 8 Löcher	0.84 ± 0.03 a	$0.72\pm0.04\ b$	0.93 ± 0.02 a	$0.70\pm0.04\ b$	
2 Löcher	0.86 ± 0.05 a	0.75 ± 0.05 a	0.89 ± 0.04 a	0.79 ± 0.07 a	
8 Löcher	0.84 ± 0.03 a	0.75 ± 0.05 a	0.94 ± 0.03 a	$0.74\pm0.05\ b$	

¹ Innerhalb der Verhältnisse nebeneinander stehende Werte, die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant (TUKEYs Studentized Range Test, P = 0.05). F^I der Wasserkontrollen betrugen 2.0 ± 0.1 , 5.5 ± 0.3 und 15.4 ± 0.8 mg h⁻¹ für die Penetrationswege "CM", "CM + 2 Löcher" und "CM + 8 Löcher".

Tabelle 10. Einfluss von FeCl₃ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch Risse im Exokarp auf der Seite ohne Naht reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Früchte ohne und mit induzierten Rissen wurden zunächst in Wasser (F^I, 0 bis 0.75 h) und in den 2 folgenden Intervallen entweder in Wasser oder in 10 mM FeCl₃ (F^{II}, 0.75 bis 1.5 h; F^{III}, 1.5 bis 2.25 h) inkubiert (Donorfolge siehe Tabellenkopf; n = 9 bis 10 Früchte pro Donorfolge für Früchte mit und ohne Risse). F durch Risse wurde durch Differenzbildung berechnet ($F_{Risse} = F_{CM+Risse} - F_{CM}$), da Risse einen parallelen Transportweg zur CM darstellen. Der Einfluss von FeCl₃ auf jeden Penetrationsweg (CM und/oder Risse) wird durch das Verhältnis zwischen den Aufnahmeraten entlang der jeweiligen Penetrationswege aus zweitem und erstem (F^{II}/F^{I}) ausgedrückt.

Penetrationswege	$F^{II}/F^{I} \pm SE$ (Verhältnis)		$F^{III}/F^{I} \pm SE$ (Verhältnis)	
	H ₂ O/H ₂ O/H ₂ O	H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	$H_2O/H_2O/H_2O$	H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃
СМ	$0.87 \pm 0.05 a^1$	$0.58 \pm 0.04 \text{ b}$	0.88 ± 0.05 a	$0.47 \pm 0.04 \text{ b}$
CM + Risse	0.68 ± 0.03 a	$0.47 \pm 0.03 \text{ b}$	0.62 ± 0.02 a	0.46 ± 0.03 b
Risse	0.65 ± 0.03 a	$0.46\pm0.03\ b$	0.59 ± 0.02 a	$0.45\pm0.03\ b$

¹ Innerhalb der Verhältnisse nebeneinander stehende Werte, die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). F^I der Wasserkontrollen betrugen 2.7 ± 0.6 und 26.0 ± 1.8 mg h⁻¹ für die Penetrationswege "CM" und "CM + Risse".

4.1.2.3.9 Wirkung auf die Stiel/Fruchtverbindung

FeCl₃ übte keinen signifikanten Einfluss auf die Wasseraufnahme entlang der Stiel/Fruchtverbindung von Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) aus (Tabelle 11).

Tabelle 11. Einfluss von FeCl₃ auf die Wasseraufnahmerate (F) entlang der Stiel/Fruchtverbindung reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Die Wasseraufnahme wurde auf die Stiel/Fruchtverbindung begrenzt, indem die ganze Frucht mit Ausnahme der Stiel/Fruchtverbindung mit Silikon überzogen wurde. Der Salzeinfluss wurde charakterisiert durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} oder F^{III}/F^{I}) nachdem Wasser als Donor (F^{I} , 0 bis 0.75 h) durch 10 mM FeCl₃ ersetzt wurde (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h; F^{III} , 1.5 bis 2.25 h).

Donor in Intervall II und III	n	F ^{II} /F ^I ± SE (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O	20	$0.76 \pm 0.05 a^1$	0.76 ± 0.04 a
FeCl ₃	20	0.62 ± 0.04 a	0.66 ± 0.05 a

¹ Untereinander stehende Werte, die von gleichen Buchstaben gefolgt werden, unterscheiden sich nicht signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). F¹, F^{II} und F^{III} betragen in der Wasserkontrolle 10.9 ± 1.2 , 8.4 ± 1.0 und 8.3 ± 1.1 mg h⁻¹.

4.2 Einfluss von Fe-Salzen auf das Platzen von intakten Früchten

Wurden Süßkirschenfrüchte (cv. Hedelfinger, Summit, Van) direkt in Lösungen von FeCl₃ oder Fe(III)-Glucoheptonat inkubiert, dann erfolgte schon bei einer Konzentration von 1 mM eine signifikante Reduktion der Platzanfälligkeit im Vergleich zur Wasserkontrolle. Dagegen konnte nach einer Spritzapplikation von FeCl₃ oder Fe(III)-Glucoheptonat im Freiland bei allen drei Sorten eine signifikante Reduktion des Platzens erst bei einer Konzentration von 100 mM nachgewiesen werden (Abbildung 16; Tabelle 12; Abbildung 30, Anhang). FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat unterschieden sich nicht in ihrer Wirkung auf das Platzen von Kirschfrüchten (Tabelle 12).



Abbildung 16. Vergleich der Wirkung von FeCl₃ bei direkter Inkubation der Früchte (A, C, E) und nach Spritzapplikation im Freiland (B, D, F) auf die Platzhäufigkeit von reifen Süßkirschenfrüchten verschiedener Sorten (A, B: cv. Hedelfinger; C, D: cv. Summit; E, F: cv. Van). Der Anteil geplatzter Früchte wurde entweder durch direkte Inkubation der Früchte in FeCl₃ oder 12 h nach erfolgter Spritzapplikation von FeCl₃ in der Obstanlage durch Inkubation in Wasser bestimmt. FeCl₃ wurde bei Konzentrationen von 1, 10 und 100 mM eingesetzt.

Tabelle 12. Einfluss von FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat auf den Platzindex von reifen Süßkirschenfrüchten ausgewählter Sorten (Abbildung 16; Abbildung 30, Anhang). Der Platzindex wurde entweder durch direkte Inkubation der Früchte in den angegebenen Fe(III)-Lösungen oder 12 h nach erfolgter Spritzapplikation der Fe(III)-Lösung in der Obstanlage durch Inkubation in Wasser bestimmt.

Präparat	Konz.	Platzindex ± SE bei Direktinkubation			Platzindex \pm SE nach Spritzapplikation		
	(mM)	Hedelfinger	Summit	Van	Hedelfinger	Summit	Van
H ₂ O	-	$64.0 \pm 8.2 a^1$	$37.4 \pm 5.1 \text{ a}$	$82.0 \pm 3.8 \text{ a}$	$86.0 \pm 3.5 a$	$60.4 \pm 4.6 \text{ a}$	$84.4 \pm 1.8 \text{ a}$
FeCl ₃	1	$15.6\pm2.8\ b$	$10.8\pm2.0\ b$	$57.6\pm8.8~b$	$71.2 \pm 5.6 \text{ ab}$	$57.6 \pm 4.8 \text{ a}$	77.6 ± 1.6 a
	10	$6.0\pm0.4\;b$	$0.0\pm0.0\;b$	5.6 ± 2.4 c	56.8 ± 8.8 abc	50.4 ± 2.4 a	70.4 ± 5.6 a
	100	$2.0\pm2.0\;b$	$0.0\pm0.0\;b$	$0.0\pm0.0\;c$	25.2 ± 1.2 c	$9.6\pm0.8\;b$	$36.8\pm3.2\ b$
Fe(III)-	1	$19.6\pm8.4\ b$	$4.0\pm1.6\ b$	$54.0\pm6.0\ b$	72.4 ± 6.0 a	$54.0 \pm 1.2 \text{ a}$	$82.4\pm3.2~a$
Gluco- hontonot 10	10	$2.0\pm2.0\;b$	$0.0\pm0.0\;b$	$4.4\pm0.4\ c$	52.8 ± 16.0 abc	46.8 ± 6.0 a	$76.8 \pm 0.8 \ a$
neptonat	100	$0.8\pm0.8\;b$	$1.2 \pm 1.2 \text{ b}$	$0.0 \pm 0.0 \text{ c}$	34.8 ± 0.4 bc	13.2 ± 5.2 b	$47.6 \pm 2.8 \text{ b}$

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYs Studentized Range Test, P = 0.05).

4.3 Diffusion von radioaktiv markierten Substanzen durch Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas

4.3.1 Einfluss von FeCl₃ auf die Diffusion von ³H₂O

4.3.1.1 Zeitabhängigkeit

Die Penetration von ³H₂O durch ES (cv. Sam) nahm in Abwesenheit von FeCl₃ nahezu linear mit der Zeit zu, die Penetrationsrate blieb konstant (Abbildung 17). Wurde 27 h nach Beginn des Experiments dagegen der Wasserdonor durch eine 10 mM FeCl₃-Lösung ersetzt, reduzierte sich innerhalb von 26 h die Penetrationsrate um ca. 60%. Die Penetrationsrate blieb verringert, wenn FeCl₃ als Donor wieder durch Wasser ersetzt wurde. Da treibende Kraft und Penetrationsquerschnitt im Verlauf des Experiments konstant waren, entsprach die Änderung der Penetrationsrate einer Änderung der Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d).



Abbildung 17. Einfluss von FeCl₃ auf den Zeitverlauf der Diffusion von ³H₂O durch Exokarpsegmente (ES) aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam, n = 8 ES). Dargestellt sind kumulative Penetration (A) und Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d; B) von ³H₂O im Zeitverlauf. In Phase I des Experiments (0 bis 26 h) fungierte entionisiertes Wasser als Donor. Für Phase II (27 bis 100 h) wurde Wasser durch 10 mM FeCl₃ als Donor ersetzt. In Phase III (101.75 bis 165.75 h) wurde wieder Wasser als Donorlösung eingesetzt. In der Kontrollbehandlung wurde über die gesamte

Zeitdauer (0 bis 165.75 h) Wasser als Donor verwendet.

4.3.1.2 Spaltöffnungsdichte

 P_d für ³H₂O nahm in Abwesenheit von FeCl₃ linear mit ansteigender Spaltöffnungsdichte zu (Abbildung 18 A). Wurde FeCl₃ als Donor angeboten, dann wurde P_d um so stärker reduziert, je höher die Spaltöffnungsdichte war (Abbildung 18 B). Zwischen der durch FeCl₃ verursachten Verringerung von P_d und der Stomatadichte bestand eine positive lineare Beziehung (Abbildung 18 C). Die Achsenabschnitte der Regressionslinien in Abbildung 18 A und B beschreiben die Selbstdiffusionsleitfähigkeit einer hypothetischen astomatären ES (cv. Sam). Diese Achsenabschnitte unterschieden sich in Ab- (P_d^{II}) und Anwesenheit von FeCl₃ (P_d^{II}) nicht voneinander [$P_d^{II} = 0.53 (\pm 0.16) \times 10^{-8} \text{ m s}^{-1}$; $P_d^{II} = 0.52 (\pm 0.08) \times 10^{-8} \text{ m s}^{-1}$]. Das bedeutet, dass FeCl₃ auf astomatäre ES (cv. Sam) keine Wirkung ausübte. Auch die an astomatären ES von cv. Adriana bestimmten Leitfähigkeiten in Ab- und Anwesenheit von FeCl₃ bestätigten diese Schlussfolgerungen.



Abbildung 18. Beziehung zwischen der Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) von ³H₂O und der Spaltöffnungsdichte (d_{sto}) von Exokarpsegmenten (ES) aus Süßkirschenfrüchten in Ab- und Anwesenheit von 10 mM FeCl₃. Dargestellt sind Einzelbeobachtungen (cv. Sam, n = 16 ES) und Mittelwerte (cv. Adriana, n = 8 ES; Daten aus Tabelle 13) der Leitfähigkeiten in Ab- (P_d^I; A) und Anwesenheit von FeCl₃ (P_d^{II} ; B) sowie die durch FeCl₃ verursachte absolute Verringerung der Leitfähigkeit $(P_d^{I} - P_d^{II}; C)$. Die Regressionslauteten: $P_d^{I} (10^{-8} \text{ m s}^{-1}) =$ gleichungen $0.53 (\pm 0.16) + 0.68 (\pm 0.08) \times d_{sto} (mm^{-2}),$ $r^2 = 0.83^{***}$, P = 0.0001; $P_d^{II} (10^{-8} \text{ m s}^{-1}) =$ $0.52 (\pm 0.08) + 0.12 (\pm 0.04) \times d_{sto} (mm^{-2}),$ $r^2 = 0.37^*$, P = 0.01; $P_d^{I} - P_d^{II} (10^{-8} \text{ m s}^{-1}) =$ $0.02 (\pm 0.12) + 0.56 (\pm 0.06) \times d_{sto} (mm^{-2}),$ $r^2 = 0.86^{***}, P = 0.0001.$

4.3.1.3 Astomatäre Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas

An astomatären Systemen konnte (i) unabhängig von der Art (Vergleich zwischen Süßkirsche, Tomate und Paprika) und (ii) unabhängig von der Anwesenheit der Zellwand (Vergleich zwischen ES und CM aus Süßkirschen) keine Wirkung von FeCl₃ auf die ${}^{3}\text{H}_{2}\text{O}$ -Leitfähigkeit nachgewiesen werden (Tabelle 13).

Tabelle 13. Einfluss von FeCl₃ (10 mM) auf die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) von ${}^{3}H_{2}O$ bei astomatären Exokarpsegmenten (ES) oder isolierten Kutikulas (CM) aus Früchten der Süßkirsche (cv. Adriana), Tomate (cv. unbekannt) und Paprika (cv. Jive). Die Donorlösung war entionisiertes Wasser in Phase I und 10 mM FeCl₃ in Phase II. Dargestellt sind die Leitfähigkeiten in der entsprechenden Phase (P_d^I, P_d^{II}) sowie die relative Veränderung der Leitfähigkeit infolge des Donorwechsels (P_d^{II}/P_d^{II}).

Art	Objekt	n	$P_d \pm SE (\times 10^{-8} \text{ m s}^{-1})$		$P_d^{II}/P_d^{I} \pm SE$
			P_d^{I}	P_d^{II}	(Verhältnis)
Süßkirsche	ES	8	1.04 ± 0.23 ab (a) ¹	0.94 ± 0.16 ab (a)	0.94 ± 0.04 a (a)
Süßkirsche	СМ	8	1.98 ± 0.42 a (a)	1.98 ± 0.49 a (a)	0.99 ± 0.05 a (a)
Tomate	СМ	8	$0.40\pm0.09\;b$	$0.41\pm0.09\ b$	1.04 ± 0.04 a
Paprika	СМ	8	$0.74\pm0.22\;b$	$0.71\pm0.19\ b$	1.01 ± 0.03 a

¹ Untereinander stehende Werte, die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant (TUKEYs Studentized Range Test, P = 0.05). Buchstaben in Klammern kennzeichnen die Mittelwerttrennung innerhalb der Süßkirsche.

4.3.1.4 Positionierung von FeCl₃

Der Einfluss von FeCl₃ auf die ³H₂O-Leitfähigkeit von ES (cv. Sam) war abhängig von der Positionierung von FeCl₃ (Fe in Donor vs. Receiver), jedoch unabhängig von der Orientierung der ES (Außenseite zum Donor vs. Innenseite zum Donor, dadurch entgegengesetzte Flussrichtung von ³H₂O; Tabelle 14). Die größte Wirkung wurde erzielt, wenn FeCl₃ an der morphologischen Außenseite (Donorseite) der ES angeboten wurde. In diesem Fall wurde die Leitfähigkeit um durchschnittlich 63% reduziert. Wurde dagegen FeCl₃ an der morphologischen Innenseite (Receiverseite) der ES angeboten, betrug die Verringerung der Leitfähigkeit im Mittel nur 16%. Bei einem gleichzeitigem Angebot von FeCl₃ an beiden Seiten der ES konnte keine Verringerung der Leitfähigkeit für ³H₂O festgestellt werden.

Tabelle 14. Einfluss der Positionierung von FeCl₃ auf die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) für 3 H₂O von Exokarpsegmenten (ES) aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam). In Phase I des Experiments wurde die Leitfähigkeit vor Induktion der Fe-Wirkung (P_d^{-I}) bestimmt. Während Phase II wurde der Fe-Einfluss induziert, indem 10 mM FeCl₃ an der Donorseite ("FeCl₃/H₂O"), Receiverseite ("H₂O/FeCl₃") oder beidseitig an Donor- und Receiverseite der ES ("FeCl₃/FeCl₃") angeboten wurde. In Phase III wurde die Leitfähigkeit nach Induktion der Fe-Wirkung (P_d^{-III}) in Abhängigkeit von der Orientierung der ES ermittelt. Der Einfluss von FeCl₃ wurde durch das Verhältnis (P_d^{-III}/P_d^{-I}) zwischen der Leitfähigkeit nach (P_d^{-III}) und vor Induktion der Fe-Wirkung (P_d^{-II}) dargestellt.

Donor/Receiver in Phase II	$P_d^{III}/P_d^{I} \pm SE$ bei folger der ES in Phase III		
	CM-Seite zum Donor	Zellwandseite zum Donor	Mittelwert (Behandlung)
H ₂ O/H ₂ O	$0.93 \pm 0.03 a^1$	1.06 ± 0.03 a	$1.02 a^2$
FeCl ₃ /H ₂ O	$0.36\pm0.04\ b$	$0.39\pm0.02~\mathrm{c}$	0.37 c
H ₂ O/FeCl ₃	$0.90\pm0.04~a$	$0.73\pm0.04~b$	0.84 b
FeCl ₃ /FeCl ₃	1.03 ± 0.03 a	1.00 ± 0.07 a	1.02 a
Mittelwert (Flussrichtung)	0.78 a ²	0.80 a	

^T Die Mittelwerttrennung innerhalb der gleichen Orientierung erfolgte nach TUKEYS Studentized Range Test (P = 0.05).

² Nach zweifaktorieller Varianzanalyse übten Behandlung (P = 0.0001) sowie Wechselwirkung zwischen Behandlung und Orientierung (P = 0.01) signifikante Wirkung aus. Dagegen besaß die Orientierung (P = 0.81) keinen signifikanten Einfluss. Die Trennung der Mittelwerte wurde mit dem TUKEYs Studentized Range Test (P = 0.05) durchgeführt.

4.3.1.5 Receiver-pH und Citratpuffer

Wurde bei der Induktion der Fe-Wirkung auf ES (cv. Sam) entionisiertes Wasser als Receiverlösung eingesetzt, verringerte FeCl₃ die 3 H₂O-Leitfähigkeit bei pH-Werten \geq 3 im Receiver, nicht dagegen bei pH 2. (Abbildung 19). Jedoch hatte FeCl₃ keinen Einfluss auf die Leitfähigkeit, wenn Citronensäure unabhängig von dem eingestellten pH-Wert als Receiverlösung verwendet wurde (Abbildung 19).



Abbildung 19. Einfluss von FeCl₃ auf die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) von ${}^{3}H_{2}O$ bei Exokarpsegmenten aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) in Abhängigkeit von dem pH-Wert im Receiver (n = 8 ES). Das Experiment bestand aus 3 Phasen mit entionisiertem Wasser als Donor und Receiver in den Phasen I (P_d^I) und III (P_d^{III}). In Phase II wurde die Fe-Wirkung induziert,

indem 10 mM FeCl₃ als Donor und entionisiertes Wasser oder 10 mM Citronensäure mit unterschiedlich eingestelltem pH-Wert als Receiver eingesetzt wurden (siehe Legende). Dargestellt ist das Verhältnis aus der Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d^{III}/P_d^{I}) nach Induktion der Fe-Wirkung (P_d^{III}) und der Leitfähigkeit davor (P_d^{I}).

Die nach Induktion der Fe-Wirkung reduzierte Leitfähigkeit bei $pH \ge 3$ im Wasserreceiver (Abbildung 20, Intervall III) wurde wieder aufgehoben, wenn Wasser durch Citronensäure als Donor- und Receiverlösung im Intervall IV ersetzt wurde.



Abbildung 20. Einfluss von FeCl₃ (10 mM) auf die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) von ${}^{3}H_{2}O$ bei Exokarpsegmenten aus Süßkirschfrüchten (cv. Sam) im Zeitverlauf. Phase I kennzeichnet P_d vor Induktion der Fe-Wirkung (Do: H₂O, Rec: H₂O). In Phase II wurde der Fe-Einfluss induziert [Do: 10 mM FeCl₃, Rec: H₂O bei pH 2.0 (n = 4 ES) oder H₂O bei pH \geq 3 (n = 12 ES)]. Phase III (Do:

 H_2O , Rec: H_2O) und Phase IV (Do: 10 mM Citronensäure, Rec: 10 mM Citronensäure) beschreiben P_d nach Induktion der Fe-Wirkung.

4.3.1.6 Temperaturabhängigkeit

Die ³H₂O-Leitfähigkeit von ES (cv. Hedelfinger) nahm mit ansteigender Temperatur zu, sowohl nach Vorbehandlung mit FeCl₃ wie auch in der Kontrolle (Abbildung 21 A). Die Arrhenius-Plots waren zwischen 15 und 45°C linear ($r^2 \ge 0.99$; Abbildung 21 B). Durch die Vorbehandlung mit FeCl₃ wurde die Steigung des Arrhenius-Plots, d.h. die Temperaturabhängigkeit des Wassertransportes (Aktivierungsenergie, E_a), erhöht (Tabelle 15). Die über alle untersuchten Sorten gemittelte Aktivierungsenergie für die Diffusion von ³H₂O war nach einer Vorbehandlung mit FeCl₃ signifikant höher als in der Kontrolle (Tabelle 15).



Abbildung 21. Einfluss einer Vorbehandlung mit FeCl₃ auf die Temperaturabhängigkeit der Diffusion von ³H₂O durch Exokarpsegmente (ES) aus Süßkirschenfrüchten (cv. Hedelfinger). In der Vorbehandlung (Dauer 46 h) wurde 10 mM FeCl₃ an der morphologischen Außenseite (Do) und entionisiertes Wasser der an morphologischen Innenseite (Rec) der ES angeboten. Bei der Kontrollbehandlung wurde entionisiertes Wasser auf beiden Seiten der ES Dargestellt eingesetzt. sind (A) Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) für ${}^{3}H_2O$ in Abhängigkeit von der Temperatur sowie (B) der Arrhenius-Plot der in A dargestellten Daten.
Tabelle 15. Einfluss einer Vorbehandlung mit FeCl₃ auf die Aktivierungsenergie (E_a) der Diffusion von ³H₂O durch Exokarpsegmente (ES) aus Süßkirschenfrüchten verschiedener Sorten (Abbildung 21). In der Vorbehandlung (Dauer 46 h) wurde 10 mM FeCl₃ an der morphologischen Außenseite (Do) und entionisiertes Wasser an der morphologischen Innenseite (Rec) der ES angeboten. Bei der Kontrollbehandlung wurde entionisiertes Wasser auf beiden Seiten der ES eingesetzt. Die Änderung der E_a (Δ E_a) wurde aus der Differenz zwischen der E_a nach Wasservorbehandlung und der E_a nach Fe-Vorbehandlung berechnet.

Sorte	$d_{sto} \pm SE^1$ (mm ⁻²)	n ²	$E_a \pm SE (kJ mol^{-1}) nach$ Vorbehandlung (Do/Rec)		Mittelwert (Sorte)	ΔE_a (kJ mol ⁻¹)
		-	H ₂ O/H ₂ O	FeCl ₃ /H ₂ O		
Adriana	0.09 ± 0.02	8/7	51.2 ± 1.3	56.9 ± 4.2	53.9 a ³	5.7
Hedelfinger	1.57 ± 0.12	8/8	49.1 ± 5.5	64.2 ± 6.2	56.7 a	15.1
Sam	0.80 ± 0.07	8/8	39.3 ± 2.1	41.3 ± 2.7	40.3 b	2.1
Mittelwert (Vorbehandlung)			$46.5 b^3$	54.0 a		7.6

¹ Die Bestimmung der mittleren Stomatadichte (d_{sto}) erfolgte an 10 ES (cv. Adriana, cv. Hedelfinger) oder 15 ES (cv. Sam).

² Werte vor dem Schrägstrich kennzeichnen die Vorbehandlung "H₂O/H₂O", Werte dahinter die Vorbehandlung "FeCl₃/H₂O".

³ Nach zweifaktorieller Varianzanalyse übten Sorte (P = 0.0004) und Vorbehandlung (P = 0.03) signifikante Wirkungen aus. Die Wechselwirkung zwischen Sorte und Vorbehandlung war nicht signifikant (P = 0.27).

4.3.2 Diffusion von radioaktiv markierten organischen Säuren (¹⁴C-NAA und ¹⁴C-2,4-D)

4.3.2.1 Temperaturabhängigkeit

Die Leitfähigkeit (P_d) für ¹⁴C-NAA von ES (cv. Sam) war bei pH 2.2 (NAA undissoziiert) um ungefähr eine Zehnerpotenz höher als bei pH 6.2 (NAA dissoziiert; Abbildung 22 A). P_d für die dissoziierte NAA hatte eine ähnliche Größenordnung wie für ³H₂O. Bei beiden pH-Werten erhöhte sich P_d mit ansteigender Temperatur (Abbildung 22 A). Die Arrhenius Plots zeigten sowohl bei pH 2.2 ($r^2 = 1.00$) wie auch bei pH 6.2 ($r^2 = 0.98$) einen linearen Verlauf. Jedoch waren die Anstiege der Arrhenius Plots bei pH 2.2 signifikant höher als bei pH 6.2 (Abbildung 22 B). Damit war die Aktivierungsenergie (E_a) für die Diffusion von undissoziierter NAA größer als diejenige von dissoziierter NAA (67.0 ± 1.7 und 51.8 ± 1.9 kJ mol⁻¹ für pH 2.2 und pH 6.2; Abbildung 22 B). Zwischen den

Aktivierungsenergien und der Spaltöffnungsdichte bestand bei pH 6.2 (NAA dissoziiert; $r^2 = 0.84^{***}$, P = 0.0001) eine engere Beziehung als bei pH 2.2 (NAA undissoziiert; $r^2 = 0.30^*$, P = 0.03).



Abbildung 22. Einfluss der Temperatur auf ¹⁴C-NAA Diffusion von die durch Exokarpsegmente aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam). (A) Einfluss der Temperatur auf die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) von 14 C-NAA bei pH 2.2 und pH 6.2. (B) Arrhenius Plot der in B dargestellten Daten. Die aus dem Anstieg der Regressionslinien berechneten mittleren Aktivierungsenergien betrugen 67.0 ± 1.7 (E_a) und 51.8 ± 1.9 kJ mol⁻¹ bei pH 2.2 und pH 6.2. (C) E_a für die Diffusion von ¹⁴C-NAA bei pH 2.2 und pH 6.2 in Abhängigkeit von der Spaltöffnungsdichte (d_{sto}). Die Regressionsgleichungen lauteten: pH 2.2: $E_a (kJ mol^{-1}) = -4.4 (\pm 1.8) \times d_{sto} (mm^{-2}) +$ 71.2 (± 2.3), $r^2 = 0.30^*$, P = 0.03und pH 6.2: $E_a (kJ mol^{-1}) = -8.2 (\pm 1.0) \times d_{sto}$ $(mm^{-2}) + 59.7 (\pm 1.2), r^2 = 0.84^{***},$ P =0.0001.

4.3.2.2 Einfluss von FeCl₃

Eine Behandlung von stomatären ES (cv. Sam) mit FeCl₃ reduzierte die Leitfähigkeit (P_d^{III}) für NAA sowohl bei pH 2.2 (NAA undissoziiert) wie auch bei pH 6.2 (NAA dissoziiert) Jedoch war die Fe-Wirkung (angegeben durch das Verhältnis P_d^{III}/P_d^{I}) bei pH 6.2 (NAA dissoziiert) um das 2-fache größer als bei pH 2.2 (NAA undissoziiert; Tabelle 16). Die Verringerung der Leitfähigkeit durch FeCl₃ hatte bei der dissoziierten NAA

 $(P_d^{III}/P_d^{I} = 0.43 \pm 0.03)$ eine ähnliche Größenordnung wie bei ${}^{3}H_2O$. Diese Ergebnisse wurden in einem analogen Experiment mit 2,4-D bestätigt.

Tabelle 16. Einfluss von FeCl₃ auf die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) für ¹⁴C-NAA und ¹⁴C-2,4-D von Exokarpsegmenten (ES) aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam) in Abhängigkeit von dem pH-Wert. In Phase I wurde die Leitfähigkeit vor Induktion der Fe-Wirkung (P_d^I) bestimmt. Während Phase II wurde der Fe-Einfluss induziert, indem der radioaktiv markierte NAA- oder 2,4-D-Donor durch 10 mM FeCl₃ ersetzt wurde. In Phase III wurde FeCl₃ als Donor wieder durch NAA oder 2,4-D ersetzt und die Leitfähigkeit nach der Fe-Behandlung (P_d^{III}) ermittelt. Der Einfluss von FeCl₃ wurde durch das Verhältnis (P_d^{III}/P_d^I) zwischen der Leitfähigkeit nach (P_d^{III}) und vor Induktion der Fe-Wirkung (P_d^I) dargestellt.

Säure	рН	Anteil dissoziiert	n	$P_d \pm SE (10^{-8} \text{ m s}^{-1})$		Verhältnis
		$(\%)^1$		P_d^{I}	P _d ^{III}	$P_d^{\ III}\!/P_d^{\ I}\pm SE$
¹⁴ C-NAA	2.2	0.9	8	$7.73 \pm 1.78 a^2$	6.37 ± 1.42 a	0.83 ± 0.02 a
	6.2	98.9	8	$0.89\pm0.11~\text{b}$	$0.38\pm0.06~\text{b}$	$0.43\pm0.03~\text{b}$
¹⁴ C-2,4-D	2.2	26.6	8	5.61 ± 1.11 a	4.31 ± 0.84 a	0.78 ± 0.03 a
	6.2	100.0	8	$1.01\pm0.09~b$	$0.47\pm0.04~b$	$0.47\pm0.01~b$

¹ Werte wurden mit der HENDERSON-HASSELBALCH-Puffergleichung berechnet. ² Werte innerhalb der Spalten und Säuren, die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant (TUKEYs Studentized Range Test, P = 0.05).

4.3.3 Diffusion von ⁵⁵FeCl₃

4.3.3.1 Receiver-pH

Die Penetration von ⁵⁵FeCl₃ aus einem FeCl₃-Donor (10 mM, pH 2.3) durch ES (cv. Sam) nahm bei pH 2 im Wasserreceiver nahezu linear mit der Zeit zu. Wurde der Receiver-pH von 2 auf 6 erhöht, war eine ⁵⁵FeCl₃-Penetration nicht mehr nachweisbar (Abbildung 23 A und B). Generell war keine Penetration von ⁵⁵FeCl₃ messbar, wenn der pH-Wert im Receiver höher war als der pH des FeCl₃-Donors (Receiver-pH 3, 4.5 oder 6; Abbildung 23 C).



Abbildung 23. Zeitverlauf von Penetration (A) und Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d ; B) von ⁵⁵FeCl₃ durch Exokarpsegmente (ES) aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam, n = 4 ES) in Abhängigkeit vom pH-Wert im Receiver. Als Donorlösung wurde über die gesamte Zeit 10 mM FeCl₃ eingesetzt. Der Receiver war in Phase I (0 bis 47 h) entionisiertes Wasser mit pH 2 und während Phase II (47.5 bis 95.5 h) entionisiertes Wasser mit pH 6. (C) P_d für ⁵⁵FeCl₃ in Abhängigkeit von dem pH-Wert im Receiver. Der Donor war 10 mM FeCl₃ und der Receiver entionisiertes Wasser mit pH 2, 3, 4.5 oder 6 (n = 4 ES pro pH-Wert).

4.3.3.2 Positionierung von FeCl₃

Die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ durch ES (cv. Sam) war abhängig von der Positionierung der FeCl₃-Donorlösung (10 mM) an Außen- oder/und Innenseite der ES. Eine Penetration von ⁵⁵FeCl₃ war nur dann messbar, wenn FeCl₃ (10 mM) auf beiden Seiten des Exokarps, d.h. in Abwesenheit eines pH-Gradienten, angeboten wurde (Abbildung 24).



Abbildung 24. Einfluss der Positionierung von FeCl₃ (10 mM) auf Penetration (A) und Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d; B) von ⁵⁵FeCl₃ durch Exokarpsegmente (ES) aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam). Als Donorlösung wurde 10 mM FeCl₃ an der morphologischen Außenseite oder/und Innenseite der ES angeboten (n = 5 bis 6 ES). Bei einem einseitigen Einsatz von FeCl₃ als Donor fungierte entionisiertes Wasser (pH 5.5) als Receiver. In der Abbildung sind die schwarzgefüllten Punkte (Behandlung "Außenseite der ES") teilweise durch die weiß-gefüllten Punkte

(Behandlung "Innenseite der ES") verdeckt.

4.3.3.3 Spaltöffnungsdichte

Bei Receiver-pH 2 nahm die Leitfähigkeit für ⁵⁵FeCl₃ linear mit ansteigender Spaltöffnungsdichte zu (Abbildung 25 A). Wurde dagegen der Receiver-pH 2 auf 6 erhöht, dann wurde die Leitfähigkeit um so stärker reduziert, je höher die Spaltöffnungsdichte war (Abbildung 25 B) Zwischen der durch die pH-Änderung im Receiver verursachten Verringerung der Leitfähigkeit und der Stomatadichte bestand eine positive lineare Beziehung (Abbildung 25 C). Da die Achsenabschnitte der Regressionslinien in Abbildung 25 A und B nicht signifikant von 0 verschieden waren $[P_d^{-1} = 0.55 (\pm 2.29) \times 10^{-10} \text{ m s}^{-1}]$, ist davon auszugehen, dass astomatäre ES von cv. Sam für ⁵⁵Fe aus einem FeCl₃-haltigen Donor sowohl bei Receiver-pH 2 wie auch bei Receiver-pH 6 nahezu impermeabel sind. Dagegen konnte an astomatären ES von cv. Adriana bei ReceiverpH 2 eine geringe ⁵⁵FeCl₃-Leitfähigkeit ermittelt werden (Abbildung 25 A).



Abbildung 25. Einfluss der Spaltöffnungsdichte (d_{sto}) auf die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) von ⁵⁵FeCl₃ durch Exokarpsegmente (ES) aus Süßkirschenfrüchten in Abhängigkeit vom pH-Wert im Receiver. Der Donor war 10 mM FeCl₃ in den Phasen I und II des Experiments. Die Receiverlösung war Wasser mit pH 2 in Phase I (0 bis 48 h) und Wasser mit pH 6 in Phase II (49 bis 168 h). Dargestellt sind Einzelbeobachtungen (cv. Sam, n = 16 ES) und Mittelwerte (cv. Adriana, n = 8 ES; Wert aus Tabelle 17) der Leitfähigkeiten in Phase I (P_d^{I} ; A) und Phase II (P_d^{II} ; B) sowie die absolute Änderung der Leitfähigkeit zwischen den Phasen ($P_d^{I} - P_d^{II}$; C). Die Regressionsgleichungen $P_d^{I} (10^{-10} \text{ m s}^{-1}) = 0.55 (\pm 2.29) +$ lauteten: 7.04 (± 1.30) × d_{sto} (mm⁻²), $r^2 = 0.68^{***}$, P = $P_d^{II} (10^{-10} \text{ m s}^{-1}) = -0.17 (\pm 0.27) +$ 0.0001: $0.55 (\pm 0.16) \times d_{sto} (mm^{-2}), r^2 = 0.47^{**}, P = 0.003;$ $P_d^{I} - P_d^{II} (10^{-10} \text{ m s}^{-1}) = 0.72 (\pm 2.06) +$

6.49 (± 1.17) × d_{sto} (mm⁻²), $r^2 = 0.69^{***}$, P = 0.0001.

4.3.3.4 Astomatäre Exokarpsegmente und isolierte Kutikulas

Astomatäre ES und CM (cv. Adriana) hatten bei pH 2 im Wasserreceiver eine geringe Leitfähigkeit für ⁵⁵FeCl₃. Zwischen den Leitfähigkeiten der ES und CM bestand kein signifikanter Unterschied (Tabelle 17). Dadurch wurde gezeigt, dass die Anwesenheit der Zellwand keinen Einfluss auf die Diffusion von ⁵⁵FeCl₃ durch das Süßkirschexokarp hat.

Tabelle 17. Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P _d) für ⁵⁵ FeCl ₃ von astomatären Exokarpsegmenten
(ES) und isolierten Kutikulas (CM) aus Süßkirschenfrüchten (cv. Adriana). Im Experiment
wurde 10 mM FeCl ₃ als Donor und entionisiertes Wasser mit pH 2 als Receiver eingesetzt.

Objekt	n	$P_d \pm SE$ (× 10 ⁻¹⁰ m s ⁻¹)
ES	8	$2.73 \pm 1.12 a^1$
СМ	7	2.01 ± 0.66 a

¹ Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (TUKEYs Studentized Range Test, P = 0.05).

4.3.3.5 Ausgewählte Gegenionen oder Chelatoren

Bei pH 2 im Wasserreceiver (Phase I) stieg die Penetration von ⁵⁵Fe durch ES (cv. Sam) in Anwesenheit aller getesteten Fe(III)-Donorsalze nahezu linear im Zeitverlauf an (Abbildung 26). Die Leitfähigkeit für ⁵⁵Fe (P_d^{I}) war unabhängig vom Anion oder Chelator des eingesetzten Fe-Salzes (Tabelle 18). Wurde der Wasserreceiver auf pH 6 umgestellt (Phase II), wurde die Penetration und die Leitfähigkeit von ⁵⁵Fe (P_d^{II}) bei den eingesetzten Fe-Salzen in unterschiedlichem Ausmaß reduziert (Abbildung 26; Tabelle 18). Durch die Erhöhung des Receiver-pH wurde die Leitfähigkeit für ⁵⁵Fe bei den Salzen FeCl₃, Fe(NO₃)₃, Fe₂(SO₄)₃ und Fe(III)-Citrat um mehr als 88% reduziert. Dagegen wurde die Leitfähigkeit in Anwesenheit von EDTA-Fe(III)-Na nur um ungefähr 30% verringert (Tabelle 18; siehe Verhältnis P_d^{II}/P_d^{I}).



Abbildung 26. Einfluss der Anwesenheit verschiedener Gegenionen oder Chelatoren auf Penetration (A) und Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d; B) von ⁵⁵Fe durch Exokarpsegmente aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam). Der Donor in Phase I und II des Experiments war eine 10 mM des Lösung entsprechenden Fe(III)-Salzes (n = 4 ES). Als Receiver wurde in Phase I (0 bis 47 h) entionisiertes Wasser mit pH 2 und in Phase II (47.5 bis 95.5 h) entionisiertes Wasser mit pH 6 eingesetzt.

Tabelle 18. Einfluss der Anwesenheit verschiedener Gegenionen oder Chelatoren auf die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) für ⁵⁵Fe von Exokarpsegmenten aus Süßkirschenfrüchten (cv. Sam; Abbildung 26). Der Donor in Phase I und II des Experiments war eine 10 mM Lösung des entsprechenden Fe(III)-Salzes. Als Receiver wurde in Phase I entionisiertes Wasser mit pH 2 (P_d^I) und in Phase II entionisiertes Wasser mit pH 6 (P_d^{II}) eingesetzt. Die Wirkung der Erhöhung des pH-Werts im Receiver wurde für jedes eingesetzte Salz durch das Verhältnis zwischen der Leitfähigkeit bei Receiver-pH 6 (P_d^{II}) und der Leitfähigkeit bei Receiver-pH 2 (P_d^{II}) ausgedrückt.

Donor	n	pH-Wert	$P_d \pm SE (10^{-10} \text{ m s}^{-1})$		$P_d^{II}/P_d^{I} \pm SE$
			P_d^{I}	P_d^{II}	(Verhältnis)
FeCl ₃	4	2.6	$8.64 \pm 2.36 a^1$	$0.24 \pm 0.09 \text{ b}$	$0.03 \pm 0.01 \text{ b}$
Fe(NO ₃) ₃	4	2.6	10.38 ± 3.19 a	$0.33\pm0.14~b$	$0.02\pm0.01~\text{b}$
$Fe_2(SO_4)_3$	4	2.4	12.04 ± 0.86 a	$0.41 \pm 0.19 \text{ b}$	$0.03\pm0.02~b$
Fe(III)-Citrat	4	2.8	14.48 ± 1.88 a	$1.77 \pm 0.38 \text{ b}$	$0.12\pm0.02~b$
EDTA-Fe(III)-Na	4	5.0	13.17 ± 2.72 a	9.06 ± 1.43 a	0.71 ± 0.07 a

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYs Studentized Range Test, P = 0.05).

5 Diskussion

Die Diskussion behandelt folgende Aspekte (siehe Kapitel 2.5 Ziele der Arbeit):

- 1. Polare Penetrationswege im Exokarp
- 2. Einfluss ausgewählter Salze auf die Wasseraufnahme
- 3. Wirkung von Fe-Salzen
- 4. Praxistauglichkeit von Fe-Salzen
- 5. Schlussfolgerungen
- 6. Ausblick.

5.1 Polare Penetrationswege im Exokarp

5.1.1 Beweise

Ergebnisse dieser Arbeit liefern den ersten Nachweis für die Existenz polarer Penetrationswege im Exokarp der Süßkirsche. Folgende Befunde können als Beweis für die Existenz von polaren Wegen interpretiert werden:

- (i) Viskositätsabhängigkeit der Wasseraufnahme
- (ii) Größenselektive Penetration polarer Substanzen
- (iii) Unterschiedliche Penetrationscharakteristika polarer und lipophiler Substanzen.

(i) Viskositätsabhängigkeit der Wasseraufnahme. Da die osmotische Wasserleitfähigkeit (P_f) des Exokarps abhängig vom Kehrwert der Viskosität war (Abbildung 5 C; Tabelle 2), muss viskoser Fluss am Wassertransport beteiligt gewesen sein. Viskoser Fluss kann nur dann stattfinden, wenn ein Wasserkontinuum durch das Exokarp existiert. Das Wasserkontinuum bildet einen polaren Transportweg durch die CM (BEYER et al., 2005). Viskoser Fluss durch einen polaren Weg kann mit dem Gesetz von HAGEN-POISEUILLE (Gleichung 10) beschrieben werden.

Gleichung 10. $F = -\frac{\pi \cdot r^4}{8 \cdot \eta} \cdot \frac{dp}{dx}$

Nach HAGEN-POISEUILLE ist die Transportrate (F) einer Flüssigkeit durch eine Röhre (hier: polarer Transportweg) abhängig von dem Radius der Röhre (r), der Viskosität der penetrierenden Lösung (η) und von dem hydrostatischen Druckgradienten entlang der Röhre

 $(\frac{dp}{dx})$. Das Gesetz von HAGEN-POISEUILLE (Gleichung 10) beschreibt aber nur den viskosen Flusse in einem System mit mehreren polaren Poren. Für die Bestimmung des gesamten viskosen Flusses in einem System mit mehreren polaren Poren (z.B. gesamte Fruchtoberfläche, ES, CM) müssen die Transportraten durch jede einzelne Pore addiert werden. Unter den Annahmen, dass alle Poren den gleichen Radius aufweisen und die Druckverhältnisse in allen Poren identisch sind, ergibt sich die Gesamtflussrate, aus dem Produkt zwischen der Transportrate durch eine Pore nach HAGEN-POISEUILLE und der Porenzahl (n; Gleichung 11).

Gleichung 11.
$$F_{gesamt} = n \cdot \left(-\frac{\pi \cdot r^4}{8 \cdot \eta} \cdot \frac{dp}{dx} \right)$$

Es ist jedoch unwahrscheinlich, dass alle polaren Poren im Fruchtexokarp gleich groß sind, so dass in diesem Fall die Gesamtflussrate durch folgende Gleichung 12 beschrieben wird.

Gleichung 12.
$$F_{gesamt} = -\frac{\pi \cdot \Sigma r_i^4}{8 \cdot \eta} \cdot \frac{dp}{dx}$$

Wird Gleichung 12 unter Annahme einer gegebenen Röhrengeometrie und treibenden Kraft vereinfacht, dann ergibt sich, dass F abhängig vom Kehrwert der Viskosität $(\frac{1}{n})$ ist und demzufolge der viskose Fluss durch das Kirschexokarp mit dem Gesetz von HAGEN-POISEUILLE beschrieben werden kann. In den Experimenten dieser Arbeit wurde Gummi arabicum als Inkubationslösung verwendet, weil die Viskosität stark, das osmotische Potential im Vergleich zum Wasserpotential der Frucht aber nur wenig verändert wird. Um die Ergebnisse von dem verbleibenden geringen Einfluss des osmotischen Potentials zu bereinigen, wurde die osmotische Wasserleitfähigkeit (Pf) aus der gemessenen Wasseraufnahmerate (F), der Fruchtoberfläche (A) und der treibenden Kraft ($\Delta\Psi$) berechnet (siehe Kapitel 3.3.1.1). Zwischen Pf und dem Kehrwert der Viskosität bestand eine signifikante lineare Beziehung bei vier der sechs untersuchten Süßkirschensorten (Abbildung 5 C; Tabelle 2). Die Abwesenheit einer signifikanten Beziehung bei Früchten von cv. Adriana ist wahrscheinlich auf die geringe Anzahl von Stomata pro Frucht zurückzuführen (Tabelle 2; PESCHEL et al., 2003), wodurch die Stomata nur einen geringen Beitrag zur Gesamtwasseraufnahme der Frucht leisten (BEYER et al., 2005). Dagegen war die ausbleibende Viskositätswirkung auf Früchte von cv. Burlat gemessen an der hohen Anzahl von Stomata pro Frucht unerwartet (Tabelle 2). Die Ursache dieser Abweichung ist zur Zeit unbekannt. Ist die fehlende Wirkung bei dieser Sorte reproduzierbar, könnte das abweichende Verhalten mit einer geringeren Anzahl und/oder Größe polarer Wege erklärt werden. Eine verringerte Anzahl und/oder Größe polarer Wege resultiert möglicherweise aus Unterschieden in der Größe des stomatären Apparates (Schließ- und Nebenzellen) und/oder in der CM-Beschaffenheit. Ebenfalls unerwartet war die Abwesenheit einer signifikanten Beziehung zwischen der Viskositätsabhängigkeit der Wasseraufnahme (Steigung aus der Beziehung zwischen P_f und dem Kehrwert der Viskosität; siehe Tabelle 2) und der Stomatazahl pro Frucht über die eingesetzten Sorten (Abbildung 6). Jedoch setzt diese Analyse die Stomatazahl als **einzigen** relevanten Unterschied zwischen den Sorten voraus. Es gibt aber sicherlich weitere Faktoren, die für einen Viskositätseinfluss auf die Wasseraufnahme relevant sind und bei dieser Analyse komplett ignoriert werden. Dazu zählen z.B. die oben genannten Unterschiede zwischen den Sorten hinsichtlich der Anzahl und Größe polarer Wege.

(ii) Größenselektive Penetration polarer Substanzen. Bei der Inkubation der Früchte in isotonischen Lösungen ausgewählter Osmotika (d.h. Lösungen, deren osmotisches Potential dem Wasserpotential der Früchte entspricht) sollte unabhängig von der Molekülgröße des Osmotikums theoretisch keine Wasseraufnahme messbar sein, wenn sich die Früchte wie ein "ideales Osmometer" verhalten. Tatsächlich nahm mit ansteigendem Molekulargewicht (MW) des Osmotikums der Fluss (J) der Wasseraufnahme ab (Abbildung 7) und das apparente Wasserpotential der Früchte bis zu einem Wert von 1500 g mol⁻¹ zu (Abbildung 9 A). Folglich muss eine Penetration des Osmotikums durch die CM (SCHÖNHERR, 1976a) in die Frucht stattgefunden haben, wodurch eine treibende Kraft für die Wasseraufnahme entstand, die zur Wasseraufnahme führte. Da die verwendeten Osmotika polare Substanzen darstellen, muss die Penetration entlang eines polaren Transportwegs verlaufen, der aufgrund seines porösen Charakters offenbar größenselektiv ist.

Es gibt drei Möglichkeiten den Radius der polaren Wege zu schätzen. Die erste Möglichkeit ist die Reflexionskoeffizienten. zwischen Bildung von So bestand dem Reflexionskoeffizienten (σ) und dem hydrodynamischen Radius (r) der eingesetzten Osmotika eine signifikante Beziehung (Abbildung 9 B). Saccharose war das größte penetrierende Molekül mit r = 0.47 nm und σ = 0.74, PEG 1500 das kleinste nicht-penetrierende Molekül mit r = 1.15 nm und σ = 1. Das bedeutet, dass die maximale Porengröße der polaren Transportwege in der Kirsch-CM zwischen 0.47 und 1.15 nm liegen muss und größere polare Moleküle (r > 1.15 nm) von der Penetration ausgeschlossen sind. Mit der zweiten Möglichkeit nach SCHÖNHERR (1976a) kann der Radius polarer Poren mit der empirischen Gleichung 13 (aus NEVIS, 1958) aus den Wasserleitfähigkeiten in Ab- (P_d) und Anwesenheit (P_f) eines Wasserpotentialgradienten durch die Membran berechnet werden.

Gleichung 13.
$$r = 0.36 \cdot \left[\frac{\left(P_f - P_d\right)}{P_d}\right]^{\frac{1}{2}}$$

Werden veröffentlichte Daten für P_d und P_f durch das Kirschexokarp (BEYER et al., 2005) in Gleichung 13 eingesetzt, ergeben sich Porenradien zwischen 0.53 und 1.00 nm. In einer dritten Variante kann der Porenradius aus der Abhängigkeit der Transpirationsleitfähigkeit von der relativen Luftfeuchte (RH) ermittelt werden. Solche Daten wurden von BEYER et al. (2005) an Kirsch-CM veröffentlicht. Die Zunahme der Transpirationsleitfähigkeit bei RH > 95% kann mit kapillarer Kondensation in polaren Poren mit einem bestimmten Radius erklärt werden (CUSSLER, 2002). Bei einer in einem Transpirationssystem befindlichen porösen Membran ist der Kapillardruck (p) in einer Pore entsprechend Gleichung 14 (SCHÖNHERR und SCHMIDT, 1979) abhängig von der Oberflächenspannung der Flüssigkeit (γ), dem Kontaktwinkel der Flüssigkeit an der Porenwand (θ) und dem Porenradius (r).

Gleichung 14.
$$p = \frac{\gamma \cdot \cos \theta}{2 \cdot r}$$

Legt man für die Berechnung die Benetzungseigenschaften eines Wassertropfens auf der Kirschfrucht ($\gamma = 71 \text{ mN m}^{-1}$, $\theta = 94.2^{\circ}$; PESCHEL et al., 2003) und als Kapillardruck das Wasserpotential einer Kirschfrucht (mittleres Wasserpotential über alle Sorten betrug -2.8 MPa) zugrunde, dann ergibt sich aus Gleichung 14 ein Porenradius von 0.53 nm. In der Literatur sind Porenradien für die CM anderer Pflanzenarten veröffentlicht. SCHÖNHERR (1976a) bestimmte an Citrus-Blatt-CM Radien von polaren Poren zwischen 0.4 und 0.5 nm durch direkte Messung der Penetration von Osmotika sowie durch den Vergleich zwischen Pd und Pf. POPP et al. (2005) schätzten anhand von Penetrationsexperimenten durch Efeu-Blatt-CM mit lipophilen und hydrophilen Substanzen einen mittleren Porenradius von 0.3 nm. Durch direkte Messung der mittleren Abstände zwischen den Polymerketten im Kutin von Tomatenfrüchten mittels Röntgenbeugungsanalyse erhielten LUQUE et al. (1995) Werte von 0.45 und 1.0 nm, woraus gefolgert werden kann, dass die Größe der polaren Penetrationswege vom Abstand der Kutinketten des Kutinpolymers bestimmt wird. Diese Literaturangaben verdeutlichen, dass die Größe polarer Poren in der Kirschfrucht-CM ähnlich ist wie in der CM von Früchten und Blättern anderer Arten. Die hier angegebenen Radien sind dabei als mittlere Äquivalentradien der polaren Poren zu verstehen, da die Poren nicht unbedingt rund sein müssen und einer Größenverteilung unterliegen dürften. Die Porengröße hängt wahrscheinlich von der Belegung der Sorptionsstellen mit Kationen, dem Hydratisierungszustand, dem Vernetzungsgrad der Kutinketten und möglicherweise der Dehnung der CM ab (SCHÖNHERR, 1976a; SCHÖNHERR und SCHMIDT, 1979; BEYER et al., 2005).

(iii) Unterschiedliche Penetrationscharakteristika polarer und lipophiler Substanzen. Diffusionsexperimente ergaben, dass die Leitfähigkeiten und die Aktivierungsenergien für die Penetration von undissoziierter (lipophiler) NAA (pH 2.2) höher waren als diejenigen von dissoziierter (polarer) NAA (pH 6.2; Abbildung 22). Die undissoziierte NAA ist lipophil und penetriert die CM über den lipophilen Weg durch Sorption an, Diffusion durch und Desorption von der CM (Verteilungskoeffizient $K_{CM/Wasser} = 189$ für NAA bei pH 2.2 nach SHAFER et al., 1988). Dagegen ist die dissoziierte Form vom lipophilen Weg aufgrund ihrer Polarität ausgeschlossen ($K_{CM/Wasser} = 7$ für NAA bei pH 6.2 nach SHAFER et al., 1988) und muss die CM entlang eines parallelen, polaren Wegs penetrieren. Da in der lipophilen CM der lipophile Weg dominiert, findet die Penetration lipophiler Substanzen bevorzugt statt gegenüber der Penetration polarer Substanzen und folglich ist die Leitfähigkeit für lipophile Substanzen höher. Der größere Temperatureinfluss (Aktivierungsenergie) auf den lipophilen Transportweg (Diffusion entlang der lipophilen Kutin- und Wachsdomäne) im Vergleich zum polaren Weg (viskoser Fluss entlang eines Wasserkontinuums) kann mit einem direkten Einfluss der Temperatur auf das freie Volumen im lipophilen Weg erklärt werden (POPP et al., 2005). Die steigende Temperatur erhöht die Beweglichkeit der Molekülketten. Aufgrund dieser verstärkten Kettenbewegung entsteht zusätzlicher Freiraum für die Diffusion lipophiler Substanzen ("free volume theory"; POPP et al., 2005). Dagegen hat die Temperatur auf den viskosen Fluss entlang eines Wasserkontinuums durch polare Wege nur einen indirekten (und dementsprechend kleineren) Einfluss auf die Viskosität des Wassers (siehe Gleichung 10 für viskosen Fluss nach HAGEN-POSEUILLE).

Die Ergebnisse (i), (ii) und (iii) belegen, zusammen mit den früheren Erkenntnissen, dass die osmotische Wasserleitfähigkeit (P_f) die Diffusionsleitfähigkeit für Wasser (P_d) übersteigt (BEYER et al., 2005) und die Temperaturabhängigkeit der osmotischen Wasseraufnahme im Vergleich zur Diffusion geringer ist (BEYER et al., 2005), die Existenz von polaren Penetrationswegen im Kirschexokarp. Polare Wege ermöglichen polaren Substanzen, inklusive Wasser, die CM zu penetrieren.

5.1.2 Verteilung

Nach Literaturangaben sind polare Transportwege in der pflanzlichen CM über antiklinalen Zellwänden (FRANKE, 1961; FRANKE 1964a), über Schließzellen, Nebenzellen und in den Kutikularleisten der Stomata (FRANKE, 1964a; FRANKE, 1964b; JYUNG et al., 1965; FRANKE, 1967; NEUMANN und JACOB, 1968; SCHÖNHERR und BUKOVAC, 1970; SCHLEGEL et al., 2005) sowie an der Basis und der Oberfläche von Trichomen (FRANKE, 1961; SCHLEGEL et al., 2005; SCHREIBER, 2005) konzentriert. Kirschfrüchte besitzen keine Trichome, so dass dieser Weg auszuschließen ist. Dagegen belegen die Daten, dass polare Transportwege im Kirschexokarp sowohl (i) an Stomata wie auch (ii) in der CM zwischen Stomata vorkommen. (i) Polare Wege an Stomata. Zwischen der Aktivierungsenergie (E_a) der NAA-Penetration und der Spaltöffnungsdichte (d_{sto}) bestand für die dissoziierte NAA eine engere Beziehung als für die undissoziierte NAA (Abbildung 22 C). Die Steigung der Regressionslinie ist

proportional zur E_a pro Spaltöffnung (negatives Vorzeichen). Diese Steigung war für die dissoziierte NAA geringer als für die undissoziierte NAA. Das bedeutet, dass die Stomata für die Penetration der polaren Form eine größere Bedeutung besitzen als für die Penetration der lipophilen Form.

Es ist derzeit noch unklar, wie polare Substanzen an Stomata penetrieren. Folgende Möglichkeiten sind denkbar:

- (a) Viskoser Fluss durch den geöffneten Spalt
- (b) Fluss als Wasserfilm an den Wänden der Stomatahöhle
- (c) Penetration entlang polarer Wege in der CM an Stomata.

(a) Viskoser Fluss nach HAGEN-POISEUILLE durch den geöffneten Spalt ist wegen der Benetzbarkeit der Kirschfruchtoberfläche (Kontaktwinkel eines Wassertropfens $\theta = 94.2^{\circ}$; PESCHEL et al., 2003), der hohen Oberflächenspannung wässriger Lösungen ($\gamma = 71 \text{ mN m}^{-1}$; PESCHEL et al., 2003; SCHÖNHERR und BUKOVAC, 1972) und der im Vergleich zu Wasser geringen kritischen Oberflächenspannung der Fruchtoberfläche ($\gamma_{krit} = 24.9 \text{ mN m}^{-1}$; PESCHEL et al., 2003) unwahrscheinlich. Hinzu kommt, dass Spaltöffnungen auf der Fruchtoberfläche teilweise geschlossen [Untersuchung am Raster-Elektronenmikroskop (REM) von BUKOVAC, unveröffentlicht] und auf reifen Kirschfrüchten unbeweglich sind (PESCHEL et al., 2003).

(b) Eine Kondensation von Wasserdampf an den Wänden der Stomatahöhle könnte einen Fluss als Wasserfilm auf der Oberfläche der Höhlenwand ermöglichen (EICHERT et al., 1998; EICHERT und BURKHARDT, 2001). Diese Möglichkeit würde zwar die Wirkung der Viskosität auf die Wasseraufnahme erklären (Abbildung 5 C; Tabelle 2), nicht aber den Einfluss der Molekülgröße (Abbildung 7; Abbildung 9 A).

(c) Eine höhere Dichte von polaren Transportwegen in der CM an Stomata (FRANKE, 1964a; FRANKE, 1964b; JYUNG et al., 1965; FRANKE, 1967; NEUMANN und JACOB, 1968; SCHÖNHERR und BUKOVAC, 1970; SCHLEGEL et al., 2005) würde dagegen eine Erklärung liefern sowohl für den Einfluss von Viskosität (Abbildung 5 C; Tabelle 2) und Molekülgröße (Abbildung 7; Abbildung 9 A) auf die Wasseraufnahme wie auch für die größere Bedeutung der Stomata bei der Penetration der dissoziierten (polaren) NAA im Vergleich zur undissoziierten (lipophilen) NAA (Abbildung 22 C). Auch die von BEYER et al. (2005) an Süßkirsch-ES aufgestellte positive Beziehung zwischen P_f und d_{sto} kann mit diesem Modell erklärt werden.

Diese Argumentation verdeutlicht ebenfalls, weshalb in den Analysen zum Einfluss der Spaltöffnungen immer die Anzahl der Stomata pro mm² Fruchtoberfläche (d_{sto}) oder pro Frucht anstatt der Querschnittsfläche des stomatären Spalts als Bezugsgröße genommen wurde. (1) Nur in der Möglichkeit (a), die aber die unwahrscheinlichste der drei Möglichkeiten der Penetration an Stomata darstellt, ist der Spalt mechanistisch involviert. Dagegen sind die wahrscheinlicheren Möglichkeiten (b) und (c) nicht unmittelbar mit der Fläche des Spalts korreliert. (2) In REM-Studien wurde von BUKOVAC (unveröffentlicht) nachgewiesen, dass Stomata oft mit Wachs verschlossen sind. Ebenso ist im REM erkennbar, dass die Spaltöffnungen erhebliche Verengungen und Krümmungen aufweisen (BUKOVAC unveröffentlicht), so dass die an der Oberfläche messbare Weite des Spaltes keinesfalls dem Transportquerschnitt für viskosen Fluss durch den Spalt entspricht oder diesem proportional ist. (3) Auf Ganzfruchtebene ist die Bestimmung der Stomatafläche nahezu unmöglich. Dies wäre aber für Ganzfruchtexperimente notwendig, da sich die Größe der Stomata zwischen den verschiedenen Regionen der Fruchtoberfläche unterscheidet (PESCHEL et al., 2003).

(ii) Polare Wege in der CM zwischen Stomata. Der Achsenabschnitt aus der Beziehung zwischen E_a der NAA-Penetration und d_{sto} beschreibt die Temperaturabhängigkeit der NAA-Penetration durch ein hypothetisches astomatäres ES. Dieser Achsenabschnitt war für die Penetration undissoziierter NAA (71.2 ± 2.3 kJ mol⁻¹) höher als für die Penetration dissoziierter NAA (59.7 ± 1.2 kJ mol⁻¹; Abbildung 22 C). Folglich muss die dissoziierte Form die CM auch zwischen den Stomata bevorzugt entlang des weniger temperaturabhängigen, polaren Weges penetriert haben. Die von BEYER et al. (2005) aufgestellte Beziehung zwischen der osmotischen Wasserleitfähigkeit (P_f) und d_{sto} hatte ebenfalls einen signifikanten Achsenabschnitt. Dies wurde von den Autoren mit der Existenz eines Wasserkontinuums durch die CM zwischen den Spaltöffnungen während des Wasseraufnahmetests erklärt. Demnach ist davon auszugehen, dass polare Transportwege offenbar auch in der CM der Kirsche zwischen Stomata vorkommen.

Auf den ersten Blick betrachtet, könnten **Mikrorisse** in der CM ebenfalls als "polare Transportwege" fungieren. Solche Risse kommen auf praktisch allen reifen Kirschfrüchten vor (PESCHEL und KNOCHE, 2005) und können in Ganzfruchtexperimenten daher nie ausgeschlossen werden. Jedoch scheiden sie aus folgenden Gründen als "Artefakt" oder als Fehlerquelle für den Nachweis polarer Transportwege aus. (1) Zwar ließe sich die Viskositätsabhängigkeit der Wasseraufnahme (Abbildung 5 C; Tabelle 2) mit Mikrorissen erklären, keinesfalls jedoch die Molekülgrößenabhängigkeit der Wasserpotentials (Abbildung 7) bzw. die Molekülgrößenabhängigkeit des apparenten Wasserpotentials (Abbildung 9 A). (2) Die in den Experimenten zur NAA-Penetration (Abbildung 22) verwendeten ES wurden per Lichtmikroskopie bei 100-facher Vergrößerung auf Mikrorisse untersucht und alle ES mit Defekten eliminiert. Demnach können Mikrorisse als größenselektive polare Transportwege durch das Kirschexokarp ausgeschlossen werden.

Die Existenz polarer Penetrationswege im Exokarp hat für das Platzen von Kirschen eine enorme Bedeutung, weil diese Wege und dieser Mechanismus eine schnelle Wasseraufnahme in die Frucht durch viskosen Fluss (Syn. Massenfluss) ermöglichen, während die Wasseraufnahme entlang des parallelen Weges durch Diffusion langsam ist. Wenn es gelingt, diese polaren Transportwege zu "verstopfen", sollte die Platzfestigkeit von Kirschfrüchten verbessert werden können. Ergebnisse zu dieser Hypothese werden in den nachfolgenden Kapiteln diskutiert.

5.2 Einfluss ausgewählter Salze auf die Wasseraufnahme

Mit Kapitel 4.1.2.1 wurde nachgewiesen, dass einige Mineralsalze die Wasseraufnahme in Süßkirschenfrüchte reduzieren (Tabelle 3). Die größte Verringerung der Wasseraufnahme wurde bei der Inkubation von Früchten in CuCl₂, HgCl₂, AlCl₃ und FeCl₃ erzielt. CaCl₂, das in der Literatur häufig als platzreduzierend beschrieben wird (BANGERTH, 1968; LIDSTER et al., 1978; GLENN und POOVAIAH, 1989; LANG und FLORE, 1999), zeigte keine Wirkung auf die Wasseraufnahme. Potentielle Erklärungen für die Wirkung der Salze sind:

- (i) Beeinflussung des Stoffwechsels
- (ii) Einfluss auf die treibende Kraft ($\Delta \Psi$) der Wasseraufnahme
- (iii) Sorption von Kationen in der CM

(iv) Bildung von Ausfällungsprodukten in der CM.

(i) Hemmung des Stoffwechsels. Die wirksamsten Salze (Tabelle 3) waren entweder giftige Stoffe (HgCl₂, AlCl₃) oder Salze von Mikronährstoffen (CuCl₂, FeCl₃), die in größeren Konzentrationen (10 mM) giftig wirken. WADE (1988) erklärte die reduzierte Aufnahmerate von Kirschfrüchten in Anwesenheit von HgCl₂ mit einem gehemmten Stoffwechsel. Demnach ist es denkbar, dass eine solche Hemmung auch durch die wirksamen Salze verursacht wird. Stoffwechselinhibitoren wie Carbonylcyanid-3-Chlorophenylhydrazon (CCCP) oder NaN₃ hatten aber keinen Einfluss auf den Wassertransport durch das Kirschexokarp (KNOCHE et al., 2000; BEYER und KNOCHE, 2002). Ebenfalls zeigte NaN₃ keine Wirkung auf die Wasseraufnahme in intakte Kirschfrüchte (WEICHERT, unveröffentlicht), so dass der Wassertransport als physikalischer Prozess anzusehen ist. Interessanterweise hemmen Hghaltige Substanzen den Wassertransport durch Aquaporine⁵ in Plasmamembranen (TYERMAN et al., 1999). Aquaporine sind jedoch Proteinstrukturen in den Plasmamembranen und wurden bislang nicht in der pflanzlichen CM nachgewiesen. Da außerdem die osmotische Wasserleitfähigkeit des Kirschexokarps (10⁻⁸ m s⁻¹) um mehrere Größenordnungen geringer diejenige von Plasmamembranen $(10^{-4} \text{ m s}^{-1}; \text{ NOBEL}, 1999)$, muss ist als die geschwindigkeitsbestimmende Barriere in der CM und nicht in der Plasmamembran liegen. Demzufolge kann die Verringerung der Wasseraufnahmerate durch das Exokarp nicht mit einer Wirkung von HgCl₂ auf Aquaporine in den Plasmamembranen erklärt werden. Aus den aufgeführten Gründen stellt eine Beeinflussung des Metabolismus keine Erklärung für eine veränderte Wasseraufnahme dar. Vielmehr kann die Wasseraufnahme als physikalischer beschrieben werden. der von der Fruchtoberfläche (A), Prozess von dem Wasserpotentialgradienten ($\Delta\Psi$) zwischen dem osmotischen Potential der Inkubationslösung (Ψ_{Π}) und dem Wasserpotential der Frucht (Ψ_{Frucht}) sowie von der osmotischen Wasserleitfähigkeit (P_f) des Fruchtexokarps abhängig ist (Gleichung 3). Eine Änderung der Wasseraufnahmerate (ausgedrückt durch die Verhältnisse F^{II}/F^I und F^{III}/F^I) muss demnach durch eine Änderung von A, $\Delta \Psi$ und/oder P_f hervorgerufen worden sein. Da A innerhalb der Laufzeit eines Experimentes näherungsweise konstant ist, müssen die getesteten Salze eine Wirkung auf $\Delta \Psi$ und/oder P_f ausüben.

⁵ Wasserspezifische Kanalproteine in den Plasmamembranen (Transmembrankanäle) mit einen Durchmesser von 0.4 nm (SITTE et al., 2002).

(ii) Einfluss auf die treibende Kraft ($\Delta \Psi$) der Wasseraufnahme. Theoretisch kann bei der Inkubation von Kirschfrüchten in Salzlösungen die treibende Kraft der Wasseraufnahme ($\Delta \Psi$) verändert werden, indem (a) das osmotische Potential der Donorlösung (Ψ_{Π}) und/oder (b) das Wasserpotential der Frucht (Ψ_{Frucht}) beeinflusst wird.

(a) Nach dem VAN'T HOFF'schen Gesetz (NOBEL, 1999) ist der osmotische Druck (Π) einer wässrigen Lösung direkt proportional zur Konzentration der darin gelösten Stoffe ($\sum_{j} c_{j}$; Gleichung 15).

Gleichung 15. $\Pi = R \cdot T \cdot \sum_{j} c_{j}$

Die getesteten Salze haben daher das osmotische Potential (Ψ_{Π} = negativer Wert von Π) der Donorlösung und damit die treibende Kraft der Wasseraufnahme verringert. Die Höhe der osmotischen Wirkung der Salze kann mit nachfolgender Berechnung geschätzt werden:

Nimmt man ein Chloridsalz eines dreiwertigen Kations an ("worst case" mit maximalem Einfluss auf $\Delta \Psi$), entstehen bei vollständiger Dissoziation 4 Ionen. Nach Gleichung 15 würde sich für eine 10 mM Lösung eines dreiwertigen Salzes bei vollständiger Dissoziation ein osmotisches Potential von -0.10 MPa ergeben. Dieses osmotische Potential entspricht der maximal möglichen Verringerung von $\Delta \Psi$. Tatsächlich betrugen die mit einem Wasserdampfdruck-Osmometer bestimmten osmotischen Potentiale der eingesetzten Salzlösungen (10 mM) \geq -0.18 MPa. Dieser Wert entsprach lediglich 6.4% des über alle Sorten gemittelten Wasserpotentials der Früchte (-2.8 MPa) und damit der maximal möglichen Verringerung von $\Delta \Psi$ infolge einer osmotischen Wirkung der Donorlösung. Die Verhältnisse F^{II}/F^I und F^{III}/F^I betrugen in der Wasserkontrolle dieser Experimente im Mittel 0.87 und 0.91 (Tabelle 3). Zieht man von diesen Verhältnissen nun die 6.4%-ige Verringerung der treibenden Kraft ab, dann ergeben sich Werte von 0.81 und 0.85. Salzeinflüsse auf die Wasseraufnahme die größer sind als 6.4% ($F^{II}/F^{I} < 0.81$, $F^{III}/F^{I} < 0.85$) können daher keinesfalls auf eine osmotische Wirkung zurückgeführt werden (Tabelle 3). Zudem wäre ein osmotischer Einfluss unspezifisch und würde von jedem beliebigen Salz in Lösung hervorgerufen werden. Dies war aber eindeutig nicht der Fall (Tabelle 3).

(b) Das Wasserpotential der Frucht (Ψ_{Frucht}) kann bei der Inkubation in Salzlösungen nur indirekt verändert werden, indem Zellwandkomponenten im Exokarp durch mehrwertige Kationen verknüpft werden. Diese Verknüpfung würde in einer verringerten Elastizität der Zellwände im Exokarp resultieren, in deren Folge der Turgordruck einer Wasseraufnahme (d.h. einer weiteren Ausdehnung der Fruchtoberfläche) entgegen wirkt. Positive Wirkungen von CaCl₂ auf die Fruchtfestigkeit sind an Kirsch- (LIDSTER et al., 1978 und 1979) und auch an Äpfelfrüchten (JOHNSTON et al., 2002) nachgewiesen worden. Auch WEICHERT et al. (2004) postulierten eine Verringerung der Platzhäufigkeit in Anwesenheit von CaCl₂ und FeCl₃ aufgrund einer erhöhten Zellwandfestigkeit. Ein Einfluss auf die Zellwandfestigkeit ist sicherlich wahrscheinlich, stellt aber keine passende Erklärung für die beobachteten Wirkungen im Wasseraufnahmetest dar. So war bei wirksamen Salzen wie CuCl₂, AlCl₃ oder FeCl₃ die Wasseraufnahmerate bereits nach nur einem Inkubationsintervall von **0.75 h um ungefähr 40%** verglichen mit der Wasserkontrolle verringert (Tabelle 3). Da die Salze aber erst durch die CM penetrieren müssen, um die Zellwandstabilität erhöhen zu können, ist diese Wirkung in so kurzer Zeit eher unwahrscheinlich.

Da die im Wasseraufnahmetest gewonnenen Ergebnisse nicht mit einem Einfluss auf $\Delta \Psi$ erklärt werden können und außerdem weder der pH-Wert der Donorlösung (Abbildung 28, Anhang), noch die Konzentration des Cl⁻-Ion (BEYER et al., 2002b) einen Einfluss ausübten, muss eine spezifische Wirkung des Kations für die Verringerung der Wasserleitfähigkeit des Exokarps verantwortlich sein. Als Wirkungsmechanismus ist entweder eine mit der Sorption von Kationen in der CM einhergehende Verringerung des freien Volumens im CM-Polymer oder die Bildung einer zusätzlichen Penetrationsbarriere infolge von Ausfällungsprodukten in der CM denkbar.

(iii) Sorption von Kationen in der CM. Kationen können an negativen Ladungen in der CM sorbiert werden. Pflanzliche CM wurden von SCHÖNHERR und BUKOVAC (1973) sowie von SCHÖNHERR und HUBER (1977) als Polyelektrolyte mit einem isoelektrischen Punkt (IEP) um pH 3 beschrieben. Demnach entstehen in der CM erst bei pH > 3 durch Dissoziation polarer funktioneller Gruppen mehr negative (Sorptionsstellen für Kationen) als positive Ladungen (YAMADA et al., 1966; SCHÖNHERR und BUKOVAC, 1973; SCHÖNHERR, 1976a). Polare funktionelle Gruppen in der CM sind beispielsweise Carboxylgruppen von Pektinen, Proteinen und unveresterten Fettsäuren des Kutinpolymers, sowie Hydroxylgruppen von phenolischen Bestandteilen (SCHÖNHERR und BUKOVAC, 1973). Aus folgenden Gründen kann davon ausgegangen werden, dass in den Experimenten in jedem Fall Sorptionsstellen für Kationen existiert haben. (1) Alle getesteten Chloridsalze mit Ausnahme von FeCl₃ wiesen einen pH-Wert über dem IEP der CM auf (Tabelle 3). (2) Der pflanzliche Apoplast besitzt einen pH von 5.5 (MARSCHNER, 1995) und der Zellsaft aus dem Mesokarp von Süßkirschenfrüchten einen pH von 4.3 (BEYER et al., 2002b). Eine Sorption von Kationen in der CM kann folgende Konsequenzen haben:

(a) Schwellung der CM

- (b) Vernetzung von Polymerketten (mehrwertige Kationen)
- (c) Bindung der Kationen an den geladenen Wänden von polaren Transportwegen.

(a) Eine Schwellung der CM infolge der Sorption hydratisierter Kationen müsste theoretisch zu einer erhöhten Leitfähigkeit der CM führen, da das für den Wassertransport verfügbare freie Volumen im Kutinpolymer erhöht wird. Analog erklärte SCHÖNHERR (1976a) die von ihm beobachtete erhöhte Leitfähigkeit der CM in Anwesenheit einwertiger Alkalimetall-Ionen. Dies ist aber keine Erklärung für eine **verminderte** Wasseraufnahme in Kirschfrüchte, wie sie in dieser Arbeit bei Anwesenheit bestimmter Salze nachgewiesen wurde (Tabelle 3). Folglich scheidet die Schwellung der CM als Erklärungsmodell aus.

(b) Eine Verringerung des Wassertransports durch das Kirschexokarp könnte aber mit einer besseren Vernetzung von Polymerketten infolge der Bindung von mehrwertigen Kationen in der CM und einer daraus resultierenden Verkleinerung des freien Volumens im Kutinpolymer einhergehen. Bei einer unspezifischen Sorption von Kationen im Kutinpolymer müsste eine Verringerung der Wasseraufnahme bei der Inkubation von Kirschfrüchten in sämtlichen Lösungen mehrwertiger Kationen auftreten. Salze dreiwertiger Kationen (AlCl₃, EuCl₃, FeCl₃) verringerten die Wasseraufnahme konsistent (Tabelle 3). Dagegen zeigten zweiwertige Salze unterschiedliche Wirkungen. Während CdCl2, CuCl2, HgCl2 und SrCl2 die Wasseraufnahme konsistent verringerten, reduzierten BaCl₂ und ZnCl₂ die Wasseraufnahme in Kirschfrüchte nur in einem der beiden Intervalle (Tabelle 3). CaCl₂, MgCl₂ und MnCl₂ übten sogar überhaupt keinen Einfluss aus (Tabelle 3). Diese Wirkungsunterschiede zwischen zweiwertigen Salzen könnten nur mit einer spezifischen Kationensorption in der CM erklärt werden. Nach SCHÖNHERR (1976a; 1982) werden zweiwertige Kationen gegenüber einwertigen Kationen von der CM bevorzugt sorbiert, da die COOH-Gruppen im Kutinpolymer hochselektiv für zweiwertige Kationen sind. Diese erhöhte Selektivität der CM gegenüber Kationen mit höherer Wertigkeit würde wahrscheinlich auch auf dreiwertige Kationen zutreffen, würde aber keinesfalls die unterschiedlichen Wirkungen zweiwertiger Salze erklären. Über eventuelle Sorptionsunterschiede der CM gegenüber Kationen mit gleicher Wertigkeit gibt es nach meinem Kenntnisstand keine Angaben.

(c) Durch eine Bindung von Ionen an den geladenen Wänden von polaren Transportwegen in der Kirsch-CM (siehe Kapitel 5.1) könnte der Querschnitt der polaren Transportwege und dadurch auch der Wassertransport entlang dieser Wege verringert werden. Nach Literaturangaben (SCHÖNHERR, 1976a; LUQUE et al., 1995; POPP et al., 2005) und eigenen Daten (siehe Kapitel 5.1.1) liegt der Radius dieser Transportwege zwischen 0.3 und 1.15 nm. Von den getesteten Kationen wiesen die Dreiwertigen die größten hydrodynamischen Radien

auf (nach Stokes-Einstein-Gleichung, siehe Gleichung 7; r = 0.45, 0.41 und 0.41 nm für Al³⁺, Eu³⁺ und Fe³⁺). Werden Kationen dieser Größe in den polaren Transportwegen sorbiert, dann sollte die Querschnittsfläche der polaren Wege deutlich verkleinert oder gar ganz ausgefüllt sein. Demnach kann die Verringerung der Wasseraufnahme in Anwesenheit der dreiwertigen Kationen mit dieser Hypothese erklärt werden (Tabelle 3). Jedoch liefert diese Hypothese keine Erklärung für die unterschiedlichen Wirkungen von zweiwertigen Kationen. Cd²⁺ (r = 0.34 nm), Cu²⁺ (r = 0.34 nm), Hg²⁺ (r = 0.29 nm) und Sr²⁺ (r = 0.31 nm) verringerten die Wasseraufnahme konsistent (Tabelle 3). Demgegenüber hatten Ca²⁺ (r = 0.31 nm), Mg²⁺ (r = 0.35 nm) und Mn²⁺ (r = 0.34 nm) mit ähnlichen Radien keinen Einfluss auf die Wasseraufnahme (Tabelle 3). Bei einer vermeintlichen Bindung von Ca²⁺, Mg²⁺ oder Mn²⁺ in polaren Penetrationswegen müsste ihr Querschnitt und dementsprechend auch der Wassertransport entlang dieser Wege ebenfalls deutlich verringert sein.

Diese Argumente belegen, dass eine Sorption von Kationen in der CM als potentieller Wirkmechanismus für die Beeinflussung der Wasseraufnahme von Kirschfrüchten unwahrscheinlich ist.

(iv) Bildung von Ausfällungsprodukten in der CM. BEYER et al. (2002b) wiesen eine reduzierte osmotische Wasserleitfähigkeit des Süßkirschexokarps in Anwesenheit von AlCl₃, EuCl₃ und FeCl₃ nach. Diese Wirkung wurde mit einer pH-abhängigen Ausfällung von Al(III)- und Fe(III)-Oxiden und -Hydroxiden im Exokarp erklärt, in deren Folge Penetrationswege durch das Exokarp verstopfen (BEYER et al., 2002b). Da solche schwerlöslichen Oxide und Hydroxide bei dem im Apoplast des Exokarps vorherrschenden pH 5.5 (MARSCHNER, 1995) auch mit anderen Kationen gebildet werden können (BLUME; persönliche Mitteilung), ist dieser Wirkmechanismus auch für andere Kationen denkbar. In dieser Arbeit wurde nachgewiesen, dass CuCl₂, HgCl₂, AlCl₃ und FeCl₃ eine vergleichbare und konsistente Verringerung der Wasseraufnahme in Kirschfrüchte verursachten (Tabelle 3). Im Allgemeinen bestand keine additive Wirkung zwischen den Salzen, da der Einfluss von FeCl₃ auf die Wasseraufnahme nicht durch die Anwesenheit von CuCl₂ und AlCl₃ erhöht wurde (Tabelle 21 und 22, Anhang). Lediglich HgCl₂ wirkte in geringem Maße additiv, wobei die Wirkung nur vereinzelt signifikant war (Tabelle 4). Diese Ergebnisse belegen, dass der Wirkungsmechanismus der "effektiven" Salze offenbar gleich war. Eine Verstopfungsreaktion ist nämlich auch für Hg wahrscheinlich, da in früheren Arbeiten Hghaltige Präzipitate nach einer Behandlung von Blättern mit HgCl₂ nachgewiesen wurden (FRANKE, 1961 und 1964b) und HgCl₂ leicht zu schwer löslichem HgCl reduziert wird (FRANKE, 1961). Weil unter den wirksamsten Kationen (Cu, Hg, Al, Fe) für einen potentiellen Einsatz in der Obstanlage Fe aus ökologischen und toxikologischen Gründen am ehesten geeignet ist, wurde an der Aufklärung der Fe-Wirkung auf den Wassertransport gearbeitet.

5.3 Wirkung von Fe-Salzen

Da der Test anorganischer Fe-Salze auf die Wasseraufnahme von Kirschfrüchten ergab, dass dreiwertige Fe-Salze stärker wirken als zweiwertige, und dreiwertige Fe-Salze unabhängig vom Anion eine identische Wirkung ausüben [FeCl₃, Fe(NO₃)₃, Fe₂(SO₄)₃; Tabelle 5], wurde nachfolgend die Wirkung des Fe³⁺-Kations auf den Wassertransport untersucht. Dies erfolgte vorrangig mit Versuchen zur Penetration radioaktiv markierter Substanzen durch ES oder CM. Dabei wurden folgende Schwerpunkte bearbeitet:

- (i) Wirkmechanismus von Fe^{3+}
- (ii) Wirkort von Fe^{3+}
- (iii) Einfluss komplexbildender Substanzen auf die Fe³⁺-Wirkung.

(i) Wirkmechanismus von Fe^{3+} . Es wurde geprüft, ob die von BEYER et al. (2002b) postulierte Verstopfung von Penetrationswegen durch das Exokarp infolge einer pHabhängigen Ausfällungsreaktion tatsächlich stattfindet. Die Ergebnisse dieser Arbeit belegten, dass für die Fe-Wirkung ein pH-Gradient durch das Exokarp vorliegen muss. (1) In Versuchen zum Einfluss des Receiver-pH reduzierte FeCl₃ die Leitfähigkeit von ³H₂O immer dann, wenn der Wasserreceiver einen höheren pH-Wert (pH 3, 4.5 oder 6) als die FeCl3-Donorlösung (pH 2.3) aufwies und damit ein pH-Gradient durch die ES vorlag (Abbildung 19). (2) Die Wirkung von FeCl₃ auf die Diffusion von ³H₂O war abhängig von der Positionierung der FeCl₃-Donorlösung (FeCl₃ in Donor oder/und Receiver). Eine Verringerung der Leitfähigkeit von ³H₂O konnte nur dann erzielt werden, wenn FeCl₃ nur auf einer Seite der ES (Donor oder Receiver), d.h. in Anwesenheit eines pH-Gradienten durch die ES, eingesetzt wurde (Tabelle 14). Dagegen wurde die ³H₂O-Leitfähigkeit nicht beeinflusst, wenn FeCl₃ auf beiden Seiten der ES (Donor und Receiver), d.h. in Abwesenheit eines pH-Gradienten durch die ES, angeboten wurde (Tabelle 14). (3) Die Experimente zur ⁵⁵Fe-Penetration lieferten das genaue Spiegelbild der Ergebnisse zum Einfluss von Fe auf die ³H₂O-Penetration. So war unter Bedingungen, bei denen eine Fe-Wirkung auf den Wassertransport vorlag (pH-Gradient existiert durch die ES), keine ⁵⁵Fe-Penetration messbar

(Abbildung 23). Dementsprechend war eine Penetration von ⁵⁵Fe nur dann nachweisbar, wenn entweder der pH im Wasserreceiver geringer war als der pH des FeCl₃-Donors (ReceiverpH 2; Abbildung 23) oder wenn FeCl₃ auf beiden Seiten der ES angeboten wurde (kein pH-Gradient durch die ES; Abbildung 24).

Da FeCl₃ die Wasserpenetration durch das Kirschexokarp nachhaltig reduzierte (Abbildung 17) und die Aktivierungsenergie für die Wasserdiffusion signifikant erhöhte (+ 7.6 kJ mol⁻¹; Tabelle 15), müssen die Fe-haltigen Ausfällungsprodukte eine zusätzliche Transportbarriere im Exokarp gebildet haben.

(ii) Wirkort von Fe³⁺. Die Fe-Wirkung auf den Wassertransport war an die Anwesenheit von Spaltöffnungen gebunden. (1) Es bestanden positive lineare Beziehungen zwischen der durch FeCl₃ verursachten Verringerung der Diffusionsleitfähigkeit von ³H₂O (P_d; cv. Sam; Abbildung 18) oder der osmotischen Wasserleitfähigkeit (Pf; BEYER et al., 2002b) und der Spaltöffnungsdichte der ES. Die Achsenabschnitte der Regressionslinien waren nicht signifikant von 0 verschieden. Dies deutete darauf hin, dass in hypothetischen astomatären ES (cv. Sam) keine Fe-Wirkung auftritt. Folgeuntersuchungen bestätigten diese Vermutung, da (2) an astomatären ES und CM von Süßkirschen- (cv. Adriana) aber auch von Tomaten- und Paprikafrüchten keine Wirkung von FeCl₃ auf die ³H₂O-Leitfähigkeit nachgewiesen werden konnte (Tabelle 13). (3) Experimente zum Einfluss der Spaltöffnungsdichte auf die Penetration von ⁵⁵Fe in Abhängigkeit vom Receiver-pH bestätigten die mit ³H₂O gewonnenen Ergebnisse. So bestand zwischen der Verringerung der Leitfahigkeit von ⁵⁵Fe durch FeCl₃ infolge einer Erhöhung des Receiver-pH von 2 auf 6 (ein pH-Gradienten durch die ES wird angelegt und induktive Bedingungen für die Fe-Wirkung entstehen) und der Stomatadichte eine positive lineare Beziehung, die durch den Ursprung des Koordinatensystems verlief (cv. Sam: Abbildung 25). Das bedeutete, dass auch ⁵⁵Fe wie ³H₂O bevorzugt an den Stomata penetriert und diese Transportwege bei Vorliegen einer Fe-Wirkung verstopft sind.

Es ist zur Zeit noch unklar, warum die Ausfällungsreaktion von Fe auf die Stomata begrenzt ist. Folgende Möglichkeiten sind denkbar:

- (a) Der pH-Wert des Zellwandbereiches ist in Stomatan\u00e4he h\u00f6her als zwischen den Stomata.
- (b) Die CM im Stomatabereich ist im Vergleich zur CM zwischen Stomata leichter benetzbar.
- (c) Es kommt zu einer direkten Verstopfung des stomatären Spalts.

(d) An Stomata sind polare Penetrationswege konzentriert, die durch die Ausfällungsreaktion verstopft werden.

(a) Da das Auftreten einer FeCl₃-Wirkung an das Vorhandensein eines pH-Gradienten durch das Exokarp gebunden ist, wäre es denkbar, dass ein höherer pH-Wert im Zellwandbereich in der Nähe von Stomata eine potentielle Ursache für die ausschließliche Fe-Wirkung auf Stomata ist. Nach Ergebnissen aus dieser Arbeit (Abbildung 19; Abbildung 23) müssten dann im Bereich der antiklinalen und periklinalen Zellwände der Epidermiszellen zwischen den Stomata nicht-induktive Bedingungen (pH 2) vorliegen, dagegen an den Schließzellen induktive Bedingungen (pH > 3). Solch ein pH-Unterschied im Zellwandbereich sollte aber kaum über einen längeren Zeitraum erhalten bleiben, da es keine Penetrationsbarrieren im Zellwandraum gibt. Demzufolge ist diese Möglichkeit unwahrscheinlich.

(b) Alternativ könnte eine bevorzugte Fe-Wirkung an Stomata mit einer besseren Benetzbarkeit der CM im Bereich der Stomata gegenüber den Bereichen zwischen den Stomata erklärt werden. In der Literatur gibt es Hinweise darauf, dass sich die Oberflächenstruktur der CM über Schließzellen von der übrigen CM unterscheidet (LEECE, 1976; KARABOURNIOTIS et al., 2001). Im Allgemeinen ist die Oberfläche von Süßkirschenfrüchten aber relativ leicht benetzbar (Kontaktwinkel eines Wassertropfens auf der Kirschfruchtoberfläche beträgt 94.2° nach PESCHEL et al., 2003), so dass Unterschiede in der Benetzbarkeit auch in Anbetracht der ausgedehnten Laufzeiten der Diffusionsexperimente (minimale Dauer ca. 24 h) sicherlich keine Ursache darstellen.

(c) Eine direkte Verstopfung des stomatären Spalts ist ebenfalls unwahrscheinlich, da dies unter dem Mikroskop hätte sichtbar sein müssen. Jedoch konnten weder mittels REM noch mittels Röntgenbeugungsanalyse Fe-haltige Präzipitate im Spalt oder an den Schließzellen nachgewiesen werden (SCHROEDER, BUKOVAC und KNOCHE, unveröffentlicht).

(d) Viel wahrscheinlicher ist dagegen eine Verstopfung von polaren Transportwegen (SCHREIBER et al., 2006), die an Stomata konzentriert sind (FRANKE, 1964a; FRANKE, 1964b; JYUNG et al., 1965; FRANKE, 1967; NEUMANN und JACOB, 1968; SCHÖNHERR und BUKOVAC, 1970; SCHLEGEL et al., 2005). In der vorliegenden Arbeit wurden polare Wege in der CM von Kirschfrüchten nachgewiesen, die mit Stomata assoziiert sind, jedoch auch in der CM zwischen Stomata existieren (siehe Kapitel 5.1.2). Weil in Kirschfrüchten polare Wege auch in der CM zwischen den Stomata auftreten, sollte FeCl₃ theoretisch auch eine Wirkung auf astomatäre Systeme ausüben. Eine solche Wirkung konnte in den Experimenten aber überraschenderweise nicht nachgewiesen werden (Tabelle 13). Die Ursache für diese ausbleibende Wirkung ist derzeit unbekannt. Eine potentielle Erklärung dafür wäre, dass das

Vorkommen polarer Penetrationswege in der CM zwischen Stomata möglicherweise zu gering ist, um eine nachweisbare Wirkung von FeCl₃ auf diese Wege zu erzielen.

Dass FeCl₃ auf polare Transportwege wirkt, konnte in Diffusionsexperimenten mit den organischen Säuren NAA und 2,4-D nachgewiesen werden. FeCl₃ hatte auf die Diffusion von dissoziierter NAA oder 2,4-D (pH 6.2) einen signifikant größeren Einfluss als auf die Diffusion der undissoziierten Säuren (pH 2.2; Tabelle 16). Die undissoziierten, lipophilen Säuren penetrieren die CM über den lipophilen Weg [siehe Kapitel 5.1.1 (iii)]. Im Gegensatz dazu penetrieren die dissoziierten, polaren Säuren die CM entlang des polaren Weges [siehe Kapitel 5.1.1 (iii)], den sie aufgrund ihrer Molekülgröße passieren können (r = 0.39 nm und 0.38 nm für NAA und 2,4-D, berechnet aus molaren Volumina aus BAUR, 1997; σ = 0.72 und 0.71 für NAA und 2,4-D, berechnet mit Regressionsgleichung aus Abbildung 9 B). Interessanterweise hatte die Fe-Wirkung auf die Leitfähigkeit bei der dissoziierten NAA (P_d^{III}/P_d^I = 0.43 ± 0.03; Tabelle 16) und 2,4-D (P_d^{III}/P_d^I = 0.47 ± 0.01; Tabelle 16) eine ähnliche Größenordnung wie bei ³H₂O (Abbildung 19; Tabelle 14), das auch ein polares Molekül darstellt.

Unter der Annahme, dass die Fe-Präzipitate einen seriellen Diffusionswiderstand im Exokarp darstellen, kann der Diffusionswiderstand der Fe-Präzipitate nach Gleichung 16 (SCHÖNHERR, 1976b) aus den Leitfähigkeiten für dissoziierte und undissoziierte NAA und 2,4-D in Ab- und Anwesenheit von FeCl₃ berechnet werden. Nach SCHÖNHERR (1976b) entspricht der Gesamtdiffusionswiderstand (R^{gesamt} ; R = Kehrwert der Leitfähigkeit P_d in s/m) von Membranen der Summe der in Reihe geschalteten Einzelwiderstände ($R^{Exokarp}$, $R^{Präzipitat}$; Gleichung 16).

Gleichung 16.
$$R^{gesamt} = R^{Exokarp} + R^{Präzipitat} = \frac{1}{P_d^{Exokarp}} + \frac{1}{P_d^{Präzipitat}}$$

Der berechnete prozentuale Anteil des zusätzlichen Widerstandes der Fe-Präzipitate am Gesamtwiderstand betrug 57 und 53% für die dissoziierten Formen von NAA und 2,4-D, aber nur 18 und 23% für die undissoziierten Formen von NAA und 2,4-D. Bei ³H₂O hatten die Fe-Präzipitate einen Anteil zwischen 60 und 65% am Gesamtdiffusionswiderstand. Aus den ähnlichen Diffusionswiderständen der Fe-haltigen Präzipitate für die dissoziierten Formen von NAA und 2,4-D sowie für ³H₂O kann abgeleitet werden, dass diese 3 polaren Substanzen die CM über denselben polaren Transportweg penetrieren und Fe vor allem diesen Transportweg beeinflusst. Eine Verringerung der Penetration durch polare Wege könnte mit einer reduzierten Anzahl und/oder einem verkleinertem Radius der polaren Poren einhergehen. Das Experiment zum Fe-Einfluss auf größenselektive Transportwege ergab, dass

die Fe-Präzipitate die Größe der polaren Wege verkleinern (Abbildung 15). FeCl₃ verringerte nämlich nur die größenabhängige Penetration, eliminierte sie aber nicht (Abbildung 15 A). Dementsprechend war die prozentuale Reduktion der Wasseraufnahmerate bei Inkubation in einer isotonischen Lösung von Saccharose (r = 0.47 nm) am größten (Abbildung 15 B, Inset), da der Molekülradius von Saccharose an der Ausschlussgrenze des polaren Transportwegs im Kirschexokarp (zwischen 0.47 und 1.15 nm; siehe Kapitel 5.1.1) liegt.

(iii) Einfluss komplexbildender Substanzen auf die Fe³⁺-Wirkung. Für eine Fe-Wirkung auf den Transport polarer Substanzen durch das Exokarp ist das Vorliegen freier Fe³⁺-Ionen notwendig. Komplexbildende Substanzen wie Citronensäure, EDTA oder IDHA chelatisieren das Fe³⁺-Ion, wodurch eine Ausfällung von Fe und damit eine Fe-Wirkung auf den Wassertransport verhindert wird. Folgende Befunde lassen diese Schlussfolgerung zu: (1) Fe(III)-Ammonium-Citrat, Fe(III)-Citrat, EDTA-Fe(III)-Na und Fe(III)-IDHA hatten entweder keinen oder nur einen geringen Einfluss auf die Wasseraufnahme in Süßkirschen (Tabelle 6; Tabelle 7). (2) In Anwesenheit von Citronensäure in der Receiverlösung hatte FeCl₃ unabhängig vom pH-Wert keinen Einfluss auf die ³H₂O-Leitfähigkeit der ES (Abbildung 19; Abbildung 20). (3) Unter Bedingungen, bei denen eine Fe-Wirkung auf den Wassertransport vorliegt (Existenz eines pH-Gradienten durch die ES bei Receiver pH 6), konnte in Anwesenheit von EDTA nur eine kleine Verringerung der ⁵⁵Fe-Leitfähigkeit der ES nachgewiesen werden (Abbildung 26; Tabelle 18). Lediglich in Anwesenheit von Citrat-Ionen trat unter gleichen Bedingungen eine starke Reduktion der ⁵⁵Fe-Leitfähigkeit auf (Abbildung 26: Tabelle 18). Während die geringe Verringerung der ⁵⁵Fe-Penetration in Gegenwart von EDTA zu erwarten war, überraschte die hohe Reduktion der ⁵⁵Fe-Penetration in Anwesenheit von Citronensäure. Erwartet wurde, dass die anwesenden Citrat-Ionen eine Fe-Wirkung auf die ⁵⁵Fe-Penetration analog zur ³H₂O-Penetration [siehe vorheriger Befund (2)] verhindern. Diese Abweichung kann aber darauf zurückgeführt werden, dass Fe(III)-Citrat einen weniger stabilen Komplex als EDTA-Fe(III)-Na darstellt. Die logarithmierten Stabilitätskonstanten von 14.2 für EDTA-Fe(III)-Na (SCHÖNHERR et al., 2005) und 11.5 für Fe(III)-Citrat (DYE, 1995) belegen, dass der EDTA-Komplex um ca. 500-mal stabiler ist als der Citrat-Komplex. Dadurch bleibt wahrscheinlich bei Verwendung von Citrat nicht der gesamte, sondern nur ein Teil der Fe³⁺-Ionen in dem Citratkomplex gebunden, so dass noch eine ausreichend große Fe-Wirkung von den freien Fe³⁺-Ionen auf die ⁵⁵Fe-Penetration ausgeübt werden kann. Offenbar war diese Wirkung für eine Verringerung des Wassertransports aber nicht ausreichend.

Da polare Transportwege eine schnelle Wasseraufnahme in Kirschfrüchte durch viskosen Fluss ermöglichen, stellt die Verstopfung polarer Wege durch Fe-haltige Präzipitate ein interessantes und möglicherweise geeignetes Werkzeug zur Verringerung der Platzanfälligkeit von Kirschfrüchten dar. Deshalb wurde in Folgeuntersuchungen die Praxistauglichkeit der Fe-Wirkung auf die Wasseraufnahme und Platzfestigkeit von Kirschfrüchten getestet.

5.4 Praxistauglichkeit von Fe-Salzen

Da Fe von den auf die Wasseraufnahme wirksamsten Kationen (Fe, Al, Hg, Cu; Tabelle 3) die ökotoxikologisch günstigsten Eigenschaften besitzt, wurde untersucht, ob Fe-Salze für einen möglichen Feldeinsatz geeignet sind. Dabei wurden folgende Aspekte bearbeitet:

- (i) Praxisrelevante Wirkungen auf die Wasseraufnahme
- (ii) Einfluss auf die Platzfestigkeit nach Tauch- oder Spritzapplikation
- (iii) Verfärbungen der Früchte.

(i) Praxisrelevante Wirkungen auf die Wasseraufnahme. In Laborversuchen zur Wasseraufnahme in Kirschfrüchte wurden praxisrelevante Eigenschaften ausgewählter Fe-Salze [FeCl₃, Fe(III)-Glucoheptonat] untersucht. Ein Präparat, das zum Feldeinsatz zur Verbesserung der Platzfestigkeit geeignet ist, sollte folgende Eigenschaften aufweisen:

- (a) Die Substanz sollte schon ab geringen Konzentrationen und bei kurzen Inkubationszeiten wirksam sein.
- (b) Die Wirkung der Substanz sollte nachhaltig sein.
- (c) Das Pr\u00e4parat sollte die Wasseraufnahme auch entlang von Verletzungen der Fruchthaut (Risse, L\u00f6cher) und entlang der Stiel/Fruchtverbindung herabsetzen.

(a) In den Laborexperimenten erwiesen sich die getesteten Fe-Salze schon ab geringen Konzentrationen und bei kurzen Inkubationszeiten als hoch wirksam. So waren FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat schon bei Konzentrationen zwischen 0.1 und 1 mM wirksam (Abbildung 11; Tabelle 8) und selbst Inkubationszeiten in FeCl₃ von 1 min (cv. Sam) oder 5 min (cv. Summit) verursachten eine signifikante Verringerung der Wasseraufnahme (Abbildung 13).

(b) Versuche zur Nachhaltigkeit der Fe-Wirkung ergaben, dass die durch FeCl₃ reduzierte Wasseraufnahme nach Ersetzen des FeCl₃-Donors durch Fe-freie Lösungen (neutrales und stark angesäuertes Wasser) weiter erhalten blieb (Abbildung 12). Außerdem reduzierten FeCl₃

und Fe(III)-Glucoheptonat die Wasseraufnahme bis zu einer Trocknungsdauer von maximal 36 h signifikant (Abbildung 14). Nach längerer Trocknungsdauer war dagegen kein Einfluss der Fe-Salze mehr nachweisbar (Abbildung 14). Aus diesen Ergebnissen lässt sich schließen, dass die Fe-Wirkung im Labor zwar nachhaltig ist, aber nur für eine bestimmte Zeit andauert. Es ist also denkbar, dass bei einer zwischenzeitlichen Trocknung die hydratisierte CM und damit die polaren Transportwege mitsamt den gelatinösen (wasserhaltigen) Fe-Präzipitaten (GREENWOOD und EARNSHAW, 1990) austrocknen und damit die Fe-Wirkung nach einer bestimmten Zeitdauer aufhört.

(c) Die Wasseraufnahme in die Kirschfrucht erfolgt entlang des unbeschädigten Exokarps (CM und Stomata; BEYER und KNOCHE, 2002), entlang von Defekten im Exokarp (Risse, Löcher; BEYER und KNOCHE, 2002; PESCHEL und KNOCHE, 2005) und entlang der Stiel/Fruchtverbindung (BEYER et al., 2002a). Risse, Löcher und Stiel/Fruchtverbindung sind Wege schneller Wasseraufnahme, da an diesen Stellen die Barrierefunktion der CM umgangen wird (KNOCHE et al., 2000; BEYER et al., 2002a; BEYER und KNOCHE, 2002; PESCHEL und KNOCHE, 2005). Demzufolge ist eine Fe-Wirkung auf diese schnellen Transportwege für einen potentiellen Praxiseinsatz besonders wichtig. Von diesen schnellen Penetrationswegen wurden lediglich die Risse durch FeCl₃ beeinflusst. Die Fe-Wirkung auf die Wasseraufnahme durch Risse (Tabelle 10) ist vorteilhaft, da Mikrorisse in der CM auf jeder reifen Frucht existieren (PESCHEL und KNOCHE, 2005). Die fehlende Wirkung von FeCl₃ auf die Wasseraufnahme durch Löcher (Tabelle 9) und entlang der Stiel/Fruchtverbindung (Tabelle 11) ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass es sich um Verletzungen (Löcher) bzw. Öffnungen (Stiel/Fruchtverbindung) handelt, die bis ins Mesokarp der Frucht hineinreichen und z.B. aufgrund ihrer größeren flächenmäßigen Ausdehnung durch Fe-haltige Ausfällungsprodukte nicht ausreichend verschlossen werden können. Die fehlende Wirkung von Fe auf die Stiel/Fruchtverbindung ist aus Sicht eines Feldeinsatzes kritisch einzuschätzen, da bei reifen Früchten ca. 50% der Wasseraufnahme entlang der Stiel/Fruchtverbindung erfolgt und die Fruchtnässedauer aufgrund der Geometrie der Frucht in der Region der Stielgrube besonders lang ist (BEYER et al., 2002a).

(ii) Einfluss auf die Platzfestigkeit nach Tauch- oder Spritzapplikation. Platzversuche mit FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat an Kirschfrüchten verschiedener Sorten ergaben, dass die Wirkung auf die Platzanfälligkeit nach einer Spritzapplikation im Feld erheblich kleiner war im Vergleich zur Tauchbehandlung im Labor (Abbildung 16; Abbildung 30, Anhang; Tabelle

12). Für diesen Wirkungsverlust nach einer Spritzapplikation von Fe-Salzen gibt es folgende Erklärungen:

- (a) Abtropfen und Antrocknen der Spritzlösung und/oder
- (b) Geringer Benetzungsgrad der Früchte.

(a) Nach einer Spritzapplikation von Fe-Salzen auf Kirschfrüchten tropft die Spritzlösung ab bzw. trocknet an. Demzufolge kann der Wirkungsverlust auf das Platzen ebenfalls mit dem im vorherigen Abschnitt (i) bereits diskutierten Austrocknen der CM inklusive der Fe-haltigen Präzipitate erklärt werden. Dies erscheint auch deswegen naheliegend, weil es sich bei den Fe-Niederschlägen um gelatinöse, wasserreiche Präzipitate handelt (GREENWOOD und EARNSHAW, 1990).

(b) Der Wirkmechanismus von Fe ist als Kontaktwirkung einzustufen. Aus diesem Grund kann Fe nur an den Stellen der Fruchtoberfläche wirken, die von der Fe-haltigen Lösung benetzt sind. Da der Benetzungsgrad der Frucht nach einer Spritzapplikation aber nur gering ist, tritt ein Wirkungsverlust gegenüber der Tauchapplikation auf. Eine verbesserte Benetzung durch den Einsatz oberflächenaktiver Substanzen (Tenside) würde zwar den Kontaktwinkel eines Spritzmitteltropfens auf der Fruchtoberfläche und damit die Kontaktfläche vergrößern (PESCHEL et al., 2003), gleichzeitig aber auch die Retention (Verweildauer) der Spritzlösung auf der Frucht durch ein verstärktes Ablaufen verringern.

(iii) Verfärbungen der Früchte. Bei der Inkubation von Kirschfrüchten in Fe-haltigen Lösungen entstanden schon nach kurzen Inkubationszeiten von 2 h schwarze Verfärbungen, die mit der Inkubationszeit und der Fe-Konzentration an Intensität und betroffener Fläche zunahmen und für eine Vermarktung der Früchte inakzeptabel sind. Diese Verfärbungen traten vor allem im Bereich der Stielgrube und Narbenregion auf (Abbildung 27).



Abbildung 27. Stielgruben- (A) und Narbenregion (B) von Süßkirschenfrüchten (cv. Summit) nach 6 h Inkubation in 10 mM FeCl₃.

Theoretisch könnten die Verfärbungen durch Phytotoxizität oder durch Fe-haltige Ausfällungsprodukte, die für das Verstopfen schneller Penetrationswege durch das Exokarp verantwortlich sind, verursacht werden. Literaturangaben zur Phytotoxizität beziehen sich meist auf eine Überversorgung mit Fe nach einer Aufnahme aus dem Boden (ALBANO und MILLER, 1998; FISHER et al., 2003; BROSCHAT und MOORE, 2004). Über phytotoxische Reaktionen nach Blatt- oder Fruchtapplikation von Fe-haltigen Substanzen gibt es meines Wissens keine Angaben. Jedoch beobachtete KIRR (2004) bei Kirschfrüchten nach einer Tauchbehandlung in Fe-Salzlösungen schwarze Verfärbungen, die ausschließlich auf den oberflächennahen Bereich der Epidermis begrenzt waren. Selbst bei Platzrissen, die bis tief ins Mesokarp hineinreichten, konnten von KIRR (2004) keine tiefer gehenden Verfärbungen nachgewiesen werden. Bei einer vermeintlichen phytotoxischen Wirkung sollten aber alle Bereiche der Verletzung betroffen sein. Da in dieser Arbeit nachgewiesen wurde, dass Fe-Präzipitate schnelle Penetrationswege im Exokarp (Fruchthaut!) verstopfen, ist es viel wahrscheinlicher, dass es sich bei den Schwarzverfärbungen um die entsprechenden Ausfällungsprodukte handelt. Solche Farbveränderungen würden dann verstärkt in Bereichen der Fruchtoberfläche in Erscheinung treten, bei denen Risse in der CM vermehrt vorkommen (Stielgrube, Narbenregion; SEKSE, 1995b; PESCHEL und KNOCHE, 2005). Zumal Risse einerseits von Fe beeinflusst werden (Tabelle 10) und andererseits im Gegensatz zu nmgroßen polaren Penetrationswegen mikroskopisch sichtbar sind. Diese Vermutung wurde von WEICHERT et al. (2004) mittels REM an Fe-behandelten Kirschfrüchten bestätigt. Weiterhin wurde festgestellt, dass solche Schwarzverfärbungen auf den Früchten durch alle wirksamen Fe-Salze hervorgerufen und auch durch die Anwesenheit anderer Kationen (Ca, Cu, Hg, Zn, Al) oder anderer Substanzen (PEG 6000) nicht abgeschwächt werden (WEICHERT, unveröffentlicht). Braun-schwarze Niederschläge entstehen ebenfalls, wenn FeCl₃-Lösungen mit NaOH titriert werden. Es erscheint daher wahrscheinlich, dass diese Verfärbungen durch die Ausfällungsprodukte verursacht werden, die für die Wirkung von Fe auf die Wasseraufnahme erforderlich und damit unvermeidbar sind.

Die mangelnde Wirksamkeit und die Schwarzverfärbung von Früchten sind jedoch nicht die einzigen Probleme, die bei einer Spritzapplikation von Fe-Salzen in der Obstanlage entstehen. Hinzu kommt, dass auf Blättern und Früchten gelbe bis braune **Rückstände** entstehen, die eine Vermarktung der Früchte ebenfalls verhindern. Nachteilig für einen Praxiseinsatz von Fe-Salzlösungen ist außerdem die **Korrosivität** der stark sauren Lösungen wirksamer FeSalze, wodurch die Anwendersicherheit gefährdet ist und außerdem die Spritztechnik angegriffen wird.

5.5 Schlussfolgerungen

In dieser Arbeit wurden polare Penetrationswege im Kirschexokarp nachgewiesen, die eine schnelle Wasseraufnahme (viskoser Fluss) in die Frucht ermöglichen und damit einen wichtigen Beitrag für das Platzen der Früchte liefern. Weiterführende Experimente ergaben, dass die Penetration polarer Substanzen (z.B. Wasser) durch das Kirschexokarp in Anwesenheit bestimmter Fe(III)-Salze verringert ist. Für diese Verringerung ist eine Ausfällung von schwerlöslichen Fe(III)-Oxiden und –Hydroxiden infolge eines pH-Gradienten durch das Exokarp verantwortlich, in deren Konsequenz sich die Größe von polaren Penetrationswegen verkleinert.

Allerdings ist der Einsatz von Fe-haltigen Substanzen zur Senkung des Platzrisikos unter Feldbedingungen aufgrund folgender nachteiliger Eigenschaften unwahrscheinlich:

- (a) Mangelnde Wirkung nach Spritzapplikationen
- (b) Schwarzverfärbungen und Rückstände auf Früchten und Blättern
- (c) Korrosivität.

Trotz dieser Nachteile stellt der Wirkmechanismus von Fe aber eine erfolgversprechende Strategie dar, um die Wasseraufnahme und dadurch auch das Platzen von Kirschfrüchten zu verringern. Folgende Argumente belegen die potentielle Nutzbarkeit dieses Mechanismus:

- (a) Die schnelle Wasseraufnahme (viskoser Fluss) als primäre Ursache f
 ür das Kirschplatzen wird selektiv ausgeschaltet.
- (b) Die Bildung der Präzipitate erfolgt im Exokarp und nicht auf der Fruchtoberfläche, wodurch eine Auswaschung der Präzipitate bei Niederschlägen verhindert wird.
- (c) Da die polaren Transportwege keine Bedeutung f
 ür den Gasaustausch der Kirschfr
 üchte haben, wird bei Verstopfung dieser Wege die Atmung der Fr
 üchte nicht unterdr
 ückt.

Weil der Wirkmechanismus von Fe potentiell nutzbar ist, erscheint es sinnvoll, nach alternativen Substanzen zu suchen, die in Analogie zum Wirkmechanismus von Fe eine platzreduzierende Wirkung unter Vermeidung der Nachteile von Fe (z.B. Verfärbungen, Korrosivität) erwarten lassen. Insbesondere unbedenklich einsetzbare Substanzen mit viskosem Charakter (z.B. wasserlösliche Gummisubstanzen), die aber trotzdem in der Lage

sein müssen, das Exokarp zu penetrieren, sollten für diese Wirkung in Frage kommen. Es ist jedoch zu beachten, dass bei Identifikation einer solchen Substanz folgende Probleme des Fe-Mechanismus weiterhin bestehen bleiben:

- (a) Die Wasseraufnahme entlang der Stiel/Fruchtverbindung, die bei reifen Früchten ca. 50% der Gesamtwasseraufnahme beträgt (BEYER et al., 2002a), wird nicht beeinflusst.
- (b) Da die Wirkung an das Vorhandensein von Stomata gebunden ist, wäre eine Applikation bei Kirschsorten mit geringer Stomatazahl (cv. Adriana; PESCHEL et al., 2003) kaum wirksam.
- Weil nach dem Wirkmechanismus nur eine Kontaktwirkung vorliegt, müssen Wirkungsverluste nach Spritzapplikationen einkalkuliert werden.

Das bedeutet, dass nur zusammen mit flankierenden Maßnahmen eine praxistaugliche Verbesserung der Platzfestigkeit realisiert werden kann.

5.6 Ausblick

Wie bereits im Literaturteil erwähnt, ist die Platzanfälligkeit von Kirschfrüchten von den folgenden zwei Faktorenkomplexen abhängig:

- (i) Wasseraufnahme in die Kirschfrucht
- (ii) Mechanische Eigenschaften der Fruchthaut.

In diesem Abschnitt werden Möglichkeiten aufgeführt, wie in zukünftigen Arbeiten weiter an diesen zwei Komplexen gearbeitet und dadurch die Platzfestigkeit verbessert werden kann.

(i) Wasseraufnahme in die Kirschfrucht. Zur Beeinflussung der Wasseraufnahme sind u.a. folgende Strategien denkbar:

- (a) Applikation von Hüllsubstanzen
- (b) Züchterische Maßnahmen.

(a) In der Literatur wird von der Anwendung von Hüllsubstanzen (Antitranspirantien, z.B. Silikon) berichtet (CHRISTENSEN, 1996), die als zusätzliche Transportbarriere auf der CM die Wasseraufnahme verhindern sollen. Zweifel an dem Erfolg dieser Strategie sind angebracht, da bei Applikation dieser Substanzen der Gasaustausch der Kirschfrucht verhindert wird und anaerobe Gärung einsetzt. Zudem wäre eine selektive Wirkung auf Früchte und nicht auf Blätter (Gasaustausch durch Stomata) applikationstechnisch nicht zu realisieren.

(b) Eine züchterische Verringerung der Wasseraufnahme und damit auch der Platzanfälligkeit ist dagegen denkbar. So sind polare Penetrationswege, die eine schnelle Wasseraufnahme (viskoser Fluss) in die Frucht ermöglichen, an den Spaltöffnungen konzentriert. Da sich die Stomatazahl der Früchte zwischen den Kirschsorten unterscheidet (PESCHEL et al., 2003), ist in zukünftigen Arbeiten zu prüfen, ob die Stomatazahl züchterisch beeinflussbar ist.

(ii) Mechanische Eigenschaften der Fruchthaut. Neben der Wasseraufnahme wird die Platzanfälligkeit auch von den mechanischen Eigenschaften der Fruchthaut beeinflusst (GLENN und POOVAIAH, 1989; KNOCHE et al., 2004; PESCHEL und KNOCHE, 2005). So verursacht die starke Dehnung der CM während des Fruchtwachstums (KNOCHE et al., 2004) eine Zugspannung, die bei Überschreitung einer kritischen Grenze schließlich zu einem Einreißen der CM führt (PESCHEL und KNOCHE, 2005). Vermutlich resultiert die starke Dehnung aus der fehlenden CM-Synthese während der letzten Phase des Fruchtwachstums (KNOCHE et al., 2004). Eine Stärkung des Exokarps durch Stärkung der CM und/oder der Zellwände würde demnach eine geringere Dehnung und dadurch auch eine Verbesserung der Platzfestigkeit bewirken. Für die Umsetzung dieses Ziels sind folgende Maßnahmen denkbar:

- (a) Applikation von Wachstumsregulatoren
- (b) Applikation von Salzlösungen aus mehrwertigen Kationen (Ca^{2+})
- (c) Züchterische Eingriffe.

(a) Literaturangaben belegen, dass durch Applikation von Wachstumsregulatoren (Gibberellinsäure) die Kutinsynthese am Spross von Erbsen- (BOWEN und WALTON, 1988) und Tiefwasserreispflanzen (HOFFMANN-BENNING und KENDE, 1994) angeregt wurde. Auch bei Tomatenfrüchten konnte die Kutinsynthese mit einer Gibberellinbehandlung gesteigert werden (KNOCHE und PESCHEL, unveröffentlicht). Außerdem wird über eine erhöhte Fruchtfestigkeit nach einer Behandlung mit Gibberellinsäure berichtet (CHOI et al.; 2002). Möglicherweise werden Zellwand abbauende Enzyme durch Gibberellinsäure beeinflusst.

(b) Theoretisch würden auch mehrwertige Kationen eine verbesserte Zellwandstabilität durch Verknüpfung von Zellwandbestandteilen bewirken Für CaCl₂ konnten solche Wirkungen bereits an Kirsch- (LIDSTER et al., 1978 und 1979) und Äpfelfrüchten (JOHNSTON et al., 2002) nachgewiesen werden. Da eine Wirkung von CaCl₂ auf die Platzfestigkeit von Kirschfrüchten sicherlich erst nach einem längeren Zeitraum einsetzen dürfte, ist es wahrscheinlich notwendig, CaCl₂ ab frühen Entwicklungsstadien der Kirschfrucht in Analogie zur Stippebekämpfung bei Äpfeln (SCHLEGEL und SCHÖNHERR, 2002) regelmäßig zu applizieren.

Zur Verbesserung der CaCl₂-Penetration in die Frucht sollte außerdem ein Zusatz von Tensiden in Erwägung gezogen werden (SCHÖNHERR, 2001).

(c) Es sollte außerdem geprüft werden, ob sich die Dehnung der Kirschfrucht-CM zwischen den Sorten unterscheidet. Dieses Merkmal wäre für die züchterische Entwicklung platzfester Sorten nutzbar, wenn es zwischen den Sorten variabel ist.

Wahrscheinlich führt nur eine Kombination verschiedener Maßnahmen zu einer Verbesserung der Platzfestigkeit von Kirschfrüchten unter Praxisbedingungen. Aus diesem Grund sollten in zukünftigen Arbeiten verschiedene Strategien zur Verminderung des Platzrisikos verfolgt werden.

6 Zusammenfassung

Die Wasseraufnahme über die Fruchtoberfläche ist ein entscheidender Faktor beim Platzen von Süßkirschfrüchten (*Prunus avium* L.). Ein besseres Verständnis der Mechanismen, Wege und Einflussfaktoren auf die Wasseraufnahme kann Ansatzpunkte zur Verbesserung der Platzfestigkeit von Kirschfrüchten liefern. Mit der vorliegenden Arbeit sollten folgende Aspekte bearbeitet werden:

- 1. Nachweis polarer Penetrationswege im Kirschexokarp
- 2. Einfluss ausgewählter Salze auf die Wasseraufnahme
- 3. Wirkung von Fe-Salzen
- 4. Praxistauglichkeit von Fe-Salzen.

1. Polare Penetrationswege im Kirschexokarp. Die Wasseraufnahme durch das Exokarp von intakten Kirschfrüchten (Stiel entfernt, Stiel/Fruchtverbindung mit Silikon verschlossen) wurde gravimetrisch in Immersionstests untersucht. Zwischen der osmotischen Wasserleitfähigkeit (Pf) des Kirschexokarps und dem Kehrwert der Viskosität der Inkubationslösung (10 bis 300 g l⁻¹ Gummi arabicum, entspricht dynamischen Viskositäten von 1.3×10^{-3} bis 115.9×10^{-3} Pa s) bestand eine lineare Beziehung. Demzufolge muss viskoser Fluss an der Wasseraufnahme beteiligt gewesen sein. Viskoser Fluss stellt i.d.R. den im Vergleich zur Diffusion schnelleren Transportmechanismus dar. Damit viskoser Fluss stattfinden kann, muss ein Wasserkontinuum durch das Exokarp existieren, das als polarer Transportweg fungiert. Bei der Inkubation von Kirschfrüchten in isotonischen Lösungen ausgewählter Osmotika nahm mit ansteigendem Molekulargewicht (MW) des Osmotikums $[MW = 58 \text{ bis } 6000 \text{ g mol}^{-1} \text{ für NaCl bis Polyethylenglykol (PEG) } 6000]$ die Wasseraufnahme ab und das apparente Wasserpotential zu. Die molekülgrößenabhängige Wasseraufnahme in einem isotonischen System kann nur durch eine molekülgrößenabhängige Penetration der Osmotika erklärt werden. Da die verwendeten Osmotika polare Substanzen sind, muss die Penetration der Osmotika entlang des polaren Transportwegs verlaufen, der aufgrund seines porösen Charakters offenbar größenselektiv ist. Die aus der Molekulgrößenabhängigkeit des apparenten Wasserpotentials ermittelten Reflexionskoeffizienten (σ) standen in enger Beziehung den hydrodynamischen Radien der Osmotika zu (r) $[\sigma = 1.0 (\pm 0.0) - 10.9 (\pm 0.9) \times 10^{-11} r^{-1} (m^{-1}), r^2 = 0.97^{***}, P = 0.0001].$ Nach dieser Beziehung war Saccharose das größte penetrierende Molekül mit r = 0.47 nm und $\sigma = 0.74$, PEG 1500 das kleinste nicht-penetrierende Molekül mit r = 1.15 nm und σ = 1. Demnach liegt der maximale Porenradius der polaren Transportwege im Kirschexokarp zwischen 0.47 und 1.15 nm. In einem Infinite-Dose-Diffusionszellensystem wurde die Selbstdiffusionsleitfähigkeit (P_d) von Exokarpsegmenten (ES) und isolierten Kutikulas (CM) für radioaktiv markierte Substanzen bestimmt. Bei der Infinite-Dose-Technik erfolgt die Messung der Penetrationsrate in einem Fließgleichgewicht aus einer verdünnten Donorlösung durch eine eingebaute Membran (ES oder CM) in eine Receiverlösung. Die Pd von Kirsch-ES für 1-Naphthyl[1-¹⁴C]Essigsäure (NAA, $pK_a = 4.2$) und die Aktivierungsenergie (E_a) der NAA-Penetration war für die überwiegend undissoziierte (lipophile) NAA [pH 2.2, $P_d = 10.2 (\pm 0.8) \times 10^{-8} \text{ m s}^{-1}$, $E_a = 67.0 \pm 1.7 \text{ kJ mol}^{-1}$] signifikant höher als für die [pH 6.2, $P_d = 1.1 (\pm 0.2) \times 10^{-8} \text{ m s}^{-1}$, (polare) NAA vorwiegend dissoziierte $E_a = 51.8 \pm 1.9 \text{ kJ mol}^{-1}$]. Zwischen der E_a der NAA-Penetration und der Spaltöffnungsdichte (d_{sto}) bestand für die dissoziierte NAA ($r^2 = 0.84^{***}$, P = 0.0001) eine engere Beziehung als für die undissoziierte NAA ($r^2 = 0.30^*$, P = 0.03). Folglich sind polare Transportwege im Kirschexokarp bevorzugt an Stomata lokalisiert.

2. Einfluss ausgewählter Salze auf die Wasseraufnahme. In Immersionstests wurde die Wasseraufnahmerate (F) in Kirschfrüchte in Abwesenheit (F^I, 0 bis 0.75 h) und Anwesenheit (F^{II}, 0.75 bis 1.5 h; F^{III}, 1.5 bis 2.25 h) ausgewählter Mineralsalze (10 mM) untersucht. Der Salzeinfluss wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^I, F^{III}/F^I) charakterisiert. Die größte Verringerung der Wasseraufnahme wurde bei Inkubation der Früchte in CuCl₂ (F^{II}/F^I = 0.42), HgCl₂ (F^{II}/F^I = 0.58), AlCl₃ (F^{II}/F^I = 0.50) und FeCl₃ (F^{II}/F^I = 0.49) erzielt. Im Allgemeinen bestand keine additive Wirkung zwischen den Salzen, da der Einfluss von FeCl₃ nicht durch die Anwesenheit von CuCl₂ und AlCl₃ erhöht wurde. Diese Ergebnisse belegen, dass der Wirkmechanismus der "effektiven" Salze offenbar gleich war.

3. Wirkung von Fe-Salzen. Versuche zur Aufklärung der Wirkung von FeCl₃ wurden vorrangig im Infinite-Dose-System durchgeführt. Nach Zusatz von FeCl₃ (10 mM) zum Donor verringerte sich die P_d von Kirsch-ES für ³H₂O um ca. 60%. P_d blieb verringert, wenn FeCl₃ als Donor wieder durch Wasser ersetzt wurde. Für die Fe-Wirkung muss ein pH-Gradient durch die ES vorliegen. FeCl₃ reduzierte die P_d von ³H₂O immer dann, wenn der Wasserreceiver einen höheren pH-Wert (pH 3, 4.5 oder 6) als die FeCl₃-Donorlösung (pH 2.3) aufwies bzw. wenn FeCl₃ nur auf einer Seite der ES (Donor **oder** Receiver) angeboten wurde. Zwischen der durch FeCl₃ verursachten Verringerung der P_d für ³H₂O und der Spaltöffnungsdichte bestand eine positive lineare Beziehung, die durch den
Koordinatenursprung verlief. FeCl₃ hatte keinen Einfluss auf die P_d für ³H₂O in astomatären Systemen (ES und CM). Die P_d für NAA und 2,4-Dichlor[¹⁴C]Phenoxyessigsäure (2,4-D, $pK_a = 2.6$) wurde duch FeCl₃ in Anwesenheit von Stomata verringert. Das Ausmaß der Verringerung war abhängig vom Dissoziationsgrad der Säuren und war für die überwiegend dissoziierten (polaren) Säuren (pH 6.2) größer als für die vorwiegend undissoziierten (lipophilen) Säuren (pH 2.2). FeCl₃ reduzierte ebenfalls die Wasseraufnahme in Kirschfrüchte bei Inkubation in isotonischen Lösungen ausgewählter Osmotika. Dabei war die Verringerung der Wasseraufnahme bei Inkubation in Saccharose (r = 0.47 nm) am größten. Diese Daten belegen, dass FeCl₃ den Transport von Wasser und anderen polaren Substanzen durch das Exokarp aufgrund einer pH-abhängigen Ausfällungsreaktion in den polaren Transportwegen verringert, die an Spaltöffnungen konzentriert sind (siehe **1**.).

4. Praxistauglichkeit von Fe-Salzen. In Laborversuchen zur Wasseraufnahme in Kirschfrüchte wurden praxisrelevante Eigenschaften ausgewählter Fe-Salze [FeCl₃, Fe(III)-Glucoheptonat] untersucht. Dabei waren die Fe-Salze schon bei geringen Konzentrationen (zwischen 0.1 und 1 mM) wirksam. Bereits kurze Inkubationszeiten in FeCl₃ (1 min bei cv. Sam, 5 min bei cv. Summit) verursachten eine signifikante Verringerung der Wasseraufnahme. Die durch FeCl₃ reduzierte Wasseraufnahme blieb nach Ersetzen des FeCl₃-Donors durch Fe-freie Lösungen erhalten. Außerdem verringerten FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat die Wasseraufnahme bis zu einer simulierten Trocknungsdauer von 36 h signifikant. Auch die Wasseraufnahme durch Risse im Exokarp wurde durch FeCl₃ signifikant herabgesetzt, nicht aber die Wasseraufnahme durch Löcher im Exokarp oder entlang der Stiel/Fruchtverbindung. Versuche zum Platzen von Kirschfrüchten mit FeCl₃ und Fe(III)-Glucoheptonat ergaben, dass der Anteil geplatzter Früchte nach einer Spritzapplikation im Feld erheblich größer war im Vergleich zur Tauchbehandlung im Labor. Darüber hinaus entstanden bei der Inkubation in Fe-haltigen Lösungen schwarze Verfärbungen auf den Kirschfrüchten, die eine Vermarktung der Früchte verhindern. Wahrscheinlich werden diese Verfärbungen durch die Fe-haltigen Ausfällungsprodukte verursacht, die für die Wirkung von Fe auf die Wasseraufnahme erforderlich sind. Damit scheidet der Einsatz Fe-haltiger Substanzen zur Senkung des Platzrisikos in der Obstanlage aus. Dennoch bietet der am Beispiel des Fe identifizierte Wirkungsmechanismus des Verstopfens polarer Transportwege eine erfolgversprechende Strategie für die gerichtete Suche nach altenativen Substanzen, die ökotoxikolgisch unbedenklich und gleichzeitig pflanzenverträglich sein müssen.

7 Summary

Water uptake through the fruit surface is an important factor in cracking of sweet cherry fruit (*Prunus avium* L.). A better understanding of the mechanisms, pathways and factors that affect water uptake is needed to develop strategies against rain cracking of sweet cherry fruit. The objectives of this study were to

- 1. provide evidence for polar pathways across the sweet cherry exocarp,
- 2. investigate the effect of selected salts on water uptake,
- 3. establish the mechanism of Fe-salts in reducing water uptake, and
- 4. determine whether Fe-salts are suitable for applications under field conditions.

1. Polar pathways across the sweet cherry exocarp. Water uptake through the exocarp of intact cherry fruit (pedicel removed, pedicel/fruit juncture sealed with silicone rubber) was determined gravimetrically using an immersion assay. The osmotic water permeability (P_f) of the exocarp was linearly related to the inverse of viscosity of the incubation solution (gum Arabic at 10 to 300 g l^{-1} , equivalent to dynamic viscosities of 1.3×10^{-3} to 115.9×10^{-3} Pa s), indicating that viscous flow must have contributed to water uptake. Viscous flow as a mechanism of water uptake requires a liquid continuum across the exocarp that acts as a "polar pathway". When fruit were incubated in isotonic solutions of selected osmotica, water uptake decreased and the apparent water potentials increased as molecular weight (MW) of the osmotica increased $[MW = 58 \text{ to } 6000 \text{ g mol}^{-1} \text{ for NaCl to polyethylene glycol (PEG)}]$ 6000]. Since solutions were isotonic, the size dependent water uptake must be accounted for by a size dependent penetration of the osmotica. Since the osmotica used were polar, penetration must have occurred through a size selective, porous polar pathway. Reflection coefficients (σ) estimated from the relationship between MW and the apparent water potential related to the hydrodynamic the were closely radii (r) of osmotica $[\sigma = 1.0 (\pm 0.0) - 10.9 (\pm 0.9) \times 10^{-11} \text{ r}^{-1} (\text{m}^{-1}), r^2 = 0.97^{***}, P = 0.0001]$. Sucrose was the largest penetrating molecule with r = 0.47 nm and $\sigma = 0.74$, PEG 1500 the smallest nonpenetrating molecule with r = 1.15 nm und $\sigma = 1$. Thus, the maximum pore radius of the polar pathways in the cherry exocarp ranged from 0.47 to 1.15 nm.

The self diffusion permeability (P_d) of exocarp segments (ES) and isolated cuticular membranes (CM) for radio labeled substances was determined using an Infinite-Dose-Diffusion system. In this system diffusion is monitored from a dilute donor through an interfacing membrane (ES or CM) into a receiver solution under steady-state-conditions. The P_d of sweet cherry ES for 1-naphthyl[1-¹⁴C]acetic acid (NAA, $pK_a = 4.2$) and the activation

energy (E_a) of NAA penetration was significantly higher for the predominantly undissociated (lipophilic) NAA [pH 2.2, P_d = 10.2 (\pm 0.8) × 10⁻⁸ m s⁻¹, E_a = 67.0 \pm 1.7 kJ mol⁻¹] than for the predominantly dissociated (polar) NAA [pH 6.2, P_d = 1.1 (\pm 0.2) × 10⁻⁸ m s⁻¹, E_a = 51.8 \pm 1.9 kJ mol⁻¹]. Furthermore, the E_a for penetration of the dissociated NAA (r² = 0.84^{***}, P = 0.0001) was more closely related to stomatal density (d_{sto}) than that of the non-dissociated NAA (r² = 0.30^{*}, P = 0.03), indicating that polar pathways in sweet cherry fruit are associated with the stomatal apparatus.

2. Effect of selected salts on water uptake. The rate of water uptake (F) in cherry fruit was determined in immersion assays in the absence (F^I, 0 to 0.75 h) and, subsequently, in the presence of selected mineral salts (10 mM; F^{II}, 0.75 to 1.5 h; F^{III}; 1.5 to 2.25 h). Effects of salts were indexed by the ratio of rates of uptake (F^{II}/F^{I} , F^{III}/F^{I}). The largest decrease in water uptake was achieved, when fruit were incubated in CuCl₂ ($F^{II}/F^{I} = 0.42$), HgCl₂ ($F^{II}/F^{I} = 0.58$), AlCl₃ ($F^{II}/F^{I} = 0.50$) and FeCl₃ ($F^{II}/F^{I} = 0.49$). The effect of FeCl₃ on water uptake was independent of the presence of CuCl₂ and AlCl₃, indicating that there was no additive effect between those salts that decreased water uptake. These findings demonstrate that the mode of action of "effective" salts must have been the same.

3. Effect of Fe-salts. The mechanism of FeCl₃ in decreasing water uptake was investigated using the Infinite-Dose-Diffusion technique. Adding FeCl₃ (10 mM) to the donor decreased P_d of cherry ES for ³H₂O by about 60%. P_d remained at a decreased level when replacing the FeCl₃ donor again by water. FeCl₃ reduced the P_d of ${}^{3}H_2O$, when the water receiver had a higher pH (pH 3, 4.5 or 6) than the FeCl₃ containing donor (pH 2.3). Similar data were obtained when FeCl₃ was added to the receiver instead. However, when FeCl₃ was added to donor and receiver, there was no effect on the P_d of ${}^{3}H_2O$. The FeCl₃-induced decrease in P_d for ³H₂O was positively and linearly related to stomatal density of the ES. FeCl₃ had no effect on P_d for ${}^{3}H_2O$ in astomatous systems (ES and CM). FeCl₃ also decreased the P_d for NAA and 2.4-dichloro[¹⁴C]phenoxyacetic acid (2,4-D, $pK_a = 2.6$) through stomatous ES. The magnitude of the decrease depended on the degree of dissociation and was larger for the predominantly dissociated (polar, pH 6.2) than for the undissociated (lipophilic, pH 2.2) acids. FeCl₃ also reduced water uptake into sweet cherry fruit, when fruit were incubated in isotonic solutions of selected osmotica. The data suggest that FeCl₃ decreased transport of water and other polar substances by a pH-dependent precipitation reaction that occurs in the polar pathways across the sweet cherry fruit exocarp (see 1.).

4. Suitability of Fe-salts for practical use. Characteristics that are relevant for spray application of Fe-salts in the field were investigated using laboratory immersion assays and cracking tests. The Fe-salts FeCl₃ and Fe(III)-glucoheptonate decreased water uptake at concentrations as low as 0.1 to 1 mM. The minimum "contact" period necessary to reduce permeability of the exocarp was 1 min in cv. Sam and 5 min in cv. Summit. The FeCl₃induced decrease in water uptake persisted after replacing the FeCl₃ donor by water. After exposure of FeCl₃ or Fe(III)-glucoheptonate treated fruit to atmospheric conditions for up to 36 h, water uptake remained at a decreased level. FeCl₃ also decreased water uptake through microcracks in the exocarp, but had no significant effect on uptake through holes in the exocarp or on uptake along the pedicel/fruit juncture. Percentage of cracked fruit after spray application of FeCl₃ in the field was lower than in the water control. However, the reduction in fruit cracking obtained after spray application was markedly smaller than that after incubating fruit in FeCl₃. Unfortunately, spray application of FeCl₃ or incubation of fruit in FeCl₃ resulted in severe black discoloration of fruit that is inacceptable from a marketing point of view. These discolorations most likely represented Fe-oxides and -hydroxides formed by the precipitation reaction in the exocarp. Since these precipitates are essential for reducing water uptake, the use of Fe-salts is of limited usefulness for horticultural practice. Nevertheless, the identified mechanism of decreasing water uptake by a precipitation reaction that plugs polar pathways across the exocarp is a promising strategy. It allows the search for alternative compounds that (1) avoid the disadvantages of the ferric salts and (2) have an acceptable ecotoxicological profile.

8 Literaturverzeichnis

- Albano JP, Miller WB. 1998. Marigold cultivars vary in susceptibility to iron toxicity. HortScience 33, 1180-1182.
- Aloni B, Karni L, Rylski I, Cohen Y, Lee Y, Fuchs M, Moreshet S, Yao C. 1999. Cuticular cracking in pepper fruit. I. Effects of night temperature and humidity. J. Hort. Sci. Biotech. 73, 743-749.
- Atha DH, Ingham KC. 1981. Mechanism of precipitation of proteins by polyethylene glycols: Analysis in terms of excluded volume. J. Biol. Chem. 256, 12108-12117.
- Bangerth F. 1968. Zur Ursache des Platzens von Kirschenfrüchten. ISHS-Symposium on Cherries, 198-201.
- Baur P. 1997. Lognormal distribution of water permeability and organic solute mobility in plant cuticles. Plant Cell Environ. 20, 167-177.
- Baur P, Buchholz A, Schönherr J. 1997. Diffusion in plant cuticles as affected by temperature and size of organic solutes: Similarity and diversity among species. Plant Cell Environ. 20, 982-994.
- Baur P. 1998. Mechanistic aspects of foliar penetration of agrochemicals and the effect of adjuvants. Recent Res. Dev. Agric. Food Chem. 2, 809-837.
- Belmans J, Keulemans T, Debarsy T, Bronchart R. 1990. Influence of sweet cherry epidermal characters on the susceptibility to fruit cracking. Proc. Internat. Hort. Congr., 637.
- Beyer M, Knoche M. 2002. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface:V. Conductance for water uptake. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 127, 325-332.
- Beyer M, Peschel S, Knoche M, Knörgen M. 2002a. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: IV. Regions of preferential uptake. HortScience 37, 637-641.
- Beyer M, Peschel S, Weichert H, Knoche M. 2002b. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface. 7. Fe³⁺ and Al³⁺ reduce conductance for water uptake. J. Agric. Food Chem. 50, 7600-7608.
- Beyer M, Knoche M. 2003. Ausgewählte Strategien zur Verminderung des Platzriskos von Süßkirschen (*Prunus avium* L.): Eine Bewertung auf Basis von Literaturdaten und Simulationsrechnungen. Erwerbsobstbau 45, 169-180.
- Beyer M, Lau S, Knoche M. 2005. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: IX. Comparing permeability in water uptake and transpiration. Planta 220, 474-485.

- Bickelmann U. 2005. Vermarktungsnormen für Obst und Gemüse, 3. Auflage. Hg. AID Infodienst Verbraucherschutz, Ernährung, Landwirtschaft e.V.. Bonn.
- Børve J, Sekse L, Stensvand A. 2000. Cuticular fractures promote postharvest fruit rot in sweet cherry. Plant Dis. 84, 1180-1184.
- Bowen DJ, Walton TJ. 1988. Cutin composition and biosynthesis during gibberellic acidinduced stem extension of *Pisum sativum* var. Meteor. Plant Sci. 55, 115-127.
- Broschat TK, Moore KK. 2004. Phytotoxicity of several iron fertilizers and their effects on Fe, Mn, Zn, Cu, and P content of african marigolds and zonal geraniums. HortScience 39, 595-598.
- Brown G, Wilson S, Boucher W, Graham B, McGlasson B. 1995. Effects of copper-calcium sprays on fruit cracking in sweet cherry (*Prunus avium*). Sci. Hort. 62, 75-80.
- Brown GS, Kitchener AE, McGlasson WB, Barnes S. 1996. The effects of copper and calcium foliar sprays on cherry and apple fruit quality. Sci. Hort. 67, 219-227.
- Buchholz A, Baur P, Schönherr, J. 1998. Differences among plant species in cuticular permeabilities and solute mobilities are not caused by differential size selectivities. Planta 206, 322-328.
- Bukovac MJ, Petracek PD. 1993. Characterizing pesticide und surfactant penetration with isolated plant cuticles. Pestic. Sci. 37, 179-194.
- Bullock RM. 1952. A study of some inorganic compounds and growth promoting chemicals in relation to fruit cracking of 'Bing' cherries at maturity. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 59, 243-253.
- Callan NW. 1986. Calcium hydroxide reduces splitting of 'Lambert' sweet cherry. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111, 173-175.
- Chang R. 2000. Physical chemistry for the chemical and biological sciences, 3rd Edition. Sausalito, California: University Science Books.
- Choi C, Wiersma PA, Toivonen P, Kappel F. 2002. Fruit growth, firmness and cell wall hydrolytic enzyme activity during development of sweet cherry fruit treated with gibberellic acid (GA₃). J. Hort. Sci. Biotech. 77, 615-621.
- Christensen, JV. 1994. Causes of cracking. Proc. Intern. Conf. on Cracking of Cherries, Traverse City, Michigan. Michigan State University, Dept. Horticulture, Special Report, 10.
- Christensen JV. 1996. Rain-induced cracking of sweet cherries: Its causes and prevention. In: Cherries: Crop physiology, production and uses. Hg. Webster AD, Looney NE. Wallingford: CAB International, 297-327.

- Considine JA, Kriedemann PE. 1972. Fruit splitting in grapes. Determination of the critical turgor pressure. Aust. J. Agr. Res. 23, 17-24.
- Considine J, Brown K. 1981. Physical aspects of fruit growth Theoretical analysis of distribution of surface growth forces in fruit in relation to cracking and splitting. Plant Physiol. 68, 371-376.
- Considine JA. 1982. Physical aspects of fruit growth: Cuticular fractures and fracture patterns in relation to fruit structure in *Vitis vinifera*. J. Hort. Sci. 57, 79-91.
- Cussler EL. 2002. Diffusion: Mass transfer in fluid systems, 2nd Edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Derlacki ZJ, Easteal AJ, Edge AVJ, Woolf LA, Roksandic Z. 1985. Diffusion coefficients of methanol and water and the mutual diffusion coefficient in methanol-water solutions at 278 and 298 K. J. Phys. Chem. 89, 5318-5322.
- Dye C. 1995. Effect of citrate and tartrate on phosphate adsorption by amorphous ferric hydroxide. Fertilizer Research 40, 129-134.
- Eichert T, Goldbach HE, Burkhardt J. 1998. Evidence for the uptake of large anions through stomatal pores. Bot. Acta 111, 461-466.
- Eichert T, Burkhardt J. 2001. Quantification of stomatal uptake of ionic solutes using a new model system. J. Exp. Bot. 52, 771-781.
- Feucht W, Vogel T, Schimmelpfeng H, Treutter D, Zinkernagel V. 2001. Kirschen- und Zwetschenanbau. Stuttgart (Hohenheim): Verlag Eugen Ulmer.
- Fisher PR, Wik RM, Smith BR, Pasian CC, Kmetz-Gonzalez M, Argo WR. 2003. Correcting iron deficiency in calibrachoa grown in a container medium at high pH. HortTechnology 13, 308-313.
- Franke W. 1961. Ectodesmata and foliar absorption. Amer. J. Bot. 48, 683-691.
- Franke W. 1964a. Über die Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. III. Mitteilung: Nachweis der Beteiligung der Ektodesmen an der Stoffaufnahme durch Blätter mittels radioaktiver Stoffe. Planta 61, 1-16.
- Franke W. 1964b. Role of guard cells in foliar absorption. Nature 202, 1236-1237.
- Franke W. 1967. Mechanisms of foliar penetration of solutions. Annual Rev. Plant Physiol. 18, 281-300.
- Franke W. 1997. Nutzpflanzenkunde, 6. Auflage. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Glenn GM, Poovaiah BW. 1989. Cuticular properties and postharvest calcium applications influence cracking of sweet cherries. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114, 781-788.

- Greenwood NN, Earnshaw A. 1990. Chemie der Elemente. Weinheim: VCH-Verlagsgesellschaft, 1383, 1394.
- Hoffmann-Benning S, Kende H. 1994. Cuticle biosynthesis in rapidly growing internodes of deepwater rice. Plant Physiol. 104, 719-723.
- Holloway PJ. 1969. Chemistry of leaf waxes in relation to wetting. J. Sci. Food Agric. 20, 124-128.
- Holloway PJ. 1970. Surface factors affecting the wetting of leaves. Pestic. Sci. 1, 156-163.
- Holloway PJ. 1993. Structure and chemistry of plant cuticles. Pestic Sci. 37, 203-232.
- House CR. 1974. Water transport in cells and tissues. In: Monographs of the physiological society, Number 24. Hg. Davson H, Greenfield ADM, Whittam R, Brindley GS. London: Edward Arnold (Publishers) LTD..
- Johnson RW, Dixon MA, Lee DR. 1992. Water relations of the tomato during fruit growth. Plant Cell Environ. 15, 947-953.
- Johnston JW, Hewett EW, Hertog MLATM. 2002. Postharvest softening of apple (*Malus domestica*) fruit: A review. N. Z. J. Crop Hort. Sci. 30, 145-160.
- Jyung WH, Wittwer SH, Bukovac MJ. 1965. The role of stomata in the foliar absorption of Rb by leaves of tobacco and tomato. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 86, 361-367.
- Karabourniotis G, Tzobanoglou D, Nikolopoulos D, Liakopoulos G. 2001. Epicuticular phenolics over guard cells: Exploitation for in situ stomatal counting by fluorescence microscopy and combined image analysis. Ann. Bot 87, 631-639.
- Kerstiens G. 1996. Cuticular water permeability and its physiological significance. J. Exp. Bot. 47, 1813-1832.
- Kertesz ZI, Nebel BR. 1935. Observations on the cracking of cherries. Plant Physiol. 10, 763-772.
- Kirr L. 2004. Untersuchungen zur Phytotoxizität verschiedener Eisenverbindungen an Blättern und Früchten der Süßkirsche (*Prunus avium* L.). Diplomarbeit. Landwirtschaftliche Fakultät, Halle.
- Koffmann W, Wade NL, Nicol H. 1996. Tree sprays and root pruning fail to control rain induced cracking of sweet cherries. Plant Protection Quarterly 11, 126-130.
- Knoche M, Peschel S, Hinz M, Bukovac MJ. 2000. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: Characterizing conductance of the cuticular membrane using pericarp segments. Planta 212, 127-135.

- Knoche M, Peschel S, Hinz M, Bukovac MJ. 2001. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: II. Conductance of the cuticle in relation to fruit development. Planta 213, 927-936.
- Knoche M, Beyer M, Peschel S, Oparlakov B, Bukovac MJ. 2004. Changes in strain and deposition of cuticle in developing sweet cherry fruit. Physiol. Plant. 120, 667-677.
- KTBL. 2002. Datensammlung Obstbau: Betriebswirtschaftliche und produktionstechnische Kalkulationsdaten. Darmstadt: Kuratorium für Technik und Bauwesen in der Landwirtschaft e.V. (KTBL).
- Lang A, Düring H. 1990. Grape berry splitting and some mechanical properties of the skin. Vitis 29, 61-70.
- Lang G, Flore J. 1999. Reducing rain-cracking in cherries. Good Fruit Grower 50, 34-38.
- Langethal LE. 1855. Deutsches Obstcabinet. Jena: Friedrich Mauke, 38.
- Leece DR. 1976. Composition und ultrastructure of leaf cuticles from fruit trees, relative to differential foliar absorption. Aust. J. Plant Physiol. 3, 833-847.
- Lide DR. 1995. Handbook of chemistry and physiscs, 76th Edition. Boca Raton, Florida: CRC Press Inc., 6-257.
- Lidster PD, Porritt SW, Tung MA. 1978. Texture modification of 'Van' sweet cherries by postharvest calcium treatments. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103, 527-530.
- Lidster PD, Tung MA, Yada RG. 1979. Effects of preharvest and postharvest calcium treatments on fruit calcium content and the susceptibility of 'Van' cherry to impact damage. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104, 790-793.
- Lilleland O, Newsome L. 1934. A growth study of the cherry fruit. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 32, 291-299.
- Longsworth LG. 1953. Diffusion measurements, at 25 °C, of aqueous solutions of amino acids, peptides and sugars. J. Am. Chem. Soc. 75, 5705-5709.
- Looney NE. 1985. Benefits of calcium sprays below expectations in B.C. tests. Good Fruit Grower 36, 7-8.
- Luque P, Bruque S, Heredia A. 1995. Water permeability of isolated cuticular membranes: A structural analysis. Arch. Biochem. Biophys. 317, 417-422.
- Lustig I, Bernstein Z. 1985. Determination of the mechanical properties of the grape berry skin by hydraulic measurements. Sci. Hort. 25, 279-285.
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press.

- Mink GI, Jones AL. 1996. Cherry diseases: Their prevention and control. In: Cherries: Crop physiology, production and uses. Hg. Webster AD, Looney NE. Wallingford: CAB International, 347-366.
- Mohr H, Schopfer P. 1995. Plant Physiology. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Neumann S, Jacob F. 1968. Aufnahme von α-Aminoisobuttersäure durch die Blätter von *Vicia faba* L.. Naturwissenschaften 55, 89-90.
- Nevis AH. 1958. Water transport in invertebrate peripheral nerve fibres. J. Gen. Physiol. 41, 927-958.
- Nobel PS. 1999. Physicochemical and environmental plant physiology. San Diego: Academic Press.
- Ohta K, Hosoki T, Matsumoto K, Ohya M, Ito N, Inaba K. 1997. Relationships between fruit cracking and changes of fruit diameter associated with solute flow to fruit in cherry tomatoes. J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 65, 753-759.
- Opara LU, Studman CJ, Banks NH. 1997. Fruit skin splitting and cracking. Hort. Rev. 19, 217-262.
- Orgell WH. 1955. The isolation of plant cuticle with pectic enzymes. Plant Physiol. 30, 78-80.
- Pennell D, Webster AD. 1996. Sweet Cherries: Protection of fruit from bird and rain damage.In: Cherries: Crop physiology, production and uses. Hg. Webster AD, Looney NE.Wallingford: CAB International, 393-407.
- Peschel S, Beyer M, Knoche M. 2003. Surface characteristics of sweet cherry fruit: Stomatanumber, distribution, functionality and surface wetting. Sci. Hort. 97, 265-278.
- Peschel S, Knoche M. 2005. Characterization of microcracks in the cuticle of developing sweet cherry fruit. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 130, 487-495.
- Petracek PD, Bukovac MJ. 1995. Rheological properties of enzymatically isolated tomato fruit cuticle. Plant Physiol. 109, 675-679.
- Poldervaart, G. 2003. Eerste ervaringen nieuw middel tegen barsten positief. Fruitteelt 93(27), 15.
- Popp C, Burghardt M, Friedmann A, Riederer M. 2005. Characterization of hydrophilic and lipophilic pathways of *Hedera helix* L. cuticular membranes: Permeation of water and uncharged organic compounds. J. Exp. Bot. 56, 2797-2806.
- Rauh W. 1950. Morphologie der Nutzpflanzen. Heidelberg: Quelle & Meyer.
- Reed M, Genter B, Flore JA. 1999. Reduction of fruit cracking by automatic application of calcium chloride. HortScience 34, 489.

- Reynhardt EC, Riederer M. 1994. Structures and molecular dynamics of plant waxes. II. Cuticular waxes from leaves of *Fagus sylvatica* L. and *Hordeum vulgare* L.. Eur. Biophys. J. 23, 59-70.
- Riederer M, Schönherr J. 1990. Effects of surfactants on water permeability of isolated plant cuticles and on the composition of their cuticular waxes. Pestic. Sci. 29, 85-94.
- Riederer M, Schneider G. 1990. The effect of the environment on the permeability and composition of *Citrus* leaf cuticles. II. Composition of soluble cuticular lipids and correlation with transport properties. Planta 180, 154-165.
- Riederer M, Schreiber L. 2001. Protecting against water loss: Analysis of the barrier properties of plant cuticles. J. Exp. Bot. 52, 2023-2032.
- Sawada E. 1934. A physical consideration of the mechanism of fruit cracking in sweet cherries. Trans. Sapporo Natl. Hist. Soc. 13, 365-376.
- Schlegel TK, Schönherr J. 2002. Stage of development affects penetration of calcium chloride into apple fruits. J. Plant Nutr. Soil Sci. 165, 738-745.
- Schlegel TK, Schönherr J, Schreiber L. 2005. Size selectivity of aqueous pores in stomatous cuticles of *Vicia faba* leaves. Planta 221, 648-655.
- Schönherr J, Bukovac MJ. 1970. Preferential polar pathways in the cuticle and their relationship to ectodesmata. Planta 92, 189-201.
- Schönherr J, Bukovac MJ. 1972. Penetration of stomata by liquids: Dependence on surface tension, wettability, and stomatal morphology. Plant Physiol. 49, 813-819.
- Schönherr J, Bukovac MJ. 1973. Ion exchange properties of isolated tomato fruit cuticular membrane: Exchange capacity, nature of fixed charges and cation selectivity. Planta 109, 73-93.
- Schönherr J. 1976a. Water permeability of isolated cuticular membranes: The effect of pH and cations on diffusion, hydrodynamic permeability and size of polar pores in the cutin matrix. Planta 128, 113-126.
- Schönherr J. 1976b. Water permeability of isolated cuticular membranes: The effect of cuticular waxes on diffusion of water. Planta 131, 159-164.
- Schönherr J, Huber R. 1977. Plant cuticles are polyelectrolytes with isoelectric points around three. Plant Physiol. 59, 145-150.
- Schönherr J, Schmidt HW. 1979. Water permeability of plant cuticles: Dependence of permeability coefficients of cuticular transpiration on vapor pressure saturation deficit. Planta 144, 391-400.

- Schönherr J. 1982. Resistance of plant surfaces to water loss: Transport properties of cutin, suberin and associated lipids. In: Encyclopedia of plant physiology, NS, Vol. 12B. Hg. Lange OL, Nobel PS, Osmond CB. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag, 153-179.
- Schönherr J, Riederer M. 1989. Foliar penetration and accumulation of organic chemicals in plant cuticles. In: Reviews of environmental contamination and toxicology, Volume 108. Hg. Ware GW. New York: Springer-Verlag, 1-70.
- Schönherr J, Baur P. 1996. Cuticle permeability studies: A model for estimating leaching of plant metabolites to leaf surfaces. In: Aerial plant surface microbiology. Hg. Morris CE, Nicot PC, Nguyen-The C. New York and London: Plenum Press, 1-23.
- Schönherr, J. 2000. Calcium chloride penetrates plant cuticles via aqueous pores. Planta 212, 112-118.
- Schönherr J. 2001. Cuticular penetration of calcium salts: effects of humidity, anions, and adjuvants. J. Plant Nutr. Soil Sci. 164, 225-231.
- Schönherr J, Schreiber L. 2004. Size selectivity of aqueous pores in astomatous cuticular membranes isolated from *Populus canescens* (Aiton) Sm. leaves. Planta 219, 405-411.
- Schönherr J, Fernandez V, Schreiber L. 2005. Rates of cuticular penetration of chelated Fe^{III}:
 Role of humidity, concentration, adjuvants, temperature, and type of chelate. J. Agric.
 Food Chem. 53, 4484-4492.
- Schreiber L, Skrabs M, Hartmann KD, Diamantopoulos P, Simanova E, Santrucek J. 2001. Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf discs. Planta 214, 274-282.
- Schreiber L. 2005. Polar paths of diffusion across plant cuticles: New evidence for an old hypothesis. Ann. Bot. 95, 1069-1073.
- Schreiber L, Elshatshat S, Koch K, Lin J, Santrucek J. 2006. AgCl precipitates in isolated cuticular membranes reduce rates of cuticular transpiration. Planta 223, 283-290.
- Sekse L. 1995a. Fruit cracking in sweet cherries (*Prunus avium* L.). Some physiological aspects A mini review. Sci. Hort. 63, 135-141.
- Sekse L. 1995b. Cuticular fracturing in fruits of sweet cherry (*Prunus avium* L.) resulting from changing soil water contents. J. Hort. Sci. 70, 631-635.
- Shafer WE, Morse P, Bukovac MJ. 1988. Effect of pH and temperature on sorption of auxin by isolated tomato fruit cuticles. HortScience 23, 204-206.
- Sitte P, Weiler EW, Kadereit JW, Bresinsky A, Körner C. 2002. Strasburger: Lehrbuch der Botanik. 35. Auflage. Heidelberg Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

- Stösser R. 2002. Von der Blüte zur Frucht. In: Lucas` Anleitung zum Obstbau. Hg. Link H. Stuttgart (Hohenheim): Verlag Eugen Ulmer, 29-38.
- Streif J, Harb J. 2004. Kühlen und Lagern von Süßkirschen. Monatsschrift 4/04, 220-222.
- Tukey HB. 1934. Growth of the embryo, seed, and pericarp of the sour cherry (*Prunus cerasus*) in relation to season of fruit ripening. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 31, 125-144.
- Tukey HB, Young JO. 1939. Histological study of the developing fruit of the sour cherry. Bot. Gaz. 100, 723-749.
- Tyerman SD, Bohnert HJ, Maurel C, Steudle E, Smith JAC. 1999. Plant aquaporins: Their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations. J. Exp. Bot. 50, 1055-1071.
- Verner L, Blodgett EC. 1931. Physiological studies of the cracking of sweet cherries. Bull. Agric. Exp. Stn. Univ. Idaho 184, 1-15.
- Verner L. 1937. Reduction of cracking in sweet cherries following the use of calcium sprays. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 36, 271-274.
- von Wetzhausen C. 1819. Systematische Classification und Beschreibung der Kirschensorten. Hg. Heim FT. Stuttgard: Cottaische Buchhandlung, 65.
- Wade NL. 1988. Effect of metabolic inhibitors on cracking of sweet cherry fruit. Sci. Hort. 34, 239-248.
- Webster AD, Looney NE. 1996. World distribution of sweet and sour cherry production: National statistics. In: Cherries: Crop physiology, production and uses. Hg. Webster AD, Looney NE. Wallingford: CAB International, 25-69.
- Weichert H, von Jagemann C, Peschel S, Knoche M, Neumann D, Erfurth W. 2004. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: VIII. Effect of selected cations on water uptake and fruit cracking. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 129, 781-788.
- Wiedemann P, Neinhuis C. 1998. Biomechanics of isolated plant cuticles. Bot. Acta 111, 28-34.
- Yamada T, Wittwer SH, Bukovac MJ. 1964. Penetration of ions through isolated cuticles. Plant Physiol. 39, 28-32.
- Yamada T, Rasmussen HP, Bukovac MJ, Wittwer SH. 1966. Binding sites for inorganic ions and urea on isolated cuticular membrane surfaces. Am. J. Bot. 53, 170-172.

9 Anhang



F^{II}/F^I und F^{III}/F^I) signifikant.

Abbildung 28. Beziehung zwischen relativer Wasseraufnahmerate durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam) und dem pH-Wert der Donorlösung (A: Wasser; B: 10 mM CaCl₂). Die relative Wasseraufnahmerate entspricht dem Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} oder F^{III}/F^{I}) nachdem Wasser mit unverändertem pH-Wert als Donor (F^{I} , 0 bis 0.75 h) durch Wasser oder CaCl₂ mit verändertem pH-Wert (Zusatz von HCl oder NaOH, ungepuffert) ersetzt wurde (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h; F^{III} , 1.5 bis 2.25 h). Die Regression war weder bei Wasser (P = 0.73 und 0.99 für F^{II}/F^{I} und F^{III}/F^{I}) noch bei CaCl₂ (P = 0.38 und 0.18 für



Abbildung 29. Einfluss von Osmotika mit unterschiedlichem Molekulargewicht (MW) auf das Platzen von Süßkirschenfrüchten (cv. Sam). Die Inkubationslösungen isotonisch waren zum Wasserpotential der Süßkirschenfrüchte $(\Psi_{\Pi} = \Psi_{\text{Frucht}}),$ das, im wie Kapitel 3.3.1.1 beschrieben, durch Inkubation in PEG 6000 bestimmt wurde. Dargestellt sind (A) der prozentuale Anteil geplatzter Früchte im Zeitverlauf sowie (B) der Platzindex (siehe Kapitel 3.4) in Abhängigkeit von dem Molekulargewicht der Osmotika. Entionisiertes Wasser fungierte als Kontrolle.

Tabelle 19. Interaktion von KCl mit FeCl₃ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} , F^{III}/F^{I}) aus den Intervallen I (F^{I} , 0 bis 0.75 h), II (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h) und III (F^{III} , 1.5 bis 2.25 h) beschrieben. Die Konzentration der Salzlösungen war 10 mM. Wurden beide Salze simultan eingesetzt, betrug die Konzentration jedes einzelnen Salzes 5 mM.

Donorsequenz in Intervall I/II/III	n	$F^{II}/F^{I} \pm SE$ (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O/H ₂ O/H ₂ O	8	$0.93 \pm 0.08 a^1$	0.87 ± 0.06 a
H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	10	$0.54\pm0.03\ b$	$0.48 \pm 0.03 \text{ b}$
H ₂ O/FeCl ₃ /KCl	10	$0.52\pm0.03~b$	$0.47\pm0.02~b$
H ₂ O/KCl/KCl	10	0.80 ± 0.05 a	0.88 ± 0.04 a
H ₂ O/KCl/FeCl ₃	10	0.82 ± 0.05 a	$0.48\pm0.03~b$
H ₂ O/FeCl ₃ + KCl/ FeCl ₃ + KCl	7	$0.50 \pm 0.04 \text{ b}$	$0.34 \pm 0.06 \text{ b}$

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). Werte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen durchschnittlich 2.1 ± 0.2 , 1.9 ± 0.2 und 1.8 ± 0.2 mg h⁻¹.

Tabelle 20. Interaktion von $CaCl_2$ mit $FeCl_3$ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^I, F^{III}/F^I) aus den Intervallen I (F^I, 0 bis 0.75 h), II (F^{II}, 0.75 bis 1.5 h) und III (F^{III}, 1.5 bis 2.25 h) beschrieben. Die Konzentration der Salzlösungen war 10 mM. Wurden beide Salze simultan eingesetzt, betrug die Konzentration jedes einzelnen Salzes 5 mM.

Donorsequenz in Intervall I/II/III	n	$F^{II}/F^{I} \pm SE$ (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O/H ₂ O/H ₂ O	9	$0.89 \pm 0.04 a^1$	0.94 ± 0.05 a
H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	9	$0.51\pm0.04~b$	$0.48\pm0.05~b$
H ₂ O/FeCl ₃ /CaCl ₂	9	$0.53\pm0.04~b$	$0.52\pm0.04~b$
$H_2O/CaCl_2/CaCl_2$	9	$0.78 \pm 0.04 \ a$	0.82 ± 0.02 a
H ₂ O/CaCl ₂ /FeCl ₃	8	$0.78 \pm 0.08 \ a$	$0.37\pm0.05~b$
$\begin{array}{l} H_2O/FeCl_3+CaCl_2/\\ FeCl_3+CaCl_2 \end{array}$	7	$0.49 \pm 0.05 \text{ b}$	$0.34 \pm 0.05 \text{ b}$

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). Werte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen durchschnittlich 2.3 ± 0.4 , 2.1 ± 0.4 und 2.2 ± 0.4 mg h⁻¹.

Tabelle 21. Interaktion von $CuCl_2$ mit $FeCl_3$ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} , F^{III}/F^{I}) aus den Intervallen I (F^{I} , 0 bis 0.75 h), II (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h) und III (F^{III} , 1.5 bis 2.25 h) beschrieben. Die Konzentration der Salzlösungen war 10 mM. Wurden beide Salze simultan eingesetzt, betrug die Konzentration jedes einzelnen Salzes 5 mM.

Donorsequenz in Intervall I/II/III	n	$F^{II}/F^{I} \pm SE$ (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O/H ₂ O/H ₂ O	10	$1.13 \pm 0.05 a^1$	1.33 ± 0.05 a
H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	10	0.46 ± 0.05 bc	0.37 ± 0.04 bc
H ₂ O/FeCl ₃ /CuCl ₂	10	$0.38 \pm 0.05 \text{ c}$	$0.30 \pm 0.04 \ c$
H ₂ O/CuCl ₂ /CuCl ₂	10	0.52 ± 0.03 bc	$0.49\pm0.05~b$
H ₂ O/CuCl ₂ /FeCl ₃	10	$0.58\pm0.06\ b$	0.41 ± 0.03 bc
$\begin{array}{l} H_2O/FeCl_3+CuCl_2/\\ FeCl_3+CuCl_2 \end{array}$	10	0.34 ± 0.03 c	0.33 ± 0.02 bc

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). Werte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen durchschnittlich 3.5 ± 0.3 , 4.0 ± 0.3 und 4.6 ± 0.4 mg h⁻¹.

Tabelle 22. Interaktion von AlCl₃ mit FeCl₃ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} , F^{III}/F^{I}) aus den Intervallen I (F^{I} , 0 bis 0.75 h), II (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h) und III (F^{III} , 1.5 bis 2.25 h) beschrieben. Die Konzentration der Salzlösungen war 10 mM. Wurden beide Salze simultan eingesetzt, betrug die Konzentration jedes einzelnen Salzes 5 mM.

Donorsequenz in Intervall I/II/III	n	F ^{II} /F ^I ± SE (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O/H ₂ O/H ₂ O	9	$0.83 \pm 0.02 a^1$	0.84 ± 0.04 a
H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	9	0.44 ± 0.02 b	$0.35\pm0.03\ b$
H ₂ O/FeCl ₃ /AlCl ₃	10	$0.34\pm0.03~b$	$0.24\pm0.04\ b$
H ₂ O/AlCl ₃ /AlCl ₃	10	$0.39\pm0.03\ b$	$0.31\pm0.03\ b$
H ₂ O/AlCl ₃ /FeCl ₃	10	$0.35\pm0.03\ b$	$0.30\pm0.03\ b$
H ₂ O/FeCl ₃ + AlCl ₃ / FeCl ₃ + AlCl ₃	10	$0.40\pm0.02~b$	0.32 ± 0.03 b

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). Werte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen durchschnittlich 2.9 ± 0.4 , 2.5 ± 0.4 und 2.5 ± 0.4 mg h⁻¹.

Tabelle 23. Interaktion von EuCl₃ mit FeCl₃ auf die Wasseraufnahmerate (F) durch das Exokarp reifer Süßkirschenfrüchte (cv. Sam). Der Salzeinfluss wurde durch das Verhältnis der Aufnahmeraten (F^{II}/F^{I} , F^{III}/F^{I}) aus den Intervallen I (F^{I} , 0 bis 0.75 h), II (F^{II} , 0.75 bis 1.5 h) und III (F^{III} , 1.5 bis 2.25 h) beschrieben. Die Konzentration der Salzlösungen war 10 mM. Wurden beide Salze simultan eingesetzt, betrug die Konzentration jedes einzelnen Salzes 5 mM.

Donorsequenz in Intervall I/II/III	n	F ^{II} /F ^I ± SE (Verhältnis)	F ^{III} /F ^I ± SE (Verhältnis)
H ₂ O/H ₂ O/H ₂ O	9	$0.91 \pm 0.06 a^1$	0.88 ± 0.05 a
H ₂ O/FeCl ₃ /FeCl ₃	10	$0.47\pm0.04\ b$	$0.40 \pm 0.03 \text{ b}$
H ₂ O/FeCl ₃ /EuCl ₃	9	$0.48\pm0.05\ b$	$0.37\pm0.03\ b$
H ₂ O/EuCl ₃ /EuCl ₃	10	$0.53\pm0.03\ b$	$0.49\pm0.04\ b$
H ₂ O/EuCl ₃ /FeCl ₃	9	$0.63\pm0.03~b$	$0.50\pm0.04\ b$
$H_2O/FeCl_3 + EuCl_3/FeCl_3 + EuCl_3$	9	0.50 ± 0.03 b	$0.38 \pm 0.02 \text{ b}$

¹ Innerhalb der Spalten mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Werte unterscheiden sich signifikant (TUKEYS Studentized Range Test, P = 0.05). Werte der Wasserkontrolle für F^I, F^{II} und F^{III} betragen durchschnittlich 2.4 ± 0.3 , 2.2 ± 0.4 und 2.2 ± 0.4 mg h⁻¹.



Abbildung 30. Vergleich der Wirkung von Fe(III)-Glucoheptonat bei direkter Inkubation der Früchte (A, C, E) und nach Spritzapplikation im Freiland (B, D, F) auf die Platzhäufigkeit von reifen Süßkirschenfrüchten verschiedener Sorten (A, B: cv. Hedelfinger; C, D: cv. Summit; E, F: cv. Van). Der Anteil geplatzter Früchte wurde entweder durch direkte Inkubation der Früchte in Fe(III)-Glucoheptonat oder 12 h nach erfolgter Spritzapplikation von Fe(III)-Glucoheptonat in der Obstanlage durch Inkubation in Wasser bestimmt. Fe(III)-Glucoheptonat wurde bei Konzentrationen von 1, 10 und 100 mM eingesetzt.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. M. Knoche danke ich für die Überlassung des Themas, die Einwerbung der Forschungsmittel, die Betreuung dieser Arbeit und insbesondere für die zahlreichen Diskussionen, die zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben.

Frau Dr. S. Peschel danke ich für die kontinuierliche Begleitung der Laborarbeiten und für die jederzeit gewährte Unterstützung.

Mein besonderer Dank gilt auch den Mitarbeitern der Professur für Obst- und Gemüsebau Frau E. Richter, Frau R. Richter und Herrn Dr. Hinz für die Hilfe und Unterstützung bei den experimentellen Arbeiten, ohne die eine so zügige Durchführung der Versuche unmöglich gewesen wäre.

Ich danke Herrn Dipl. Phys. Dipl. Ing. agr. M. Harz für sein Interesse an dieser Arbeit und der so oft gewährten wertvollen Hilfe.

Erklärungen

Hiermit erkläre ich, dass mit dieser wissenschaftlichen Arbeit noch keine vergeblichen Promotionsversuche unternommen wurden und dass ich diese Arbeit selbständig unter auschließlicher Verwendung der angegebenen Literatur und Hilfsmittel angefertigt habe. Verwendete Quellen und Hilfsmittel sind an den entsprechenden Stellen kenntlich gemacht. Desweiteren erkläre ich, dass keine Strafverfahren gegen mich anhängig sind.

Halle/Saale, den 27.07.2006

Holger hliched

Veröffentlichungen in rezensierten Zeitschriften

- Beyer M, Peschel S, Weichert H, Knoche M. 2002. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface. 7. Fe³⁺ and Al³⁺ reduce conductance for water uptake. J. Agric. Food Chem. 50, 7600-7608.
- Weichert H, von Jagemann C, Peschel S, Knoche M, Neumann D, Erfurth W. 2004. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: VIII. Effect of selected cations on water uptake and fruit cracking. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 129, 781-788.
- Weichert H, Knoche M. 2006. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface. 10. Evidence for polar pathways across the exocarp. J. Agric. Food Chem. 54, 3951-3958.
- Weichert H, Knoche M. 2006. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface. 11. FeCl₃ decreases water permeability of polar pathways. J. Agric. Food Chem. 54, 6294-6302.

Sonstige Veröffentlichungen (Poster, Vorträge)

- Weichert H, Peschel S, Neumann D, Knoche M. 2004. Wirkungsmechanismus von FeCl₃ bei der Beeinflussung der Wasseraufnahme in Süßkirschen. Vortrag auf der 12. Tagung Arbeitskreis Blattdüngung: Grundlagen, Beratung und Praxis. Göttingen, 14.10.2004.
- Beyer M, Weichert H, von Jagemann C, Peschel S, Knoche M. 2005. Einfluss von Fe-Salzen auf Wasseraufnahme und Platzfestigkeit von Süßkirschen. In: BHGL-Tagungsband 24/2005, 89.
- Weichert H, Knoche M. 2005. Wie verringert FeCl₃ den Wassertransport in Süßkirschen? In: BHGL-Tagungsband 24/2005, 90.
- Weichert H, Knoche M. 2006. Fe³⁺-Penetration durch das Süßkirschexokarp. In: BHGL-Tagungsband 24/2006, 154.

Lebenslauf

Familienname:	Weichert
Vorname:	Holger
Geburtsdatum:	30.09.1978
Geburtsort:	Aschersleben
Staatsangehörigkeit:	deutsch
Familienstand:	ledig
Eltern:	Christiane Weichert geb. Schipke Lehrerin (Gymnasium)

Hartmut Weichert Kfz-Einzelhandelskaufmann

Ausbildung und berufliche Tätigkeit:

1985 – 1991	Besuch der 1. Polytechnischen Oberschule in Aschersleben
1991 – 1997	Besuch des Gymnasiums Stephaneum in Aschersleben, Abitur
1997 – 2002	Studium der Agrarwissenschaften an der Martin-Luther- Universität Halle-Wittenberg, Diplom, Diplomarbeit am Institut für Obst- und Gemüsebau, Thema: "Einfluss der Dehnung von Kutikulas auf die Leitfähigkeit der Transpiration"
2002 - 2004	Promotionsstudent im Fachbereich Agrarwissenschaften am Institut für Obst- und Gemüsebau der Martin-Luther- Universität Halle-Wittenberg, Thema: "Untersuchungen zur Verringerung der Platzanfälligkeit von Früchten der Süßkirsche"
2004 - 2006	Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Obst- und Gemüsebau der Martin-Luther-Universität Halle- Wittenberg