

## ***Der Zustand des Wassers und seine Messgrößen***

Wir sind jetzt dem Wasser auf seinem Weg vom Boden durch die Leitwege im Pflanzenkörper bis zu seinem Übergang in die Dampfform und zur Diffusion durch die Stomata und den Grenzschichtwiderstand in die freie Atmosphäre gefolgt. Die Engländer und Amerikaner haben dafür ein treffendes Wort: Sie sprechen vom "soil-plant-atmosphere continuum" oder kurz vom SPAC. Das Wasser ist auf diesem Weg zahlreichen Einflüssen ausgesetzt: Es dringt durch kapillare Hohlräume, es lösen sich darin Stoffe, die dann wieder durch semipermeable Membranen abfiltriert werden, Reibungskräfte bremsen seinen Lauf, es kommt zu Überdruck und Unterdruck im Wasser. Was wir nun brauchen, ist Antwort auf die Frage: Wie werden die Eigenschaften des Wassers durch alle diese Vorgänge beeinflusst? Und um diese Frage beantworten zu können, müssen wir zunächst einmal ein möglichst allgemein gültiges Maß für den Zustand des Wassers definieren.

Jener Teil der Physik, der die Zustände der Materie und deren Veränderungen beschreibt, ist die Thermodynamik. Zu Anfang der Sechzigerjahre wurde nun erstmals in die Lehre vom Wasserhaushalt der Pflanzen eine exakte thermodynamische Betrachtung der Zustände und Zustandsänderungen des Wassers eingeführt. Das war eine Revolution, die mit einem Schlag eine ganze Anzahl von lieben, aber falschen Denkgewohnheiten beseitigt hat. Die Anführer der Revolution habe ich ja schon genannt: TAYLOR und SLATYER, das amerikanisch-australische Gespann. Sie führten eine Reihe von neuen Begriffen ein, die sie aus exakt definierten Größen der Thermodynamik ableiten konnten.

Als erstes begegnet uns hier der Begriff des chemischen Potentials. Es läßt sich thermodynamisch ableiten; das ist in diversen Lehrbüchern nachzulesen, die ich den Interessierten gerne einmal borgen kann. Der Name "chemisches Potential" erklärt sich auf folgende Weise: Damit in einem abgeschlossenen System spontane (= irreversible) Vorgänge ablaufen können, müssen gewisse "Potentialunterschiede" vorhanden sein, die sich bei dem betreffenden Vorgang ausgleichen. So kann Wärme nur dann von einem Körper auf den anderen übergehen, wenn beide eine verschiedene Temperatur aufweisen; elektrischer Strom kann nur dann fließen, wenn in dem Leitersystem Spannungsdifferenzen existieren; eine Flüssigkeit kann nur strömen, wenn Druckunterschiede auftreten. Allgemein ausgedrückt müssen Unterschiede in einem "Intensitätspa-

parameter" einer Energieform auftreten (Beispiele: Druck, Temperatur, Feldstärke, elektrische Spannung), und diese Unterschiede müssen sich ausgleichen können.

Dieses Prinzip kann man sinngemäß auch auf materielle Stoffe ausdehnen und diesen in jeder Phase ein "chemisches Potential" zuschreiben, das sie veranlasst, so lange in benachbarte Phasen überzugehen, bis das chemische Potential überall gleich ist. Wenn dies erreicht ist, hält sich der Stoffaustausch in beiden Richtungen das Gleichgewicht. So geht beispielsweise eine Flüssigkeit, etwa das Wasser, so lange in Dampf über, bis die chemischen Potentiale in der flüssigen und der Gasphase gleich geworden sind, bis also der der gegebenen Temperatur entsprechende Dampfdruck erreicht ist, bei reinem Wasser also der Sättigungsdampfdruck. Zu beachten ist, dass in diesem Gleichgewicht die Zahl der Moleküle des Wassers pro Raumeinheit, also ihre Konzentration, in den beiden Phasen natürlich durchaus verschieden sein wird: In der Gasphase genügen relativ wenige Moleküle pro  $m^3$ , um das gleiche Potential wie die vielen Moleküle zu erreichen, die im gleichen Volumen der Flüssigkeit vorhanden sind. Das gleiche Prinzip gilt auch für Mischphasen: Ein Stoff verteilt sich so auf zwei unterschiedliche Lösungsmittel, etwa Wasser und Benzin oder Wasser und Äther, dass sein chemisches Potential in beiden Schichten gleich ist.

Die Analogie zwischen dem chemischen Potential und den anderen Intensitätsparametern ist auch insofern vorhanden, als Hemmungserscheinungen den Potentialausgleich verzögern oder ganz verhindern können. Eine Isolierschicht verhindert den Temperatureausgleich oder den Ausgleich des elektrischen Potentials, eine undurchlässige Trennschicht den Stoffaustausch.

Wir werden das chemische Potential hier nicht exakt ableiten; wer sich dafür interessiert, sei auf die Lehrbücher verwiesen. Das chemische Potential des Wassers,  $\mu_w$ , ergibt sich bei diesen Überlegungen als die partielle molare freie Enthalpie (oder, wie im angelsächsischen Schrifttum zu lesen ist: die partielle molare freie Energie nach GIBBS) des Wassers in der betreffenden Mischung:

$$\left( \frac{dG}{dn_w} \right)_{p, T, n_1, n_2, \dots} = \mu_w$$

Es handelt sich also um eine auf die Moleinheit des Wassers bezogene Energiegröße, die in einer Mischphase gegebener Zusammensetzung (Molgrößen  $n_1, n_2$ ) und

bei gegebenem Druck  $p$  und gegebener Temperatur  $T$  einen bestimmten Wert hat. Nun ist aber diese Energie nicht in absoluten Größen messbar: wohl lassen sich Unterschiede gegenüber anderer Mischungen leicht feststellen und auch quantitativ als Energiedifferenzen angeben, doch fehlt noch eine Bezugsgröße. In der Thermodynamik herrscht nun eine allgemein gültige Konvention, Reaktionseffekte auf bestimmte Standardzustände zu beziehen. Der Grundzustand für alle Flüssigkeiten ist die reine flüssige Phase bei  $20\text{ °C}$  und  $1\text{ bar}$  Druck (Standardgrößen, STP). Natürlich ist die partielle molare freie Enthalpie auch für diesen Grundzustand bei Vorliegen der Standardgrößen von Druck und Temperatur nicht absolut zu bestimmen. Man macht sich daher die Sache leicht und setzt:

$$\mu_w^\circ = 0$$

Es ergibt sich nun die interessante Tatsache, dass die meisten Manipulationen, die man mit reinem Wasser vornehmen kann, seine partielle molare freie Enthalpie verringern, mit anderen Worten, seinen Gehalt an "freier Energie" vermindern. Das chemische Potential  $\mu_w$  wird gegenüber dem des freien Wassers verringert, wenn es unter hydrostatische Spannung (negativen Druck) kommt, wenn es an makromolekularen Substanzen oder an Festkörpern absorbiert wird, oder wenn seine Temperatur absinkt. Überdruck und höhere Temperatur erhöhen dagegen das chemische Potential. Der Unterschied zwischen dem chemischen Potential reinen Wassers und demjenigen von Wasser in einer Mischphase und unter veränderten Druck- und Temperaturbedingungen ist ein Maß für die veränderte Arbeitsfähigkeit in diesem neuen Zustand. Das chemische Potential ist in den uns interessierenden Fällen gewöhnlich negativ, da ja die Lösungen in biologischen Systemen oder im Boden weniger "konzentriertes" Wasser enthalten, die Arbeitsfähigkeit des Wassers in der Lösung also geringer sein wird als die des reinen destillierten  $\text{H}_2\text{O}$ .

Nun ist die Differenz zwischen dem chemischen Potential des Wassers in der betrachteten Lösung und im Standardzustand aber das Maß für die relative Arbeitsfähigkeit pro Mol Wasser in der betrachteten Lösung, und das ist eine sehr unhandliche Größe, wenn man nicht gerade an chemische Reaktionen denkt. So hat es sich eingebürgert, diese Differenz der partiellen molaren freien Enthalpien noch durch das

Volumen zu dividieren, das ein Mol Wasser einnimmt (das sogenannte Molvolumen des Wassers), und diese abgeleitete Größe mit dem Begriff **Wasserpotential** zu bezeichnen:

$$(-) \Psi_t = (\mu_w - \mu_w^0) / V_w$$

Wir müssen uns wieder einmal nach den Dimensionen dieser Größe fragen. Das Wasserpotential ist eine (partielle molare freie) Energie pro Volumseinheit und muss als solche in den Größen Energie und Volumen gemessen werden. Die Einheit der Energie ist das Joule (J), die Einheit des Volumens das Kubikmeter ( $m^3$ ). Die korrekte Dimension ist also  $J \cdot m^{-3}$ . Nun ist aber Energie auch definiert als *Arbeit*, und daher gleich "Kraft \* Weg". Die Einheit der Kraft ist das Newton (N).  $1 \text{ Joule} = 1 \text{ N} \cdot \text{m}$ . Kürzt man jetzt durch die Längeneinheit, so erhält man plötzlich

$$\Psi_t = \text{N} \cdot \text{m}^{-2}$$

Energie pro Volumen reduziert sich also auf Kraft pro Fläche, und dies ist die Dimension des Druckes.

Man hat sich weitgehend darauf geeinigt, dass man als Arbeitseinheiten für das Wasserpotential nicht die (an sich unmittelbar zuständigen) Einheiten für Energie und Volumen, sondern die (abgeleiteten) Druckeinheiten verwendet. Das hat Vor- und Nachteile: Der Vorteil liegt darin, dass Druckgrößen eine gewisse Anschaulichkeit besitzen. Auch treten Energieänderungen oft als Druckänderungen in Erscheinung, wie etwa als Turgor lebender Zellen oder als Xylemspannung. Der Nachteil ist darin zu sehen, dass man unwillkürlich an Drücke denkt, auch dort, wo gar keine Druckunterschiede herrschen; so ist etwa das osmotische Potential einer Lösung in einem Glas zwar als Druck anzugeben, also sagen wir einmal mit - 20 bar, aber natürlich herrscht in diesem System, das ja mit der Atmosphäre Verbindung hat, kein Unterdruck.

Welche Druckgrößen verwenden wir?  $1 \text{ N} \cdot \text{m}^{-2}$  hat als Druckeinheit einen eigenen Namen erhalten, nämlich "Pascal", abgekürzt Pa. Nun ist 1 Pa eine geradezu winzige Druckeinheit: 1000 Pa sind erst 10 mbar! Man kommt also nicht einmal mit Kilopascal als Druckeinheit aus, sondern muss mit "Megapascal", also  $10^6$  Pascal, rechnen, wenn

man den großen Zahlen entkommen will. Immerhin kann man gelegentlich auch die Energiegrößen statt der abgeleiteten Druckgrößen in einer Arbeit über den Wasserhaushalt der Pflanzen zu Gesicht bekommen. Wenn das der Fall ist, dann erschrecken Sie nicht:  $1 \text{ J m}^{-3}$  ist (wie oben gezeigt) dasselbe wie ein  $\text{N m}^{-2}$ . Und daher entspricht, wenn wirklich *Energiegrößen* verwendet werden,  $1 \text{ MPa} = 1 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-3}$ .

1 MPa entspricht 10 bar, also einer anderen, Ihnen sicher geläufigen Einheit. Das bar ist sehr viel handlicher als das MPa, wird aber heute für Angaben und Beschriftungen in wissenschaftlichen Zeitschriften kaum mehr toleriert. In der Literatur bis etwa 1975 findet man sogar überwiegend noch Angaben in "Atmosphären" (atm) oder " $\text{kp/cm}^2$ ". Diese Größe entspricht 0,981 bar, sie läßt sich also ungefähr mit 1 bar oder 0.1 MPa gleichsetzen. Ihre Verwendung ist heute freilich gesetzlich verboten, da sie nicht dem Système International des Poids et Mesures (SI) entspricht.

Soviel zu den Dimensionen und Einheiten des Wasserpotentials. Wir haben es also mit einem Maß für die Energie zu tun, die in der wäßrigen Lösung pro Volumseinheit enthalten ist. Wie steht es da mit dem Wasser im "soil-plant-atmosphere-continuum", im Kontinuum aus Boden, Pflanze und Atmosphäre? Wir werden uns mit verschiedenen Aspekten des Wasserpotentials im Kontinuum einige Zeit lang aufzuhalten haben, und es ist vielleicht gut, zunächst einmal zu fragen, welche Informationen wir uns eigentlich verschaffen wollen und können.

Eine ausführliche Beschreibung des Wasserzustandes im Kontinuum, wie man sie bei Diskussionen über physiologische Erscheinungen benötigt, sollte folgende Punkte enthalten:

- 1) Information über den numerischen Wert des Gesamtwasserpotentials an verschiedenen wichtigen Messpunkten.
- 2) Informationen über die Anforderungen, die das Kontinuum aus Boden, Pflanze und Atmosphäre an den Wasserzustand stellt und aus denen sich diese Potentiale ergeben.
- 3) Informationen über die Kräfte, die das Gesamtwasserpotential an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Kompartimenten im Pflanzenkörper auf die korrekten Werte einstellen.

Wir können zwei Gleichungen aufstellen, um diese Beschreibung des Wasserhaushaltes zu formalisieren. Die erste Gleichung behandelt das Gesamtwasserpotential als eine Funktion der Ansprüche, die das Kontinuum stellt, und die selbst wieder von

Umweltfaktoren erzeugt und gesteuert werden:

$$(-) \Psi_t = (-) \Psi_B + (-) \Psi_G + (-) \Psi_R \quad (I)$$

In Worten: Das Gesamtwasserpotential an einer bestimmten Stelle im Pflanzenkörper ist die Summe aus dem statischen Bodenwasserpotential, dem Gravitationspotential und dem Reibungspotential.

Die zweite Gleichung beschreibt das Gesamtwasserpotential als Ergebnis unabhängiger Wirkungen, die die partielle molare freie Enthalpie des Wassers, also auch das Wasserpotential, in den Körperflüssigkeiten gegenüber dem Standardzustand herabsetzen:

$$\tilde{..} (-) \Psi_t = (-) \Psi_o + (-) \Psi_p \quad (II)$$

Dabei bezeichnet das Subskript o osmotische Einflüsse und das Subskript p Druckwirkungen. Allgemein kann man sagen, dass die Gleichung I die "Ansprüche" wiedergibt, die Gleichung II hingegen die "Antwort", mit der diese Ansprüche befriedigt werden. Die Engländer sprechen in einem solchen Fall von einem "demand-response system".

Wir werden uns zunächst über die Bedeutung der einzelnen Terme in diesen beiden Gleichungen informieren und dabei auch gleich die momentan üblichen Methoden zu ihrer Bestimmung besprechen, und zwar in der Reihenfolge, in der die sechs verschiedenen Größe der beiden Gleichungen hintereinander auftauchen.

### ***Die Messung des Gesamtwasserpotentials $\Psi_t$***

Das erste Glied ist in beiden Gleichungen identisch: Die linke Seite wird jeweils vom Gesamtwasserpotential  $\Psi_t$  gebildet. Diese Größe ist einfach das am Messpunkt im Augenblick der Untersuchung herrschende Wasserpotential, das dann auf der rechten Seite in Teilgrößen aufgespalten wird. Es handelt sich somit um die zentrale Größe des ganzen Gleichungsystems; gerade diese Größe ist aber erst seit den frühen Sechzigern Jahren mit sauberen Methoden wirklich exakt zu erfassen. Was diese Tatsache für das

Verständnis und die Analyse des ganzen Beziehungsgefüges bedeutet, können Sie sich vielleicht ausmalen. Wir können jedenfalls nicht erwarten, in der älteren Literatur ein wirklich umfassendes Verständnis für den Wasserhaushalt der Pflanzen zu finden, es blieb da bei eher fragmentarischen Wahrheiten.

Welche Werte kann das Gesamtwasserpotential annehmen? Ich kann Ihnen eine Tabelle aus der Wiener Umgebung zeigen, die der geographischen Unbekümmertheit eines Amerikaners zu verdanken ist, den es nach Mitteleuropa verschlagen hat. Sie zeigt Minimalwerte von Pflanzen bei Messungen während des Tages und während der Nacht. Allgemein kann man sagen, dass natürlich besonders viele Messungen von Standorten vorliegen, an denen Trockenstress zu erwarten war. Zunächst war man bei den Messungen im Freiland von besonders negativen Werten für  $\Psi_t$  fasziniert, heute weiß man, dass man die Analyse im allgemeinen über die momentan vorhandenen Wasserpotentialwerte hinaus weiter treiben muss!

Welche Methoden stehen uns nun zur Verfügung, um das Gesamtwasserpotential zu messen? Es sind im Lauf der Zeit recht verschiedene, teilweise ziemlich abstruse Verfahren vorgeschlagen worden. Heute werden Sie in der Literatur im wesentlichen nur mehr auf zwei Verfahren treffen; beide gehen von sehr unterschiedlichen Messphilosophien aus, haben unterschiedliche messtechnische Probleme und Vorzüge für unterschiedliche Anwendungen. Ich werde daher diese beiden Methoden, die Thermoelementpsychrometrie und die Druckkammer- oder Druckbombenmethode, nacheinander besprechen. Das erste dieser Verfahren, die Thermoelementpsychrometrie, hatte lange Zeit den Ruf, die exakteren Werte zu liefern. Meiner Meinung nach hat diese Ansicht zwei Ursachen, die eher psychologischer Natur sind. Zunächst waren die Psychrometer die ersten wirklich modernen Geräte auf dem Markt, da sie einige Jahre vor der Druckkammer eingeführt wurden. Und zweitens kann das Psychrometer sehr einfach und genau geeicht werden, während man das mit der Druckkammer nicht kann. Wir werden später sehen, dass die beiden Methoden dennoch sehr gut übereinstimmende Werte liefern.

Was ist nun das Prinzip der Thermoelementpsychrometrie? Nun, hier misst man das Wasserpotential mit Hilfe der Luftfeuchte, die sich über einer Probe einstellt. Man bringt dazu die Probe in Kontakt mit einem sehr kleinen Raum, in dem sich ein Gerät zur Messung der Luftfeuchte befindet. Wir haben vor einiger Zeit die Wasserdampfdiffusion aus

dem Blatt besprochen und dabei gesehen, dass in den Interzellularen stets eine sehr hohe Luftfeuchtigkeit herrscht, die in voll aufgesättigten Pflanzen 100% beträgt, aber bei Austrocknung meist nicht tiefer absinkt als etwa auf 96,5%. Das würde dann etwa -5 MPa entsprechen. Bei Wüstenpflanzen kann das Potential (und damit die Gleichgewichtsluftfeuchte) natürlich noch etwas tiefer absinken. Der Luftfeuchtebereich, der sich über lebenden Zellen einstellen kann, ist aber jedenfalls sehr eng, und man muss ihn sehr fein auflösen, wenn man noch Unterschiede von Zehntel bar erfassen will. Man braucht also höchst empfindliche Messgeräte.

Wir haben schon einmal kurz das Aßmannpsychrometer und seine Wirkungsweise erwähnt: Die Luftfeuchte wird hier aus der Differenz zwischen den Temperaturen eines feuchten und eines trockenen Quecksilberthermometers bestimmt. Das feuchte Thermometer kühlt sich ab, wenn die Umgebungsluft vorbeigesaugt wird, und das umso stärker, je trockener diese Luft ist, weil dann mehr Wasser verdunstet. Dieses Prinzip liegt auch der Thermoelementpsychrometrie zugrunde, nur wird hier die Messanordnung miniaturisiert. Man verwendet nämlich zur Temperaturmessung Thermoelemente. Was ist ein Thermoelement? Wenn man in einem Leiterkreis eine Berührungsstelle zwischen verschiedenen Metallen auf eine andere Temperatur bringt als die übrigen Elemente des Stromkreises, so entsteht eine elektromotorische Kraft, also eine Spannung, die in dem geschlossenen Kreis einen Strom erzeugt. Das hat schon Th. J. SEEBECK (1821) gefunden, nach dem der Effekt benannt ist. Man nennt einen solchen nur durch Temperaturunterschiede hervorgerufenen Strom einen Thermostrom und das Metallpaar, das bei Erwärmung oder Abkühlung den Strom liefert, ein Thermoelement. Man hat nach Metallpaaren gesucht, die einen starken Seebeck-Effekt liefern, und verwendet heute meist die Paare Eisen-Konstantan oder (noch öfter) Kupfer-Konstantan. Konstantan ist eine Legierung, die etwa 55% Kupfer und 45% Nickel enthält.

Man kann in den Leiterkreis Messgeräte einschalten, und zwar in beliebiger Kompliziertheit und aus beliebigem Material: Solange sie auf der Grundtemperatur bleiben, stören sie den Thermostrom nicht. Die Stromstärke hängt nur von der Temperaturdifferenz zwischen der Berührungsstelle des Metallpaares und den übrigen Teilen des Leiterkreises sowie von den verwendeten Metallen ab.

Um nun das Wasserpotential einer Probe zu messen, bringt man ein Miniatur-Ther-

moelement in einen Raum über dieser Probe, der mit ihr im Dampfdruckgleichgewicht steht. Zunächst befindet sich das ganze System, also Probe, Thermoelement und Messanordnung, auf ein und derselben Temperatur. Es wird daher kein Strom fließen, und man kann den Nullpunkt abgleichen. Dann befeuchtet man die Lötstelle mit reinem Wasser und misst ein zweites Mal. Dabei wird die Temperatur der Lötstelle absinken, da sie von verdunstendem Wasser gekühlt wird. Es kommt also zum Auftreten einer Thermospannung, und Strom beginnt zu fließen. Der Trick bei der Sache besteht in der Art der Befeuchtung des Thermoelementes, das sich in einer abgeschlossenen Kammer befindet und so klein ist, dass man nicht gut einen Tropfen Wasser aus einer Spritzflasche anhängen kann.

Man benützt daher eine Erscheinung, die gewissermaßen die Umkehrung des Seebeck-Effektes ist: den Peltiereffekt. Wenn sich die beiden Lötstellen eines Thermoelement-Stromkreises auf derselben Temperatur befinden und man durch den Stromkreis einen elektrischen Strom schickt, dann wird sich die eine der beiden Lötstellen erwärmen und die andere abkühlen.

Es hängt von der Richtung des Elektronenflusses ab, wo die Kühlung eintritt. Man schaltet nun in die Messanordnung eine Stromquelle ein, die so gepolt ist, dass sich die zur Messung bestimmte Lötstelle abkühlt. Die Lötstellen, die zunächst auf gleicher Temperatur waren, nehmen jetzt unterschiedliche Temperaturen an. Die kugelige Lötstelle in der Messkammer wird so kalt, dass sie sich unter dem Taupunkt der umgebenden Luft mit einem Wasserhäutchen bedeckt, dessen Dicke von der Stärke und Dauer des Kühlstromes abhängt. Dann schaltet man den Kühlstrom wieder ab und misst die Temperatur, die sich unter dem Einfluss des verdunstenden Wassers einstellt. Zunächst steigt die Temperatur der Lötstelle wieder an, da sie ja ursprünglich durch den von außen aufgeprägten Stromfluss unter die Umgebungstemperatur abgekühlt worden war. Sie erreicht dann einen konstanten Plateauwert, dessen Lage von der Verdunstungsgeschwindigkeit des Wasserfilms, also von der Luftfeuchte über der Probe abhängt. Dieser Plateauwert bleibt einige Zeit konstant; je negativer das Wasserpotential der Probe ist, je trockener also die Luft darüber im Gleichgewicht ist, desto rascher verdunstet der Wasserfilm und desto kürzer hält sich der Plateauwert.

Die Lötstelle nimmt danach wieder die Umgebungstemperatur an. Man verfolgt den Temperaturgang der Lötstelle am Zeigerausschlag eines Mikrovoltmeters, etwa des

Modelles HR 33 T von WESCOR. Zunächst kompensiert man den Ausschlag des Zeigers bei trockener Lötstelle auf 0, so dass die Ausschläge auf der Skala direkt Temperaturdifferenzen bedeuten. Dann kühlt man eine bestimmte Zeit, die man bei der Eichung und den Messungen immer gleich wählen sollte. Der Kühlstrom hat eine Stromstärke von 3 bis 4 Milliampere. Die Kühlzeit sollte im Prinzip möglichst kurz sein, doch hängt das vom Wasserpotential der Probe ab - je niedriger dieses ist, desto länger muss man kühlen, um einen geschlossenen Wasserfilm zu erzeugen. Da man den Nullpunkt vor der Messung einstellt, ist es sehr wichtig, dass sich im Gesamtverlauf der Messung rund um das Thermoelement und das Messgerät keine Temperaturschwankungen ergeben. Das ist eines der größten Probleme für Freilandmessungen, die daher mit der TEP-Methode schwierig sind und erst durch die kritischen Untersuchungen von SAVAGE, OOSTERHUIS und Mitarbeitern möglich gemacht wurden. Die Methode wird aber noch immer sehr selten im Freiland verwendet.

Wir kommen jetzt zur Frage, welche Art von Proben man mit dem Thermoelement-Psychrometer misst und wie die Messeinrichtung beschaffen sein sollte. Man kann sich zwar geeignete Fühler im Prinzip selbst basteln. Doch wird man besser daran tun, die Wahl zwischen den drei kommerziell erhältlichen Typen von Fühlern zu treffen: Messkammern, offene Fühler und geschützte Fühler decken das ganze Spektrum der Messmöglichkeiten ab.

Messkammern können zur Untersuchung von Bodenproben, Pflanzengewebe und Presssäften herangezogen werden. In den beiden ersten Fällen muss das Messgut, also ungestörter Boden oder möglichst unbeschädigtes Gewebe, portioniert und in die Messkammer gebracht werden. Bei Böden wird man also mit dem Bohrer einen Bohrkern werben, Blätter werden mit einem Korkbohrer geeigneten Durchmessers ausgestanzt. Bei Blättern führt diese Verwundung des Gewebes in vielen Fällen zu Wundreaktionen, die die Gleichgewichtseinstellung verzögern und den wahren Wert des Wasserpotentials verfälschen. Wir messen daher in unserem Labor mit der Messkammer gerne Lösungen verschiedener Art, verwenden aber zur Bestimmung des Gesamtwasserpotentials von Blättern lieber den zweiten Typ, die offenen Fühler.

Diese sind als sogenannte "Blattpsychrometer" (WESCOR L-51) im Handel. Sie werden von außen an ein Blatt angeklemt, wobei die geschlossene Messkammer zwischen Blatt und Fühler entsteht. Ein wenig Vaseline macht die Berührungsstelle

dicht gegen Wasserdampf. Wenn sich nun das Dampfdruckgleichgewicht zwischen dem Inneren des Blattes und der Messkammer eingestellt hat, sollte man das Gesamtwasserpotential des Blattes auf diese Weise erfassen können. Die Einstellung dieses Gleichgewichtes bringt freilich Probleme, da die Cuticula bei geschlossenen Stomata einen sehr hohen Diffusionswiderstand darstellt. Es wird in der Literatur empfohlen, die Cuticula mit Benzol oder Toluol aufzuweichen; unserer Erfahrung nach ist es viel einfacher, die Epidermis mit einer dünnen Nadel oder einer Rasierklinge im Bereich unter dem Fühler zu ritzen. Man muss dazu zunächst die Einspannungsstelle markieren, wozu der Fühler mit seinem Vaselinerand an das Blatt angedrückt wird. Dann wird das Blatt wieder ausgespannt und die Stelle innerhalb des Vaselinerings geritzt, der sich auf dem Blatt abgedrückt hat. Eine kleine Spülung mit destilliertem Wasser beseitigt ausgetretenen Zellsaft. Dann wird das Blatt wieder eingespannt und die Messung kann beginnen. (Die Verwundung ist unbedenklich, da die lebenden Zellen des Blattes unendlich viel zahlreicher sind als die verletzten oder abgetöteten Zellen im Bereich der Messstelle!)

Besonders bewährt hat sich dieses Verfahren bei der Verfolgung des langsamen Austrocknens von Blättern, wobei man Fühler und Drähte samt dem eingespannten Blatt zwischendurch auch wiederholt wägen kann. Das ist für die Aufstellung von PV-Kurven wichtig, die wir später besprechen werden. Ideal wäre es, wenn man auch im Freiland Potentialschwankungen im Tagesgang auf diese Weise erfassen könnte. Echte Freilanduntersuchungen mit diesem Messfühler liegen aber nur in geringer Anzahl vor, da hier die Probleme mit der Temperaturdrift sehr groß werden. Erst die erwähnten südafrikanischen Arbeiten seit etwa 1982 haben hier Verbesserungen gebracht, aber dennoch scheint die Zahl der Arbeitsgruppen, die sich für dieses Verfahren begeistern, eher gering zu sein. Auch eine Verbesserung von TYREE und DIXON, die mit temperaturkompensierten Messfühlern arbeiten, ist selten in der Literatur zu finden. Allerdings hat Ute VOGT, eine Dissertantin Rainer LÖSCHs in Düsseldorf, 1998 eine hervorragende Doktorarbeit vorgelegt, in der Dixon-Hygrometer mit sehr gutem Erfolg eingesetzt wurden. Ivo OFFENTHALER hat dann am Standort Kreisbach an Fichten ebenfalls gute Ergebnisse gehabt, dabei aber festgestellt, dass im Dauerbetrieb Probleme durch Verharzung der Holzoberflächen und die Notwendigkeit häufiger neuer Eichung auftreten.

Die geschützten Fühler sind entwickelt worden, um die Messung im Inneren des Un-

tersuchungsobjektes zu ermöglichen, ohne das empfindliche Thermoelement zu beschädigen. Es handelt sich um Bodenfühler mit Gehäusen aus porösem Ton oder Metallgeflecht, die in den Boden eingegraben werden können, und wir werden ihre Vor- und Nachteile im Zusammenhang mit der Messung des Bodenwasserpotentials noch besprechen. Ihre Bedeutung ist für uns nicht sehr groß, da sie bei hoher Bodenfeuchte schlecht funktionieren und wir hier in Mitteleuropa zu wenige Wüsten haben. Alle diese Fühler können als echte Thermoelementpsychrometer verwendet werden, deren Anzeige auf dem Einstellen des vorher beschriebenen Plateaus beruht. Die Firma WESCOR hat jedoch in den Siebzigerjahren auf der Basis von theoretischen und experimentellen Untersuchungen kanadischer und amerikanischer Gruppen um NEUMANN, TANNER und die Brüder CAMPBELL eine Neuerung eingeführt. Die selben Fühler können mit veränderter Elektronik im Messgerät als sogenannte Taupunkt-hygrometer verwendet werden.

Ich kann das Prinzip hier nur in wenigen Worten andeuten. Der Taupunkt ist jene Temperatur, bei der eine in der Luft vorhandene Wasserdampfkonzentration 100 % relative Luftfeuchte erzeugt. Kühle ich also die Luft ab, so ist der Abstand von der Umgebungstemperatur bis zum Taupunkt umso größer, je trockener die Luft ist. Steht reines Wasser mit der Luft im Gleichgewicht, dann entspricht den 0 bar des Wassers ein Taupunktabstand von 0,00 °C. Bei negativerem Wasserpotential steigt dann der Abstand. Es gelingt nun beim HR 33 T, durch Ermittlung eines individuellen Kompensationsfaktors für normale Thermoelemente die Effekte der Temperatureinstreuung aus der Umgebung elektronisch zu kompensieren und sodann durch einen variablen Kühlstrom die Temperatur der Messlötstelle auf den Taupunkt zu halten, so dass weder Wasser verdunstet (was die Lötstelle abkühlen würde) noch Wasser kondensiert (was eine Erwärmung mit sich brächte). Auf derartige Veränderungen würde der Kühlstrom mit gegenläufigen Veränderungen reagieren, so dass der Taupunkt wieder "eingefangen" wird. Dieser Zustand des Gleichgewichtes am Taupunkt bleibt nun längere Zeit konstant erhalten, und die Temperatur der Messlötstelle wird in einen proportionalen Zeigerausschlag übersetzt. Dabei wird abwechselnd der Kühlstrom eingeschaltet und die Temperatur der Lötstelle gemessen. Die Anzeige ist linear vom Gesamtwasserpotential abhängig, bedarf keiner Eichung und bleibt so lange stabil, dass selbst niedrige Wasserpotentiale sehr bequem abgelesen werden können. Diese Einrichtung macht

das WESCOR-System seit den Siebzigerjahren zum derzeit noch immer führenden Thermoelement-Gerät.

Wir kommen jetzt zur zweiten Methode, der Druckkammermethode oder Bombenmethode nach SCHOLANDER und Mitarbeitern (1965). Ich bin mit dieser Methode schon lange verbunden und kann, wenn ich davon rede, auf meine Anfänge in der Wasserhaushaltsforschung zurückschauen. Wir in Wien waren sogar so ziemlich die ersten in Europa, die den Wert dieses Verfahrens zur Kenntnis nahmen. Nachdem wir die ersten Geräte in Betrieb genommen hatten, trat der amerikanische Forstphysiologe Richard WARING eine Europareise an, auf der er seine Druckkammer (die heute von der Firma PMS Instruments hergestellt wird) demonstrierte; diese Schau führte zu vielen Nachahmungen, und seit damals wird die Methode auch in Europa häufig angewendet.

Wir hingegen hatten als Grundlage allein die Angaben, die der erste Artikel der amerikanischen Autorengruppe in der Zeitschrift "Science" lieferte. Die technischen Angaben in diesem Klassiker der Literatur sind (bewusst oder unbewusst) sehr knapp gehalten; nicht einmal die Dimensionen der Apparatur waren daraus zu ermitteln. Da aber das Prinzip sehr einleuchtend schien und nicht schwer zu verwirklichen war, ließen wir uns eine solche Apparatur bauen.

Was ist nun das Prinzip der Druckkammermethode? Wir müssen dazu kurz auf die Gleichung (II) zurückgreifen. Diese Gleichung sagt ja, dass an jedem Punkt im Pflanzenkörper eine Kombination aus osmotischen und Druck-Effekten für die Einstellung des korrekten Gesamtwasserpotentials sorgt. Im Xylem liegen nun die Verhältnisse besonders übersichtlich. Die Konzentration an osmotisch wirksamen Stoffen ist dort meist sehr klein, das osmotische Potential  $\Psi_o$  bleibt üblicher Weise zwischen 0 und -1 bar, außer bei manchen Salzpflanzen und in Fällen von besonders lebhaftem Stofftransport im Xylem, wie sie etwa zur Zeit des Frühlingsblutens der Holzgewächse auftreten. Wir behalten also eine extrem vereinfachte Form der Gleichung (II) übrig:

$$(-)\Psi_t(\text{Xylem}) = (-)\Psi_p(\text{Xylem})$$

Mit anderen Worten: Das korrekte Gesamtwasserpotential wird im Xylem ausschließlich durch Druckeffekte eingestellt.

Was passiert nun eigentlich mit dem Wasser, wenn man einen Zweig oder einen

Stengel abschneidet, also das Xylem durchtrennt? Man hört als Beschreibung gelegentlich: "Die elastisch gespannte Wassersäule wird entlastet, das Wasser schnell in den Zweig zurück". Sogar Bilder wurden nach dieser Vorstellung entworfen. In Wirklichkeit ist dies aber ein wenig zu sehr vereinfacht: Das Wasser kann nicht "elastisch gespannt" sein etwa in dem Sinne, wie das ein Gummiband unter Zugspannung ist. Wasser ist nämlich eine äußerst wenig kompressible Flüssigkeit, die auf Druck und Zug nur mit sehr geringen Volumsveränderungen reagiert. Elastisch deformiert sind hingegen die Gewebe und Strukturen, die mit diesem Wasser in Kontakt stehen. In unmittelbarer Umgebung der Wassersäule sind dies zunächst einmal die Leitelemente des Xylems. Das hat schon BODE (1923) an den durchscheinenden Stengeln von *Impatiens* gesehen, und neuere Arbeiten bestätigen es. Das Wasser haftet durch Adhäsion an den Innenwänden der Tracheen und Tracheiden, und es steht unter vielen bar einer nach innen gerichteten Zugspannung. Natürlich reagieren die Wände der Leitelemente trotz ihrer massiven Versteifung mit einer gewissen Verformung. Im Moment des Abschneidens wird aber an der Schnittstelle und damit in der gesamten Wassersäule der Unterdruck durch den umgebenden Atmosphärendruck ersetzt. Die Verformung der elastischen Wände des Leitgewebes hört augenblicklich auf, und das Wasser wird von der Schnittfläche abgezogen, da ihm in den toten Gefäßen und Tracheiden ein größeres Volumen als zuvor zur Verfügung steht. Damit sind die Vorgänge aber noch nicht zu Ende. Das Xylem erstreckt sich ja bis in die Blätter des abgeschnittenen Sprosses und steht in Kontakt mit allen lebenden Zellen. Diese lebenden Zellen haben zunächst noch das negative Gesamtwasserpotential, das vor dem Abschneiden im ganzen Sprosssystem herrschte. Das Wasser im Xylem wird nun energiereicher, da ja sein Unterdruck aufgehoben wird, und strömt bis zu einem neuen Gleichgewicht durch das Plasmalemma in den Protoplasten, bis der Turgor entsprechend angestiegen ist. Bei dikotylen Holzpflanzen und bei Kräutern können auf diese Weise die großen Elemente des Xylems, die Tracheen, sehr weit entleert werden. Bei den Tracheiden findet die Verlagerung sehr bald ein Ende. Hier treten ja in der Leitbahn in sehr kurzen Abständen Querwände auf. Wände haben aber generell einen hohen Lufteintrittswert; das Wasser wird daher nur in Fällen sehr hoher Spannung durch Luft verdrängt werden, also nur dann, wenn auch Ultraschall-Emissionen auftreten.

Das Abschneiden führt also zunächst dazu, dass das Wasser in dem ganzen System

energiereicher wird: Die Druckdifferenz zwischen dem Inneren des Pflanzenkörpers und der Außenwelt ist ja aufgehoben. Die Grundüberlegung der Erfinder dieser Methode besteht nun darin, dass man die Druckdifferenz wiederherstellen kann und so auch die ursprüngliche Wasserverteilung im Untersuchungsobjekt erzwingen könnte. Man lässt zu diesem Zweck auf die Zellen Überdruck einwirken, und zwar bedient man sich dazu einer besonderen Vorrichtung, eben der Druckkammer.

Was sind die Hauptteile einer solchen Apparatur? Zunächst gibt es da irgendeine Art von Halterung für den abgeschnittenen Zweig oder das Blatt, einen einfachen Gummistopfen oder eine Stopfbüchsendichtung. Diese Halterung ist im Deckel der eigentlichen Kammer verankert. Dann kommt der Pflanzenteil in eine höchst simple Kammer, und der Deckel wird zugeschraubt. Das abgeschnittene Organ schaut nur mit einem ganz kurzen Stück ins Freie. Man beachte also, dass gerade die aufgeschnittenen Leitelemente des Xylems stets auf Atmosphärendruck verbleiben.

Wesentlich ist nun eine Druckmess-Vorrichtung, also ein Manometer, das mit dem Bombenkörper in Verbindung steht, und eine Zuleitung für Pressluft oder Presstickstoff, die mit einem möglichst fein regulierbaren Ventil ausgestattet sein sollte. Das Ventil muss natürlich umso genauer arbeiten, je kleiner der Bombenkörper ist, und da gibt es große Unterschiede. Wir kommen darauf zu sprechen. Dann kann es bereits losgehen. Der Druck im Inneren der Kammer wird durch langsame Luftzufuhr erhöht. Was passiert da? Wäre der Zweig vollständig in der Druckkammer eingeschlossen, dann würde sich mit steigendem Druck das Gesamtwasserpotential in dem System erhöhen, und zwar in allen Kompartimenten um den selben Betrag. Das neue Gleichgewicht in der Wasserverteilung, das sich nach dem Abschneiden eingestellt hat, würde durch diesen überall gleichmäßig steigenden Druck nicht verändert. Im Falle der Druckkammermethode ist das freilich anders: Wir haben zunächst einmal eine Stelle, an der sich der Druck überhaupt nicht ändern kann. Das ist die Schnittstelle des Zweiges, die aus dem Bombenkörper ragt. Hier herrscht stets der äußere Atmosphärendruck. Nun wirkt aber von hier aus der Luftdruck auch auf das Xylemwasser, das sich ein Stück in das Innere des Zweiges zurückgezogen hat. Sobald nun im Inneren der Bombe durch Überdruck das Wasserpotential erhöht wird, muss das energiereichere Wasser sich zu dieser Stelle auf Atmosphärendruck hinbewegen. Das betrifft nicht nur das Xylemwasser im Inneren des Zweiges, sondern auch das Wasser in den

anderen Kompartimenten, das ja mit dem Xylem in Kontakt steht und sein eigenes Potential an das Xylempotential angleichen muss, um das Gleichgewicht der chemischen Aktivitäten zu erhalten. Das Wasser wird also auch aus der Vakuole und dem Protoplasma abströmen und ins Xylem übertreten.

Im Endeffekt bewirkt die Druckerhöhung im Inneren der Kammer also nur eines: eine Entwässerung der lebenden Zellen und eine Deformierung der Leitelemente (die natürlich durch den Überdruck der Luft nach innen gewölbt werden). Damit aber ergibt sich die gleiche Geometrie des Zweigsystems wie vor dem Abschneiden. Die ursprüngliche Wasserverteilung wird erneut hergestellt. Wieder muss das Wasser das gesamte Xylem als geschlossene Säule anfüllen und schließlich auch die Schnittfläche erreichen. Den Austritt kann man mit einer Lupe oder mit einem Stereomikroskop beobachten und den in diesen Moment erreichten Bombendruck an dem vorgesehenen Manometer ablesen. In diesem Moment ist die Druckdifferenz zwischen dem Xylem und der Luft, die das Zweigsystem umgibt, wieder ebensogroß wie vorher.

Wir müssen uns jetzt fragen, wie gut diese Methode ist. Vorzüge des Verfahrens sind zweifellos die Anwendbarkeit auf eine Vielzahl von Objekten, die ausgezeichnete Reproduzierbarkeit unter standardisierten Bedingungen und die rasche Messfolge. Dazu kommen sehr geringe Anschaffungs- und Betriebskosten und die effizienteste Ausstattung mit Elektronik (die nämlich, die nicht vorhanden ist, weil sie gar nicht nötig ist). Nachteilig ist wohl in erster Linie, dass die Methode Material verbraucht, und zwar mehr als die Thermoelement-Methoden. Für diese genügt ja bei Verwendung einer Messkammer pro Messpunkt ein kleines Stückchen eines Blattes; für die Druckkammernmessung brauchen wir mindestens ein Blattorgan, bei kleinen Blättern oder Nadeln sogar ein Zweiglein. Der Materialverbrauch verändert die Pflanze, aus der die Probe entnommen wird, und zwar beraubt er sie eines Teiles der transpirierenden Oberfläche, da ja meist Blätter oder beblätterte Zweiglein untersucht werden. Das kann unter

bestimmten Umständen auch das Wasserpotential im Rest der Pflanze beeinflussen. Wenn man ganze Pflänzchen abschneidet oder jedes Exemplar nur einmal besammelt, muss man sich um diese Störungen nicht weiter kümmern. Auch bei hohen Bäumen ist der Effekt des Eingriffes wohl zu vernachlässigen, auch wenn man öfter Blätter oder nicht zu große Zweiglein abschneidet. Aber schon bei Büschen können Langzeituntersuchungen mit ständiger neuer Materialentnahme zu Schwierigkeiten führen. Und bei Kräutern gefährdet die wiederholte Materialentnahme die Messgenauigkeit sehr schwer. Hier muss in jedem Fall genau geprüft werden, ob man überhaupt mehr als eine einzige Probe von einer individuellen Pflanze entnehmen kann, ohne das System so zu stören, dass man die Messwerte besser gleich verwirft.

Eine wichtige Vorsichtsmaßnahme besteht darin, dass man zwischen dem Abschneiden des Messobjektes und der Messung jeden Transpirationsverlust vermeidet. Sonst ändert sich ja das Potential der lebenden Zellen in dem Objekt, und wir benötigen für den Austritt des Wassers aus der Schnittstelle einen überhöhten Bombendruck. KARLIC konnte zeigen, dass man bei wirklich gutem Transpirationsschutz abgeschnittene Einzelblätter stundenlang aufheben kann, ohne dass sich die Potentiale signifikant verändern. Das bietet Vorteile, da man die relativ schwere Druckkammer nicht an jede Stelle im Gelände mitnehmen kann, und es oft viel bequemer ist, die Proben im Freiland zu entnehmen und erst etwas später im Labor zu messen. Die Aufbewahrung in Säckchen, die aus Aluminiumfolien gefaltet werden, empfiehlt sich dabei.

Nach dem Abschneiden zieht sich das Wasser von der Schnittfläche zurück und kann anderswo von lebenden Zellen aufgenommen werden. Diese Wasserverlagerungen machen also einzelne Teile, vor allem die Triebspitzen, wasserreicher, wodurch dort das Potential wieder ansteigt. Wenn man solche wasserreicheren Teile nachträglich aus einem größeren Zweig herausschneidet und misst, dann erhält man zu hohe Gesamtwasserpotentiale, also zu niedrige Bombendrucke. Man darf also nachträglich die Probe weder in Portionen zerlegen noch von der Schnittfläche her nachkürzen, da man sonst den leeren Raum verringert, in den das Wasser bei der Messung hineingedrückt wird; es erscheint dann zu früh an der Schnittfläche.

Allzu rasche Drucksteigerung bei der Messung ist ungünstig. Die Wasserpermeabilität der Zellen, die mit dem Xylem im Wasseraustausch stehen, ist zwar groß, aber nicht unbegrenzt. Es werden daher allgemein Drucksteigerungsraten unter 1 bar pro s, meist

sogar um 0,3 bis 0,1 bar pro Sekunde empfohlen. Bei Pflanzen mit sehr niedrigem  $\Psi_t$  dauern dann aber die Messungen unzumutbar lang. Es ist daher besser, im unteren Druckbereich zunächst schnell zu steigern. Dadurch entsteht im Zellinneren ein Überdruck, der die Filtration durch die Plasmamembranen beschleunigt. Dafür drosselt man die Luftzufuhr ab etwa 4 oder 5 bar unter dem erwarteten Enddruck bis auf etwa 0,1 bar pro Sekunde. Für diese Technik darf man natürlich nichts völlig Unbekanntes messen; wenn man sein Objekt kennt, dann stimmen diese Schätzungen des nächsten Wertes im Verlauf eines Tagesganges mit dichter Messfolge aber oft sehr genau.

Salze und andere gelöste Stoffe im Xylemwasser erniedrigen das Gesamtwasserpotential, wirken sich jedoch nicht auf den Bombendruck aus. Bei Halophyten, Pflanzen ruderaler Standorte oder ausdauernden Pflanzen beim Austrieb wäre also eine Überprüfung angebracht, ob man die Annahme aufrechterhalten kann, dass der Bombendruck dem Gesamtwasserpotential entspricht. Neben diesen Fehlermöglichkeiten grundsätzlicher Art gibt es noch Schwierigkeiten bei der Erkennung des Endpunktes, die nur bei einzelnen Objekten auftreten. Ich möchte nur einen praktisch wichtigen Fall erwähnen, der bei gewissen Koniferengattungen auftritt, etwa bei Fichte, Kiefer und Douglasie. Hier wird durch die Pressluft schon bei niederem Druck Harz an die Schnittfläche getrieben. Dieses ist von Wasser praktisch nicht zu unterscheiden, wodurch man den eigentlichen Wasseraustritt nur schwer erkennen kann. Wir haben dafür schon in den Siebzigerjahren ein kleines Gerät entwickelt, das sich allgemein sehr bewährt hat. Es ist ein primitives Leitfähigkeitsmessgerät. Zwei nadelförmige Elektroden werden in die Schnittfläche gestochen. An der Einstichstelle zieht sich das Wasser in unverletzte Tracheiden zurück, und am Mikroamperemeter misst man nur einen geringen Stromfluss infolge der mäßigen Leitfähigkeit der gequollenen Zellwände. Dann steigert man den Druck in der Kammer. Harz tritt aus, aber die Anzeige am Gerät ändert sich nicht: Koniferenharze sind perfekte Isolatoren. Erst wenn die Wasserfront nachrückt, gibt es einen sehr scharfen Ausschlag. Außer für harzführende Objekte empfiehlt sich diese elektrische Erkennung des Endpunktes auch dort, wo mikroskopische Beobachtungen infolge der ungünstigen Lichtverhältnisse oder einfach wegen des Gewichtes des Stereomikroskopes schwierig ist.

Nach eigenen Beobachtungen, aber auch nach Angaben von TIBBITTS in Wisconsin (*Lactuca*) und von John MILBURN an *Hevea*, treten ähnliche Probleme auch bei Pflan-

zen auf, die von Schleimgängen oder Milchsaftröhren durchzogen sind. Das sind gar nicht so wenige Arten! Abhilfe scheint hier schwer möglich; manchmal hilft die Verwendung eines Stereomikroskopes mit starker Vergrößerung, wenn man den Austritt der Flüssigkeiten aus diesen Behältern und aus den Leitelementen getrennt beobachten kann.

Ich will auf die verschiedenen selbstgebauten und kommerziell erhältlichen Bomben hier nicht eingehen. Wir verwenden hauptsächlich die Bombe von Soilmoisture Equipment Corp. Dafür gibt es mehrere Gründe. Erstens ist der Bombenkörper günstig dimensioniert. Eine ausreichende Höhe ist nach unseren Erfahrungen viel wichtiger als ein großer Durchmesser. Das Standardmodell hat nun eine Höhe von 17,5 cm, man kann aber auch noch höhere Zylinder bestellen, was wir auch getan haben. Zweitens besitzt diese Bombe eine sehr praktische Stopfbüchsendichtung und einen flachen Deckel, der die mikroskopische Beobachtung erleichtert. Und drittens hat die Kammer einen Bajonettverschluss. Das entspricht zwar nicht den strengen Normen für Hochdruckgefäße nach DIN, es ist aber ganz besonders wichtig, weil man nur so den oftmaligen Wechsel von Proben in einem Tagesgang physisch durchhält. Schraubverschlüsse sind in dieser Hinsicht buchstäblich lähmend!

Wir haben jetzt zwei Standardmethoden zur Messung des Gesamtwasserpotentials kennengelernt, nämlich die Thermoelementpsychrometrie und die Druckkammermethode. Liefern sie eigentlich vergleichbare Ergebnisse? Nun, wir haben an der Boku einige Vergleichsmessungen gemacht, wobei ein und dasselbe Blatt während des Austrocknens abwechselnd mit beiden Geräten gemessen wurde. Die Unterschiede bei verschiedenen Wasserpotentialen lagen zwischen 0,8 und 2,2 bar, wobei die Druckkammer immer die weniger negativen Werte zeigte. Es ist prinzipiell sehr schwer, aus solchen Ergebnissen eine Aussage über die relative Genauigkeit der beiden Methoden abzuleiten. Jede hat gewisse Fehlermöglichkeiten, und es ist nicht einmal klar, ob nicht beide Messwerte von der reinen Wahrheit nach ein und derselben Seite abweichen. Jedenfalls sind die Werte aber doch sehr ähnlich, was bei der extremen Verschiedenheit der Messprinzipien eher verwunderlich ist.

Sie haben schon eine Tabelle über die negativsten Werte der Gesamtwasserpotentiale für verschiedene Pflanzen an Standorten im Wiener Raum gesehen. Nun hat Österreich sicher nicht die extremsten Trockenstandorte der Welt. Ich habe einmal vor

langen Jahren eine Zusammenstellung von  $\Psi_t$ -Extremwerten aus der Literatur publiziert. Ich will Ihnen drei Tabellen von Extremstandorten zeigen.

Die niedrigsten Potentiale finden sich, der Erwartung entsprechend, bei echten Wüstenpflanzen - allerdings keineswegs bei allen! Die ersten Arten in der Tabelle zeigen wahrhaft gewaltige Werte. Diese Arten wachsen auf Standorten, die zumindest im Verdacht stehen, dass dort der Boden höhere Salzgehalte haben könnte. Nur auf solchen entspricht nämlich einem extrem negativen Wasserpotential auch noch ein für die Pflanzen ausreichender Wassergehalt. Wir haben dann von den Werten um 80 bar weg ein ziemlich lückenloses Spektrum von Messwerten. Die untersten drei Positionen der Tabelle nehmen dürrevermeidende Spezialisten ein. *Cercidium microphyllum* hat ein tiefreichendes Wurzelsystem, das Wasservorräte im Untergrund erschließt; *Fouquieria splendens* wirft die Blätter ab und stoppt die Transpiration, sobald das Wasser knapper wird. Die Sukkulente schließlich, wie etwa der Kaktus *Opuntia*, nehmen während der sporadischen Regenfälle Wasser mit hohem Potential auf und füllen damit riesige Reservoirs in ihren Speichergeweben an. Dann aber sterben die Wurzeln ab, der Kontakt mit dem Boden besteht nicht mehr, und der Spross transpiriert das gespeicherte Wasser nur sehr langsam.

Die nächste Tabelle zeigt Arten mit Anpassung an Standorte, auf denen ausgeprägte Dürreperioden vorkommen. Sie zeigen eine breite Überlappung der Werte mit denen von Wüstenstandorten. Die Wüste ist also meist auch nicht trockener, als es die Macchie während der sommerlichen Trockenzeit ist, nur dauert in der Wüste die Zeitspanne zwischen den (noch dazu unregelmäßigen und nicht ergiebigen) Niederschlägen viel länger. Ein größerer Teil der Daten stammt aus Messungen in Südfrankreich. Sie sehen hier, welche negative Werte Arten erreichen können, die auch in der heimischen Flora vertreten sind, wie etwa *Amelanchier* (Felsenbirne) und *Cornus mas* (Dirndlstrauch). *Hippocrepis comosa* (Hufeisenklee) ist ein winziger Halbstrauch, und die Messungen stammen aus der Würzburger Gegend, aus dem dortigen Trockenrasen auf Trias-Wellenkalk.

Mangroven sind die einzigen Bäume, die an Meerwasser angepasst sind. Um ihre Wurzeln ist reichlich Wasser vorhanden, mit einem konstanten Potential von -24 bis -26 bar. Die Messwerte sind natürlich nie höher, sondern oft ganz wesentlich niedriger und bewegen sich wieder in dem Rahmen, der vorhin für Trockenstandorte abgesteckt

wurde.

Ich könnte Ihnen jetzt noch durch weitere Tabellen belegen, dass auch Bäume auf mesophilen Standorten oder diverse krautige Kultur- und Wildpflanzen trotz ausreichender Wasserversorgung beträchtlich negative Wasserpotentiale erreichen können, so dass bei den Tiefstwerten sogar eine Überlappung mit den Pflanzen auf Trockenstandorten eintritt. Wir können also resümieren, dass der Standort nur lose mit den Tiefstwerten korreliert ist, die von den dort wachsenden Arten erreicht werden. Einerseits können manche Spezialisten auf sehr trockenen Substraten negative Wasserpotentiale vermeiden, andererseits können die Werte im Pflanzenkörper selbst bei gutem Wasserzustand des Substrates sehr negativ werden.

### ***Die Teilkomponenten des Gesamtwasserpotentials im Kontinuum***

Die bloße Aufzählung der Wasserpotentiale, die von einer Art im Extremfall erreicht werden, bringt uns noch recht wenig. Wir werden die Analyse weiter treiben müssen. Und eben dazu verhilft uns die rechte Seite der Gleichung (1), der Kontinuumsgleichung. Hier begegnet uns als erste Größe das statische Bodenwasserpotential,  $\Psi_B$ . Das Bodenwasserpotential ist eine recht komplexe Größe, die sich selbst wieder aus verschiedenen Komponenten zusammensetzt. Die Faktoren, die in unserer Gleichung (2) aufgeführt sind, also osmotische und Druckkräfte, wirken auch auf das Wasser im Boden ein und verändern seinen Energieinhalt.

Wie misst man nun das statische Bodenwasserpotential? Zunächst kann man Thermoelementpsychrometer verwenden, und zwar den geschützten Typ, bei dem die Messlötstelle mit einem Tonzylinder oder einer porösen Metallhülse umgeben ist. Da sich das statische Bodenwasserpotential nur langsam ändert, herrscht im Inneren der Hülse stets der Dampfdruck, der mit dem Potential im umgebenden Boden im Gleichgewicht steht. Man kann als im Prinzip über längere Zeit alle Potentialänderungen verfolgen, wenn man den Fühler einmal mit Hilfe eines Bodenbohrers in das Substrat eingebracht hat. Allerdings gibt es eine Reihe von Gründen, warum dieses Verfahren dennoch nicht sehr erfolgreich ist. Zunächst ist die TEP-Methode im Messbereich nahe an 0 bar, also bei hohem Bodenwassergehalt, wenig genau. Solche Zustände sind aber bei Böden in unserem Klimabereich die Regel; höchstens kommt es für kurze Zeit oder an Sonderstandorten zu negativen Potentialen, die wesentlich über -3 oder -4 bar

hinausgehen. Unsere eigenen Erfahrungen sind aber auch aus anderen Gründen nicht gut. Die Drähte, die von den Fühlern zum Messgerät gehen müssen, leiten Wärme in den kalten Boden und stören dadurch die Gleichgewichtseinstellung, so dass man falsche Resultate erhält. Und schließlich waren vor allem die älteren Typen von Messfühlern sehr korrosionsanfällig und hielten nur wenige Tage, bevor die feinen Drähte durchgerostet waren.

Man hat in unserem Klima, vor allem auf landwirtschaftlich genutzten Böden und in mesophilen Wäldern, gute Erfahrungen mit Tensiometern gemacht. Diese Geräte arbeiten freilich nur im Bereich von 0,0 bis etwa -0,8 bar zufriedenstellend. Sie bestehen aus einem Tonmantel am Ende einer langen Röhre aus Plastik oder Metall. Am anderen Ende, das aus dem Boden herausragt, befindet sich eine Vorrichtung zur Füllung von Röhre und Tontopf mit destilliertem Wasser und eine Vorrichtung zur Feststellung von Druckunterschieden gegenüber dem äußeren Luftdruck. Dazu kann man Vakuummanometer, Quecksilber in einem U-Rohr oder einen sogenannten "pressure transducer", also eine elektronische Vorrichtung, benutzen. Der Apparat wird vollständig mit entgastem Wasser gefüllt, der Hahn wird geschlossen und der keramische Topf in die gewünschte Bodentiefe versenkt. Wasser diffundiert nun aus dem Tonzylinder in den Boden, und in dem Rohr stellt sich eine Zugspannung, also ein Unterdruck ein, der an dem Manometer abgelesen werden kann. Die Diffusion endet, sobald der Unterdruck das Wasserpotential auf den Wert von  $\Psi_B$  erniedrigt hat. Im Prinzip sollte dieses Verfahren in der Lage sein, jeden beliebigen Wert für die Druckkomponente des Bodenwasserpotentials zu erfassen. In der Praxis ist aber ein Wert von 0,8 bar die Grenze, da die relativ breite Wassersäule keine höheren Spannungen aushält. Sie reißt bei Überschreiten der Grenze ab und der Spannungszustand bricht zusammen, worauf das Wasser langsam aus dem Tonzylinder austritt. Wie steht es mit dem osmotischen Potential der Bodenlösung? Dieses wird leider nicht erfasst, da der Tonzylinder keinen Widerstand gegen die Diffusion von gelösten Stoffen bietet. Die Salze der Bodenlösung können daher bis zur Gleichgewichtseinstellung in die Röhre diffundieren und dort das Potential erniedrigen, ohne dass sich die am Manometer ablesbare Spannung erhöht. Der Effekt spielt meist eine geringe Rolle, da die Bodensalze größtenteils an hochmolekulare Strukturen adsorbiert sind und nicht diffundieren. Echte Salzböden mit hohem Gehalt an freiem NaCl lassen sich freilich mit Tensiometern nicht messen.

Sehr interessant ist die Möglichkeit, auch die Druckkammer für die Bestimmung des Bodenwasserpotentials heranzuziehen. Man geht dazu von der kompletten Gleichung (1) aus und sorgt dafür, dass das in der Kammer gemessene Gesamtwasserpotential nur vom statischen Bodenwasserpotential abhängt. Man wird hier also zunächst entweder nur kleine Pflanzen messen oder das Gravitationspotential  $\Psi_B$  rechnerisch berücksichtigen. Wir werden sehen, dass das sehr einfach ist. Sodann muss man das Reibungspotential ausschalten. Wir sind hier auf diese Größe noch nicht näher eingegangen, aber schon der Name sagt, dass das Reibungspotential mit der Wasserbewegung zusammenhängen muss. Und bei einer Ausschaltung jeder Wasserbewegung im Boden und im Pflanzenkörper ist der Beitrag dieser Komponente zum Gesamtwasserpotential tatsächlich gleich 0.

In ökophysiologischen Arbeiten wird sehr oft angenommen, dass ein Wert für das Gesamtwasserpotential, den man kurz vor Tagesanbruch misst (der sogenannte "pre-dawn value") keine Beiträge des Reibungspotentials enthält. Die Stomata schließen sich ja in der Dunkelheit und überdies ist die Luftfeuchte sehr hoch, so dass auch die kutikuläre Transpiration keine Rolle spielen sollte. Das alles gilt natürlich auch für den Beginn der Nacht. Der Zeitpunkt knapp vor Sonnenaufgang würde aber noch zusätzlich bedeuten, dass die Nachlieferung von Wasser zu den Blättern und Geweben schon abgeschlossen ist. Was überbleibt, müsste also das Bodenwasserpotential sein.

Nun stecken freilich in dieser Überlegung einige (nicht ausgesprochene) Annahmen, und nicht immer ist sicher, dass sie auch tatsächlich zutreffen. Vor allem zwei Effekte können die Einstellung eines Gleichgewichtes zwischen Boden und Pflanze verhindern:

- 1) Viele Pflanzen transpirieren auch während der Nacht, da sie ihre Stomata nicht ganz schließen. Man kann das allerdings mit Diffusionsporometern nur schwer nachweisen, da es auf den Blattoberflächen in der Nacht häufig zur Taubildung kommt und Porometermessungen unmöglich werden. HÜBL hat aber vor etwa 40 Jahren sehr interessante und genaue Beobachtungen mit Hilfe von Infiltrationsflüssigkeiten beschrieben, die eine nächtliche Spaltenöffnung für viele Arten beweisen. Vor allem Pflanzen auf feuchten Stadorten scheinen sich oft den Luxus zu leisten, mit dem Wasser verschwenderisch umzugehen.

- 2) Die Pflanze kann zum Aufsättigen mehr Zeit benötigen, als zwischen Morgen- und Abenddämmerung zur Verfügung steht. Die Nächte im Sommer sind kurz, und je weiter

man nach Norden kommt, desto weniger Zeit bleibt. In wirklich feuchten Böden und bei guter Durchwurzelung sind keine Probleme aufgetreten. Trockene Böden haben jedoch längere Ausgleichszeiten, da die Nachlieferung erschwert ist. Ferner gibt es bei jeder Pflanze Zeiten im Jahresgang, wo die Zahl der jungen, funktionstüchtigen Wurzeln gering ist. Wenn die Transpiration wieder einsetzt, bevor das Gleichgewicht erreicht ist, sind die "pre-dawn" Werte natürlich kein gültiges Maß für das Bodenwasserpotential.

Man kann bei krautigen Pflanzen versuchen, die Zeit für die Gleichgewichtseinstellung zu verlängern und damit den Ausgleich zu verbessern. Man deckt dazu die Pflanzen abends mit undurchsichtigen Plastikfolien (etwa schwarzen Müllsäcken) ab, so dass am Morgen die Stomata nicht geöffnet werden. Feuchte Tücher im Sack wirken zusätzlich transpirationshemmend. Geerntet wird dann erst einige Stunden nach Sonnenaufgang, was auch der menschlichen Bequemlichkeit entgegenkommt. Freilich ist dieses Verfahren für Bäume unbrauchbar, da man die ganze Pflanze und nicht nur einzelne Zweige abdecken muss; sonst verändert sich das Potential in den nicht transpirierenden, abgedeckten Teilen durch den Transport zu den freien Zweigen.

Man kann natürlich auch eine Eichung der "pre-dawn" Werte gegen andere Messverfahren versuchen. Ein solches Eichdiagramm hat Hawranek in Innsbruck an der FBVA erstellt. Die Übereinstimmung ist im mittleren Potentialbereich gut, in sehr trockenen und sehr feuchten Böden gibt es aber Abweichungen zwischen den Methoden.

Indirekte Methoden zur Bestimmung des Bodenwasserpotentials bestehen darin, dass man im Laboratorium mit einer speziellen Druckapparatur, bei der Bodenproben auf einer Keramikplatte liegen und durch erhöhten Luftdruck ausgepresst werden, eine Kurve für die Abhängigkeit des Potentials vom Wassergehalt bestimmt und dann mit einer von mehreren gut entwickelten Feldmethoden, etwa der Neutronensonde oder der Time Domain Reflectometry (TDR), die Wassergehalte am Standort misst.

Neutronensonden verwenden eine Neutronenquelle (also einen potentiell sehr gefährlichen Strahler), deren emittierte Strahlung in Abhängigkeit vom Wassergehalt des Bodens verschieden zurückgeworfen wird. Sie dürfen nur von strahlentechnisch ausgebildetem Personal bedient werden. Die viel harmlosere TDR, die in letzter Zeit sehr stark an Bedeutung gewinnt, misst die Laufzeit eines gepulsten elektromagnetischen Signals im Boden über eine definierte Messstrecke. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit einer elektromagnetischen Welle in nicht magnetischen Materialien, wie etwa

Böden, ist ausschließlich von der relativen Dielektrizitätskonstante  $\epsilon_r$  des Mediums abhängig. Da Wasser eine Konstante von 80 hat, der trockene Boden aber nur 2-3 und die Luft im Boden 1, ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit eines Signals im Boden direkt vom volumetrischen Wassergehalt des Bodens abhängig. Das Messgerät muss aber in der Lage sein, die Zeit im Bereich von Nanosekunden ( $= 10^{-9}$  s) aufzulösen!

Die zweite Größe auf der rechten Seite ist das Gravitationspotential  $\Psi_G$ . Das ist eine Domäne der Baumphysiologen, die lange Zeit fasziniert auf diesen Faktor blickten. Das Gravitationspotential tritt nämlich dort in Erscheinung, wo wir die alte Frage stellen, die an der Basis der ganzen Kohäsionstheorie stand: Wie schafft es die Pflanze eigentlich, die Wirkung der Schwerkraft zu überwinden und eine geschlossene Wassersäule bis in eine Höhe von 30, 40 oder gar 100 m über die absorbierenden Wurzeln zu heben? In einer makroskopischen Röhre und mit Hilfe einer technischen Saugpumpe gelingt das ja bekanntlich nicht, da in der Praxis bei 6 bis 8 m und in der Theorie jedenfalls bei etwas über 10 m Höhe die Wassersäule abreißt und sich über ihr ein Vakuum, eine sogenannte TORRICELLI'sche Leere, bildet. Das Gewicht dieser Wassersäule wird vom Luftdruck der Atmosphäre gerade getragen, aber eine Wassersäule von größerer Höhe reißt unter ihrem eigenen Gewicht ab, da sich dieses Gewicht als Zugspannung bemerkbar macht. Die Kohäsionstheorie des Saftsteigens, die sich an die Namen BOEHM, ASKENASY, DIXON und JOLY knüpft, weist auf den Unterschied im Verhalten breiter Wassersäulen und kapillarer Wasserfäden hin: In einer Kapillare reißt der Wasserfaden auch unter der Wirkung starker Zugspannung nicht so leicht ab wie in einer breiten Wassersäule, die sich etwa in einem Glasrohr befindet, aber es kommt gelegentlich zu Kavitationen, wie wir ja ausführlich besprochen haben.

In diesem Zusammenhang wurde nun früher besonders häufig das Beispiel der hohen Bäume diskutiert. Die numerische Größe des Gravitationspotentials, das sich im Xylem natürlich (wie jede andere Komponente des Gesamtwasserpotentials auch) als Zugspannung bemerkbar macht, ist nämlich leicht anzugeben, auch wenn man keine Messmethoden für den Wasserzustand zu Verfügung hat. Eine Wassersäule von  $1 \text{ cm}^2$  Querschnittsfläche und 10 m Höhe hat ein Volumen von  $1000 \text{ cm}^3$ , also 1 l. Sie wiegt daher 1 kg. Der Druck von 1 kg pro  $\text{cm}^2$  entspricht aber der alten Einheit "technische Atmosphäre" und weicht nur wenig von 1 bar ab. Man muss für 10 m Höhe jeweils etwa ein bar Erniedrigung des Wasserpotentials rechnen.

Was auf diese Weise zusammenkommt, ist vergleichsweise nicht viel. Das zeigt uns ein Blick auf die Daten in der Tabelle von Hinckley oder gar auf die Literaturangaben über Wüstenpflanzen oder Mangroven, die wir ja schon gesehen haben. Dagegen fallen die -3 oder -4 bar des Beitrages, den das Gravitationspotential selbst bei sehr hohen heimischen Bäumen liefert, kaum ins Gewicht. Wir wissen heute, dass der Bodenwasserzustand und die Reibungsverluste meist eine weit wichtigere Rolle spielen. Freilich hat das Gravitationspotential in einem Punkt eine Sonderstellung: Es wirkt dauernd, ich kann es auch durch beste Wasserversorgung und durch Verhinderung der Transpiration nicht beseitigen. Daran beißen sich derzeit jene Leute die Zähne aus, die nach Mechanismen suchen, mit denen einmal kavitierte Leitelemente wieder neu gefüllt werden können. In der Krone eines hohen Baumes stehen die wassergefüllten Leitelemente neben einer Kavitationsstelle stets unter einer Spannung von mehreren bar, und es läßt sich nicht leicht etwas ausdenken, das aus einem solchen Gefäß heraus gegen den positiven Luftdruck in der kavitierten Kapillare eine Neufüllung erzwingen könnte. Hier muss man also noch schärfer denken!

Wir kommen jetzt zum letzten Glied der Gleichung (1), dem Reibungspotential  $\Psi_R$ . Wenn sich eine Flüssigkeit durch einen Leiter bewegt, kommt es fast immer zu Reibungserscheinungen (die einzige Ausnahme ist das flüssige Helium II bei einer Temperatur knapp am absoluten Nullpunkt). Die Größe dieser Reibungswiderstände hängt vom Bau des Leitweges und von den Eigenschaften der strömenden Flüssigkeit, im Falle des Wassers besonders von der temperaturabhängigen Viskositätskonstante, ab. Ich will hier nochmals das Hagen- Poiseuille'sche Gesetz zitieren, das die Strömung in einem Rohr behandelt:

$$dV / dt = (r^4 \pi / 8 \eta l) \cdot \Delta p$$

Diese Formulierung zeigt uns, welche Wassermenge unter einer gegebenen Druckdifferenz durch ein Rohr fließt. Wir können das aber auch umformen:

$$\Delta p = (8 \eta l / r^4 \pi) \cdot -dV / dt$$

Hier ist die Wassermenge vorgegeben und der Druckunterschied wird berechnet. Mit

anderen Worten:

$$\Delta p = -\Psi_R = r \cdot f$$

$$\Psi_R = -(r \cdot f)$$

Wir haben in dieser Gleichung einen Wert  $r$ , der den Reibungswiderstand angibt, und einen Wert  $f$  für die in der Zeiteinheit transportierte Wassermenge. Das Produkt der beiden ergibt einen messbaren Druckunterschied in dem Rohr, mit anderen Worten also auch einen Unterschied im Gesamtwasserpotential. Wir sehen, dass in den Widerstandswert sowohl die Viskosität  $\eta$  als auch Länge  $l$  und Radius  $r$  des Leitweges eingehen.

Nun spielt sich im Pflanzenkörper die Wasserleitung zweifellos immer in Leitbahnen von röhrenförmigem Bau ab. Das Hagen - Poiseuille'sche Gesetz gilt aber nicht exakt, da die Röhren keinen kreisrunden Querschnitt haben und überdies der Widerstand durch Querwände in unterschiedlichem Abstand erhöht wird. Man kann also die Reibungsverluste sicher nicht einfach aus den anatomischen Dimensionen berechnen, wie wir das ja auch schon bei der Leitfähigkeit gesehen haben. Qualitative Aussagen sind aber sicher auch im Falle der Potentialverluste in der Pflanze möglich: Größerer Durchmesser des einzelnen Leitelementes oder des leitenden Holzquerschnittes verringert den Potentialabfall durch Reibung stark, größere Länge erhöht ihn linear, die temperaturabhängige Viskosität spielt eine Rolle, erhöhter Durchsatz durch das System führt zu stärkeren Potentialverlusten in dem beförderten Wasser als geringer Transport.

Folgen wir noch einmal dem Wasser vom Boden weg: Zuerst treten wir von kleinen Wurzeln in größere über und erreichen schließlich den Stamm an der Stelle seines größten Durchmessers. Das Wasservolumen, das in der Zeiteinheit in den einzelnen Abschnitten dieses Leitweges transportiert wird, vergrößert sich gegen den Stamm hin. Umgekehrt fallen aber die Widerstände gegen den Stamm hin, da in den dickeren Wurzeln immer mehr leitende Elemente parallel geschaltet werden und die Xylem- und Holzquerschnitte sich immer stärker vergrößern. Das Maximum der Flussrate und das Minimum des Widerstandes finden wir am Anfang des Stammes. An dessen erster Verzweigung beginnt der umgekehrte Prozess: Von nun an nehmen die Teilflüsse wieder ab, die Teilwiderstände vergrößern sich aber, da die Durchmesser wieder

abnehmen, bis zu dem letzten kleinen Zweiglein und dem einsamen Blatt, in dem der Leitweg endet. Jeder Abschnitt des Leitweges übernimmt das Wasser vom vorhergehenden mit dem Potential, das sich aus der gesamten Vorgeschichte ergibt, und er übergibt es dem nächstfolgenden Abschnitt wieder mit einem etwas negativeren Potential, da natürlich in jedem noch so kleinen Leiterabschnitt Reibungswiderstände auftreten.

Wir müssen daher für das Reibungspotential folgenden Ausdruck ansetzen:

$$-\Psi_R = -\sum \Psi_i = \sum f_i \cdot r_i$$

Was kann man mit diesem Ansatz für das Reibungspotential anfangen? Ich möchte sagen: sehr wenig und sehr viel! Sehr wenig deshalb, weil eine Synthese des gesamten Potentialabfalles aus den Teilflüssen und den Teilwiderständen nicht möglich ist. Einerseits fehlen uns für weite Strecken (Parenchyme, Endodermis, Diskontinuitäten..) die Widerstandswerte, andererseits sind aber auch die Werte für die Wasservolumina in den einzelnen Leiterabschnitten nicht leicht festzustellen. Wir können also nicht den gesamten Potentialabfall aus den Teilgrößen berechnen, die auf der rechten Seite der Gleichung stehen. In dieser Hinsicht kann man also sehr wenig.

In einer anderen Hinsicht kann man mit dieser Gleichung aber doch sehr viel anfangen, wie ich an Hand eines Beispielen beweisen möchte. Und zwar kann man die Grundüberlegung dieser Gleichung, die Zerlegung des Reibungspotentials in Teilpotentiale, zur Gewinnung von besseren Vorstellungen über die Potentialverteilung im Pflanzenkörper heranziehen.

Das Beispiel ist schon recht alt, wird aber immer wieder einmal aktuell. Wenn man das Wasserpotential in verschiedenen Höhen von Baumkronen misst, kommt man zu Ergebnissen, die auf den ersten Blick verwirren. Was sollte man erwarten? Das Bodenwasserpotential liefert natürlich für alle Teile der Baumkronen den gleichen Beitrag, einen Grundwert. Das zweite Glied, das Gravitationspotential, hängt nur von der unterschiedlichen Höhe des Messpunktes über der absorbierenden Wurzelzone ab: Auf je 10 m Höhe steigert das Gewicht der Wassersäule, die gehalten werden muss, die Zugspannung um ein bar. Und das dritte Glied, das Reibungspotential? Nun, so könnte man vielleicht argumentieren, beim Fluss des Wassers durch die Gefäße und Tracheiden sinken die Potentiale ab; wenn also der Unterschied zwischen zwei Punkten in 10 m Abstand schon bei ruhender Wassersäule 1 bar beträgt, dann wird er sicher noch

größer werden, wenn das Wasser strömt.

Er war daher sehr peinlich, als SCHOLANDER und seine Leute schon 1965 an *Sequoia* und *Pseudotsuga* etwas zu kleine Gradienten, also die Abnahme der Potentiale um weniger als ein bar auf 10 m Höhendifferenz, fanden. Tobiessen entdeckte 1971 bei Sequoiadendron ebenfalls zu kleine Gradienten, verstand die Welt nicht mehr und rief verzweifelt nach einer Revision der Kohäsionstheorie. Und Tom HINCKLEY und Gary RITCHIE fanden sogar eine Umkehr der Gradienten, also höhere Spannungen in den Zweigen an der Basis als in denen im Wipfel einer Tanne. Die Arbeitsgruppe von Ulrich ZIMMERMANN verwendete die anscheinend zu kleinen Gradienten in einem Tropenbaum noch in den Neunzigerjahren als Argument gegen die Kohäsionstheorie.

Wie soll man diese Ergebnisse wirklich deuten? Die Lösung zeigt, dass nichts so gefährlich ist wie saloppe Sprachklischees. Echte Gradienten bauen sich nur in einer zusammenhängenden Leitbahn auf, wo alle Abschnitte, die zum ersten Messpunkt führen, durch ihren Reibungswiderstand auch das Wasserpotential im zweiten Punkt beeinflussen. Was wurde aber in diesen Versuchen tatsächlich gemessen? Nicht vielleicht die Potentialunterschiede im Hauptstamm, der ja ein durchgehendes Leitungsrohr darstellt. Nein, Endzweige der Seitenäste, und diese sitzen ja gar nicht an einer zusammenhängenden Leitstrecke! Ein Teil ihres Gesamtpotentials baut sich erst beim Fluss des Wassers nach der Abzweigung vom Hauptstamm auf. Und nach unseren Messungen kann bei starker Transpiration das Gesamtwasserpotential in Koniferen pro Meter der starken Seitenäste um mindestens 1,5 bar fallen! Das wurde in der Zwischenzeit von vielen anderen Arbeitsgruppen bestätigt.

Daraus ergibt sich, dass wir die Reibungspotentiale für jeden einzelnen Zweig gesondert berechnen müssen, und zwar nach unserer Summenformel. Teile des Leitweges, die zu einem Endzweig an der Basis führen, sind ja durchaus autonom und haben nichts mit denjenigen Teilen des Stammes zu tun, die in den Wipfel führen. Mel TYREE geht sogar noch weiter und vergleicht in einer Arbeit von 1988 die Seitenzweige mit unabhängigen Bäumen, die im Hauptstamm "wurzeln".

SCHOLANDER und TOBIESSEN fragten sich, warum der Abfall der Gesamtwasserpotentiale mit der Höhe oft nicht einmal den Gradienten von 0,1 bar pro Meter erreicht, der sich ja aus  $\Psi_G$ , dem Gravitationspotential, ergibt; wir haben das jetzt als Scheinproblem erkannt: Gradienten kann es nur in kontinuierlichen Leitstrecken geben,

nicht in teilweise unabhängigen Endzweigen!

### **Die Gleichung für die "Antworten" im Pflanzenkörper**

Wir haben uns jetzt sehr lange mit der ersten Gleichung in unserem System beschäftigt, die die Kontinuumsansprüche beschreibt. Hier ist also die Wirkung der Umweltfaktoren und ihrer Variabilität integriert, was ja das Wesen der Ökophysiologie ausmacht. Dennoch wird es jetzt Zeit, dass wir uns mit der zweiten Seite beschäftigen, mit den "Antworten" und Reaktionen des Pflanzenkörpers auf die Ansprüche des Kontinuums. Diese Gleichung (2) stellt jene thermodynamischen Faktoren zusammen, die herangezogen werden können, um an einem bestimmten Punkt in der Pflanze das vorgegebene Gesamtwasserpotential einzustellen. Da müssen wir gleich einmal unsere Sprache überprüfen. Wir haben bisher immer vom Gesamtwasserpotential eines bestimmten Blattes oder eines der Zweige in einer bestimmten Höhe gesprochen. Nun, für die Zwecke der zweiten Gleichung müssen wir viel präziser werden. Wir haben es auf engstem Raum mit sehr unterschiedlichen Kompartimenten zu tun, in denen die osmotisch wirksamen Teilchen sehr verschieden konzentriert sind und ganz verschiedene Druckverhältnisse herrschen. Das Gesamtwasserpotential in nahe benachbarten Kompartimenten ist stets praktisch gleich: Jede Veränderung führt zu einer Wasserverschiebung zwischen den Kompartimenten, die das Gleichgewicht erneut einstellt. Dadurch ändern sich dort die Teilpotentiale der Gleichung (2), also die osmotischen und die Druckgrößen.

Wir können zunächst die Zellwand und das lebende Protoplasma aus unseren Überlegungen ausklammern. Sie bieten keine direkten Messmöglichkeiten für osmotische Verhältnisse, zumindest bei höheren Pflanzen nicht. Immerhin können wir annehmen, dass in der Zellwand der Gehalt an gelösten Stoffen wahrscheinlich etwas höher sein wird als im Xylem, besonders wenn es sich um transpirierende Zellwände handelt, und dass im Protoplasma sehr viele kleinere Moleküle, aber auch Makromoleküle gelöst sind und zum osmotischen Potential beitragen.

Das Xylem haben wir bereits besprochen: Wir wissen, dass dort ein variabler Unterdruck herrscht, dass aber das osmotische Potential im allgemeinen zu vernachlässigen ist. Darauf beruht ja die ganze Messphilosophie der Druckkammermethode. Wir können also schreiben:

$$(-)\Psi_{t \text{ Xylem}} = (-)\Psi_{p \text{ Xylem}}$$

Die negativen Drücke allein stellen also das negative Gesamtwasserpotential ein. In der Vakuole dagegen spielen beide Größen, die osmotische und die hydrostatische, eine Rolle. Wir müssen also schreiben:

$$(-)\Psi_{t \text{ Vakuole}} = (-)\Psi_{o \text{ Vakuole}} + (+)\Psi_{p \text{ Vakuole}}$$

Das Gesamtwasserpotential setzt sich also aus dem osmotischen Potential der Vakuole und einer Druckkomponente, die man hier meist Turgorpotential nennt, zusammen. Dieses Turgorpotential ist nun auch in Hinblick auf die Verhältnisse im Protoplasma sehr interessant. Es kommt dadurch zustande, dass das sehr negative osmotische Potential zu einem Einstrom von energiereicherem Wasser in die Vakuole führt; deren Vergrößerung presst dann den Protoplasmaschlauch gegen die Zellwand. Die elastisch gespannte Zellwand drückt natürlich nach innen auf den gesamten Protoplasten. Numerisch muss der Druck auf die Kompartimente innerhalb der Zellwand daher genau gleich sein. Mit anderen Worten:

$$(+)\Psi_{p \text{ Protoplasma}} = (+)\Psi_{p \text{ Vakuole}}$$

Daraus ergibt sich aber zwingend eine weitere Beziehung:

$$(-)\Psi_{o \text{ Protoplasma}} = (-)\Psi_{o \text{ Vakuole}}$$

Der Wasserhaushalt der Vakuole liefert also ein relativ einfaches Maß für die komplizierten Verhältnisse im Protoplasma!

Wie bestimmt man nun die beiden Größen der Gleichung (2) in der Vakuole? Zunächst können wir sagen, dass die direkte Messung des Turgordruckes zwar möglich ist, aber kaum unter ökophysiologischen Bedingungen. Man kann mit einer flüssigkeitsgefüllten Glaskapillare die Zellwand durchstechen und den Druck der Vakuolenlösung registrieren, wobei sich hochinteressante zusätzliche Möglichkeiten (Druckstöße, Permeabilitätsuntersuchungen, Elastizitätsverhalten der Zellwand) ergeben. Die recht kom-

plizierte Apparatur wurde von Udo ZIMMERMANN und seinen Mitarbeitern auch im Freiland eingesetzt, dies war aber äußerst mühsam.

Hingegen wurde und wird das osmotische Potential sehr häufig unter ökophysiologischen Gesichtspunkten untersucht. Wir können hier drei Gruppen von Methoden unterscheiden: Einzelzellmethoden, Presssaftmethoden und Druck-Volumen-Kurven.

Die "Einzelzellmethoden" haben eine lange Tradition. Sie gestatten die mikroskopische Ermittlung des osmotischen Potentials für einen bestimmten Standardzustand, nämlich den Turgorverlustpunkt. Das einfachste Verfahren ist die Ermittlung der Grenzplasmolyse. Man bringt dazu Gewebestückchen oder Einzelzellen in fein abgestufte Lösungen von osmotisch wirksamen Substanzen, die nicht oder nur sehr langsam permeieren. Zucker (etwa Saccharose) und Zuckeralkohole (etwa Mannit) sind hier besonders günstig, weniger geeignet sind anorganische Salze, da sie in höherer Konzentration oft toxisch wirken. Man hat also eine ganze Serie von Schälchen vor sich und betrachtet nach einer gewissen Zeit der Gleichgewichtseinstellung die einzelnen Proben im Mikroskop. In den konzentrierten Stufen hat sich der Protoplast von der Wand abgehoben, da die Vakuole sehr weit geschrumpft ist. In den verdünntesten Stufen sieht man dem Schnitt nicht viel an: Er hat zwar Wasser verloren, aber die Zellen sind noch immer turgeszent, der Protoplast liegt der Wand an. Irgendwo dazwischen gibt es eine Konzentrationsstufe, in der sich bei etwa 50 % der Protoplasten das Plasmalemma an einer Stelle ein wenig von der Wand abgehoben hat. Hier kann man sagen, dass gerade kein Turgor mehr herrscht und das osmotische Potential der Außenlösung gleich dem in der Vakuole ist. Es gibt allerhand Varianten dieser Methode, aber infolge ihres sehr großen Zeitaufwandes wird sie heute kaum mehr angewendet.

Hingegen wird die Bestimmung osmotischer Potentiale an Presssäften auch heute noch in großem Umfang durchgeführt. Diese Methoden arbeiten also mit Lösungen und sind natürlich auch auf reine Chemikalien anwendbar.

Hier wäre einmal zunächst die altherwürdige kryoskopische Methode zu nennen. Sie wurde von Chemikern schon vor der Jahrhundertwende entwickelt und auf pflanzliche Presssäfte zunächst in Großbritannien angewendet. Später, etwa ab 1930, war es dann vor allem die Schule von Heinrich WALTER (+ 1989), in der eine Fülle von Daten zusammengetragen wurde. Die Grundlage der Kryoskopie ist physikochemisch genau erforscht: Der Gefrierpunkt einer Lösung wird umso niedriger, je negativer ihr osmoti-

ches Potential ist. Nun friert allerdings eine Lösung niemals sofort ein, wenn man sie genau auf den Gefrierpunkt bringt. Sie bleibt im Gegenteil auch noch unter diesem Punkt eisfrei, wenngleich es sich dabei um einen metastabilen Zustand handelt. Durch Impfen mit Eiskristallen oder durch mechanische Erschütterung läßt sich dieser metastabile Zustand aufheben. Dabei wird mit einem Schlag Wärme frei, und die gefrierende Lösung erwärmt sich bis zum Gefrierpunkt.

In der Praxis geht man so vor, dass man eine kleine Menge der Untersuchungslösung um ein bis zwei Grad unterkühlt und dann (meist durch mechanische Erschütterung) zum Gefrieren bringt. Die Temperatur steigt dann rasch bis zum Gefrierpunkt an, der als Plateauwert einige Zeit lang erhalten bleibt. Die Temperaturmessung erfolgt heute mit Thermoelementen oder Thermistoren (Widerstandsthermometern). In den modernen Geräten sind alle diese Schritte automatisiert.

Man kann so leicht die Gefrierpunktsdepression des Saftes in °C ermitteln und daraus mit einer einfachen Beziehung das osmotische Potential berechnen:

$$\text{GPD (}^{\circ}\text{C)} \cdot -12,12 = \Psi_0 \text{ (bar)}$$

Die Genauigkeit der Messmethode selbst hängt von technischen Details ab; sie ist aber jedenfalls sehr hoch. Allerdings gibt es gelegentlich Presssäfte, die sich schwer unterkühlen lassen oder verzögerte Eisbildung zeigen. Diese lassen sich mit dieser Methode schwer messen. Hier hilft dann die Dampfdruckosmometrie, die eine Variante der Thermoelementpsychrometrie ist.

Es stehen uns also einige durchaus erprobte und zuverlässige Methoden für die Messung von Lösungen zur Verfügung. Wir müssen uns aber jetzt eine andere Frage stellen: Wie weit ist ein Presssaft aus dem Pflanzengewebe wirklich identisch mit dem Zellsaft, wie weit entspricht sein osmotisches Potential demjenigen der Vakuole? Es gibt hier zunächst einige Vorsichtsmaßnahmen, die man relativ leicht einhalten kann. Man war früher der Meinung, dass es genüge, die frisch gesammelten Proben bei hohem Druck abzupressen, um auf diese Weise den Zellsaft zu gewinnen. Nun ist aber Druck an sich für die Pflanzenzelle recht unschädlich; das beweisen schon die hohen Werte für den Turgordruck. Man hat daher bald gesehen, dass es nötig ist, das Pflanzenmaterial zuverlässig abzutöten; sonst presst man nämlich reines Wasser aus den Zellen heraus, und die osmotisch wirksamen Stoffe werden von den semipermeablen Plasmamembranen zurückgehalten. Meist tötet man die Proben heute durch

Erhitzen auf etwa 95 Grad ab. Methodische Details des Sammelns, Erhitzens und Pressens wurden vor allem von WALTERs Schüler Karlheinz KREEB optimiert.

Identisches Material liefert bei Einhaltung aller Vorsichtsmaßnahmen Presssäfte mit gut reproduzierbaren osmotischen Potentialen. Nur ist damit immer noch nicht gesagt, dass dieser Saft tatsächlich dasselbe osmotische Potential wie der Zellsaft in der Vakuole aufweist. Und tatsächlich gibt es gegen diese Annahme einige gewichtige Einwände. Zunächst wurde schon frühzeitig die Meinung vertreten, dass das Wasser der Vakuole sich beim Abtöten mit dem Wasser des Protoplasmas, dem Wasser der Zellwände und demjenigen der Gefäße vermischen müsste. Alle Kompartimente außerhalb der Vakuole liefern Lösungen mit höheren osmotische Potentiale als die Vakuole.

Der Xylemsaft enthält sehr wenig an osmotisch wirksamen Substanzen, die Zellwand etwas mehr, aber dennoch weit weniger als die Vakuole. Und im Protoplasma ist zwar die Gesamtsumme der osmotisch wirksamen Stoffe gleich groß wie in der Vakuole, doch besteht ein guter Teil davon aus Makromolekülen, die beim Abtöten koagulieren und nicht mehr löslich bleiben. Ein Presssaft, der beim Abtöten des lebenden Protoplasmas aus diesen Kompartimenten neu zusammengemischt wird, muss daher schon deshalb ein weniger negatives osmotisches Potential aufweisen als die Vakuole der lebenden Zellen. Der große Vorkämpfer der Kryoskopie, Heinrich WALTER, hat dieses Argument nie anerkannt und in den Dreißigerjahren heftige literarische Fehden mit Gegnern wie URSPRUNG und BLUM in der Schweiz geführt. In letzter Zeit ist man sich aber ziemlich sicher, dass Presssäfte, so sorgfältig sie auch gewonnen und gemessen werden, kein verlässliches Maß für die osmotischen Verhältnisse in der Vakuole der lebenden Zelle abgeben. Die Beweise kommen aus zwei Richtungen.

Zunächst gibt es eine Variante der Dampfdruckosmometrie, bei der das lebende Gewebe zwar abgetötet, aber nicht ausgepresst wird. Man kann ja einfach ein Blattscheibchen, das man in der Messkammer eines Thermoelementpsychrometers oder Dampfdruckosmometers messen will, vor der Messung samt dem Probenbehälter einfrieren oder erhitzen. Das tote Gewebe sollte dann eigentlich das selbe osmotische Potential haben wie der Presssaft, der daraus gewonnen werden kann. Merkwürdiger Weise hatte diese Annahme jahrzehntelang niemand überprüft; Presssäfte und abgetötete Gewebeproben wurden daher nebeneinander und durcheinander für Messungen

verwendet und als gleichwertig anerkannt.

Wir haben nun vor ein paar Jahren vergleichende Untersuchungen zu dieser Frage durchgeführt. Sie zeigten beträchtliche Unterschiede zwischen Presssäften und abgetöteten Gewebestückchen auf. Und zwar ist das osmotische Potential des Presssaftes stets weniger negativ als das des Gewebestückchens. Warum ist das so? Offenbar bleiben beim Abpressen im Rückstand, dem Presskuchen, osmotisch wirksame Teilchen zurück und werden nicht mit der Flüssigkeit abgepresst.

Einen zweiten Hinweis darauf, dass die Bestimmung osmotischer Potentiale der Vakuole an Presssäften problematisch ist, liefert die Methode der Druck-Volumen-Kurven. Und das ist ein sehr wichtiges Verfahren mit vielen ökophysiologischen Anwendungsmöglichkeiten.

Die Grundlage der Druck-Volumen-Kurve ist eine physikochemische Beziehung zwischen dem osmotischen Potential, das eine gegebene Anzahl an gelösten Teilchen entwickelt, und dem Wasservolumen, in dem diese Teilchen gelöst sind. Man kann schreiben:

$$\Psi_0 \cdot V = \text{const}$$

Das ist nichts anderes als eine Variante des Boyle'schen Gesetzes. Das Produkt aus osmotischem Potential und Volumen sollte also konstant sein, solange diese Beziehung gilt. Trägt man die Messpunkte in einem Diagramm auf, dessen Achsen das osmotische Potential und das Lösungsvolumen bilden, dann erhält man einen Hyperbel-Ast. Man kann nun diese Beziehung ganz offensichtlich auch umformen, und zwar auf zwei Arten:

$$\Psi_0 = 1/V \cdot \text{const} \quad \text{und}$$

$$V = (1/\Psi_0) \cdot \text{const}$$

Wenn man das tut, wird in beiden Fällen die Beziehung linear. Es gibt allerdings Unterschiede: Die erste Umformung liefert eine anschaulichere Kurve, da alle Messpunkte dargestellt werden können. Bei der zweiten Umformung kann man wenig

negative Werte nicht darstellen, da der Kehrwert eines Potentials von 0 bar den Wert "unendlich" hätte.

Diese beiden Beziehungen kann man nun heranziehen, um Messdaten in ein Diagramm einzutragen und zu analysieren. Bei genauer theoretischer Untersuchung stellt sich heraus, dass die zweite Transformation, die als Diagramm weniger anschaulich ist, genauere Zahlenwerte für einige der abgeleiteten Parameter ergibt. Die erste Transformation wird daher besser nicht für tatsächliche Auswertungen und Berechnungen herangezogen. Das ist aber ein relativ unwichtiges Problem, das nur dann eine Rolle spielt, wenn wir konkret mit Druck-Volumen-Kurven arbeiten wollen.

Welche Messdaten können wir verwenden? Zunächst einmal natürlich zellphysiologische, bei denen man das osmotische Potential einer Lösung kennt und das Volumen messen kann. Wir können also direkt beobachten, ob sich die lebenden Zellen wirklich so verhalten, wie es unsere Theorie voraussagt. Das hat eine frühere Mitarbeiterin von Prof. Walter URL, Frau Dr. Waltraud GERDENITSCH, am Institut für Pflanzenphysiologie der Universität Wien tatsächlich einmal durchexerziert, und sie hat mir einen Satz ihrer Bilder zur Verfügung gestellt.

Man ist aber nicht auf zellphysiologische Daten angewiesen. Die ersten, die auf diese interessante Tatsache aufmerksam machten, waren SCHOLANDER und seine Mitarbeiter schon im Jahre 1965, in der gleichen Arbeit, in der sie die Druckkammermethode zur Bestimmung des Gesamtwasserpotentials vorstellten. Später leisteten dann vor allem HAMMEL und TYREE weitere Entwicklungsarbeit, und auch wir beschäftigten uns seit 1977 in mehreren Arbeiten mit Theorie und Praxis dieser Methode. Das Grundprinzip dieser Überlegung ist das folgende:

In einer turgeszenten Zelle wird das Gesamtwasserpotential durch das osmotische Potential und das Turgorpotential eingestellt. Wenn aber die Zelle ständig Wasser verliert, geht der Turgordruck gegen 0, und schließlich hängt  $\Psi_t$  nur mehr von einer Größe ab, nämlich von  $\Psi_o$ . Es genügt also dann eine Messung des Gesamtwasserpotentials, um in einer turgorlosen Zelle auch das osmotische Potential zu erfassen. Und wenn man die Messungen nicht an Einzelzellen, sondern an ganzen Organen, etwa Blättern oder Zweigen, ausführt, dann erhält man Messdaten für die osmotischen Potentiale im Durchschnitt aller Zellen in dem Organ.

Was wir jetzt noch brauchen, ist ein Maß für den Wassergehalt des Organs. Man ge-

winnt dieses Maß aus den Gewichtsänderungen, die während des Austrocknungsvorganges gemessen werden. In der Praxis gehen wir üblicherweise so vor, dass wir ein Blatt zunächst "über Nacht", also etwa 12 - 18 Stunden, aufsättigen und dann sein Sättigungsgewicht bestimmen. Dann wird sofort eine Messung des Gesamtwasserpotentials in der Druckkammer angeschlossen. Dieses erste Potential eines aufgesättigten Blattes liegt ganz nahe an 0 MPa, das Wasser kommt schon bei ganz geringem Pressluftdruck zum Vorschein. Anschließend wird das Blatt einfach auf dem Labortisch ausgelegt und kann eine Zeitlang vor sich hin transpirieren. Jene Amerikaner, die uns in dieser Methodik folgen, sprechen von einem "bench drying", also der "Trocknung auf der Laborbank". Dann folgen wieder eine Potentialbestimmung in der Kammer und eine Wägung; wenn wir ganz genau sein wollen, wägen wir vor und nach der Potentialbestimmung und berechnen den Mittelwert des Gewichtes. Wir erhalten also im Laufe einiger Stunden eine Reihe von Daten, bei denen je ein Gewicht und ein Potentialwert miteinander korrespondieren. Zur Konstruktion des Diagrammes müssen wir dann diese Daten noch umrechnen, und dazu benötigen wir noch einen abschließenden Wert, nämlich das Trockengewicht des Organs. Das erhalten wir durch Trocknung im Trockenschrank bei 100 °C bis zur Gewichtskonstanz, wofür wieder etwa ein Tag vergeht.

Unseren beiden Transformationen des Boyle'schen Gesetzes entsprechend tragen wir in die beiden Diagramme jeweils ein verschiedenes Maß für den Wassergehalt des Blattes ein. Wenn wir die erste Transformation wählen, dann benötigen wir den sogenannten "relativen Wassergehalt". Er wird folgendermaßen berechnet:

$$R = (FG - TG) / (SG - TG)$$

Hierbei ist FG das jeweilige Frischgewicht des Blattes, TG das Trockengewicht und SG das Sättigungsgewicht vor dem Beginn der Austrocknung. Für die zweite Transformation müssen wir das "Wassersättigungsdefizit" ansetzen, das einfach (1-R) ist. Beide Größen beziehen also das in einem Organ vorhandene Wasser auf die maximale Wassermenge, die bei voller Sättigung in diesem Organ gespeichert werden kann.

Sehen wir uns jetzt die entstehende Kurve an: Sobald die Zelle Wasser verliert, sinkt das Gesamtwasserpotential  $\Psi_t$  zunächst steil ab, wobei es eine gekrümmte Linie be-

schreibt. Wir bewegen uns hier im Bereich der turgeszenten Zelle, das Druckpotential  $\Psi_p$  ist also noch wirksam. Sobald die Zelle rund 20% ihres maximalen Wassergehaltes verloren hat, erreichen wir den Turgorverlustpunkt. Der Druck auf die Wand hört hier endgültig auf, von jetzt an gilt eine weitere Vereinfachung der Gleichung:

$$(-)\Psi_t^{\text{Vakuole}} = (-)\Psi_o^{\text{Vakuole}}$$

Das Gesamtwasserpotential der Vakuole ist also nur mehr von der Konzentration der gelösten Teilchen im Zellsaft abhängig. Bei weiterem Wasserentzug wird diese Lösung weiter konzentriert und das Potential fällt noch weiter, allerdings langsamer, wobei es einer Geraden folgt. Diese ergibt sich aus der Auftragung einer der beiden Größen (Druck oder Volumen) als Kehrwert und hat einen beträchtlichen Vorteil: Wir können sie nämlich graphisch oder rechnerisch nach beiden Seiten extrapolieren, sobald wir sie einmal festgelegt haben.

Die wichtigste Extrapolation ist die in den Bereich der turgeszenten Zelle. Hier haben wir die Möglichkeit, das jeweils vom Zellsaft vorgegebene osmotische Potential zu bestimmen. Das Druckpotential  $\Psi_p$  ergibt sich dann als Differenz zwischen den beiden Linien. Wir verstehen hier besonders gut die Wirkung des Turgordruckes in der Zelle: Er macht das an sich sehr negative Potential, das durch die konzentrierte Zellsaftlösung vorgegeben wird, positiver und ermöglicht so die Einstellung des richtigen Gesamtwasserpotentials in wenig gestressten Zellen, Geweben und Organen.

Wenn wir einmal diesen Kurvenverlauf für ein Organ festgelegt haben, dann sagt uns eine Messung des Gesamtwasserpotentials an parallelen Blättern oder Zweigen gleich viel mehr als vorher. Wir können sofort aus dem Diagramm entnehmen, welcher Turgordruck noch herrscht, wieviel Wasser die Zellen schon verloren haben und wie konzentriert die Zellsaftlösung ist. Ein und dasselbe Gesamtwasserpotential wird für verschiedene Pflanzen ganz unterschiedliche Bedeutung haben. Im einen Fall, wenn der Zellsaft der voll gesättigten Zelle viele gelöste Teilchen enthält, wird die Zelle bei  $-1.2 \text{ MPa}$  noch recht turgeszent sein und nur wenig Wasser verloren haben (wir sind ja noch auf dem steilen Ast der Kurve). Im anderen Fall wird dieses Potential bereits jenseits des Turgorverlustpunktes liegen und mit einer Erschlaffung der Zellen verbunden sein.

Ich möchte Ihnen zuerst zeigen, wie sich diese Tatsache im Freiland auswirkt, und

verwende dabei als Beispiel eine ziemlich alte Arbeit meiner Schülerin Dr. Heidrun Karlic.

Die Aufgabe bei dieser Dissertation war es, Parameter des Wasserhaushalts einiger immergrüner Laubgehölze zu untersuchen. Hauptversuchsobjekte waren der Kirschlorbeer (*Prunus laurocerasus* L.) und die Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.). Dabei wurden einerseits Tagesgänge des Gesamtwasserpotentials im Freiland mit der Druckkammer verfolgt, andererseits Druck-Volumen - Kurven erstellt. Besonders interessant war das Verhalten der verschieden alten Blätter, die an immergrünen Sträuchern gleichzeitig zu finden sind. Wenn man die Tagesgänge dieser Altersklassen ansieht, dann erhält man den deutlichen Eindruck, dass die jungen Blätter weniger gestresst sind als die voll ausgewachsenen: Ihre Potentiale erreichen im Tagesgang weniger negative Werte. Der Eindruck relativiert sich aber, wenn man aus den Druck-Volumen-Kurven den Turgor abliest, der diesen  $\Psi_t$  - Werten entspricht, und daraus einen Tagesgang für die Turgorpotentiale ableitet. Da sieht man auf einmal, dass die jungen Blätter trotz ihrer höheren Wasserpotentiale weit näher an den Turgorverlustpunkt herankommen als die alten.

Ganz allgemein kann man immer wieder beobachten, dass junge Blätter empfindlicher gegen starke Anspannungen des Wasserhaushaltes sind als die alten. Junge Triebspitzen vertrocknen bei ungenügender Bewässerung, während die älteren Blätter sich nach dem Ende der Stresssituation wieder erholen können. Der Grund dafür dürfte genau in dem vorhin beschriebenen Phänomen liegen, das sich in allen Messungen immer wieder bestätigt hat: Junge Blätter starten beim Austrieb mit sehr wenig negativen osmotischen Potentialen und haben daher wenig Spielraum für die Aufrechterhaltung des Turgors. Erst wenn die Wachstumsprozesse beendet sind, werden die höchsten Konzentrationen an osmotisch wirksamen Substanzen erreicht. Das zeigt sich zum Beispiel auch bei Messungen an *Quercus ilex*, einer Charakterart mediterraner Hartlaubformationen. Dass auch Kulturpflanzen unter Wasserstress leiden können und dann nicht ihr volles Produktionspotential entfalten, ist ja bekannt. Ich zeige Ihnen als Beleg eine Tagesgangmessung von Frau Prof. Silvia KIKUTA an einer Zuchtsorte von *Triticum turgidum* var. *durum*, dem tetraploiden Hartweizen. Wieder sehen wir, dass sich die osmotischen Potentiale der Blätter im Tagesgang für lange Zeit im Bereich des Turgorverlustpunktes halten können.

### ***Physiologische Auswirkungen von Änderungen im Wasserzustand***

Wir haben im bisherigen Verlauf der Vorlesung zunächst den Weg des Wassers vom Boden durch den Pflanzenkörper bis in die Atmosphäre betrachtet, wir haben uns dann mit den Energieänderungen beschäftigt, die das Wasser in diesem Kontinuum erfahren kann, und wir haben schließlich gesehen, wie die einzelnen Kompartimente des Pflanzenkörpers diesen Ansprüchen des Kontinuums genügen: Sie benützen nur zwei physikochemische Mechanismen (osmotische Effekte und Druck), um den geforderten Wert des Wasserpotentials einzustellen.

Als letzte, aber im Hinblick auf die Lebenstätigkeit interessanteste Kompartimente treten dabei diejenigen des Protoplasten in Erscheinung. Die Vakuole spielt dabei die Rolle eines relativ leicht messbaren Indikators für die Verhältnisse im Bereich der aktiven Lebenstätigkeit, im Protoplasma. Bei ausgewachsenen Dauergewebszellen, etwa in der Epidermis oder im Mesophyll, ist das Volumen des Protoplasmas viel kleiner als dasjenige der Vakuole. Der Wandbelag einer solchen Zelle stellt nur etwa 4 - 5% des gesamten Zellvolumens dar. Rein technisch ist also die Untersuchung der Vakuole viel einfacher: Bei der Herstellung von Presssäften überwiegt das Vakuolenwasser in der Mischprobe, und man kann sogar Druckmessgeräte gezielt in die Vakuole einführen, was beim Protoplasma kaum gelingt.

Wir haben ferner gesehen, dass die kontinuumsbedingten Änderungen des Gesamtwasserpotentials zunächst Änderungen auf der rechten Seite der Gleichung II erzwingen. Der positive Turgordruck nimmt bei fallendem  $\Psi_t$  ab, wahrscheinlich nur bis zum Wert 0. Es ist nämlich nicht ganz klar, ob in der schrumpfenden Zelle ein Spannungszustand entstehen kann, der die Druckwerte ins Negative verschiebt, aber dies scheint eher unwahrscheinlich. Gleichzeitig mit der Abnahme des Turgors fällt das osmotische Potential. All dies verändert die Bedingungen, unter denen das Protoplasma arbeitet.

Die Frage ist jetzt, welche physiologischen Vorgänge durch die Schwankungen des Turgors beeinflusst werden. Physiologische Vorgänge werden ja letzten Endes vom Protoplasma irgendwelcher Zellen gesteuert, weshalb man die Schaltstelle zwischen den Umweltbedingungen und ihrem Ablauf im Protoplasma suchen muss.

Hier erwähne ich mit Vorliebe den Sino-Amerikaner T.C. HSIAO. Er hat in besonders einprägsamer Art in verschiedenen Reviewartikeln auf die physiologischen Auswirkungen des Wasserzustandes hingewiesen. Das Diagramm zeigt die Konsequenzen, die

sich ergeben, wenn die Werte für das Gesamtwasserpotential nur wenig unter das Optimum reduziert werden. Als "Optimum" definiert Hsiao den  $\Psi_t$ -Wert gut bewässerter, mäßig transpirierender Pflanzen. Er bleibt also in diesem Punkt etwas vage. Immerhin sehen wir, dass verschiedene physiologische Reaktionen und Reaktionsketten bei unterschiedlichen Werten einsetzen. Zellwachstum, Proteinsynthese und der Gehalt an Nitratreduktase sind empfindlicher als Photosynthese oder Transpiration.

Eine solche Zusammenstellung ist nützlich, aber wir müssen weitere Fragen anschließen, um sie ganz zu verstehen. Die erste lautet: An welcher Stelle der Pflanze sollten die Wasserpotentiale und die Turgorwerte betrachtet werden, um die einzelnen Prozesse zu verstehen? Es ist unmittelbar einsichtig, dass Photosynthese oder Akkumulation von Abscisinsäure von den Verhältnissen des Blattes abhängen. Andererseits wird die Zellstreckung im Stamm natürlich von den in der Teilungszone herrschenden Zuständen gesteuert. Die Teilung von Zellen wird vom Wasserzustand des Xylems nahe dem Apikalmeristem beeinflusst, und die Nitratreduktase, die bei vielen Pflanzen nur in den Wurzeln tätig ist, würde dann von den Wurzelpotentialen abhängen. Es gibt eben, wie wir ja ausführlich besprochen haben, keinen einheitlichen Wasserzustand für eine ganze Pflanze, sondern recht unterschiedliche Wasserzustände für verschiedene Organe und Abschnitte des Leitweges in einer transpirierenden Pflanze. Derzeit fehlen noch oft die nötigen Detailuntersuchungen, um solche Verbindungen zwischen dem Wasserzustand und physiologischen Prozessen herstellen zu können.

Unsere zweite Frage müsste lauten: Hsiao zeigt Effekte des negativen Gesamtwasserpotentials auf. Wir müssen annehmen, dass dieses erniedrigte  $\Psi_t$  im Protoplasma zu erniedrigten Werten des Turgorpotentials und des osmotischen Potentials führt. Welches der Teilpotentiale ist nun der Auslöser der physiologischen Effekte?

Hier werden wir wohl realistischer Weise verschiedene Antworten geben müssen, je nach dem betrachteten Effekt. Für besonders viele Veränderungen bei Erniedrigung des Gesamtwasserpotentials wird der Turgorverlust verantwortlich gemacht. Zunächst sind einzelne Prozesse ganz direkt vom Turgordruck abhängig. Das betrifft vor allem die Zellstreckung, deren Geschwindigkeit dem Turgorpotential über einem Schwellenwert proportional ist:

$$dV^{\text{Zelle}} / dt = k (\Psi_p - \Psi_p')$$

Daraus ergeben sich Konsequenzen, die von Hsiao in einem recht instruktiven Diagramm zusammengestellt wurden. Reduzierte Zellstreckung bedeutet vor allem eine Verringerung des Blattwachstums mit Auswirkungen auf die Photosynthese, einen reduzierten Verbrauch von Assimilaten für den Einbau in neue Spross-Biomasse und eine Umlenkung des Wachstums auf die Wurzeln, die damit eventuell Kompensationen für den schlechten Wasserzustand erreichen können. Zu beachten ist, dass diese Kette von Vorgängen bereits von mildem Wasserstress ausgelöst werden kann.

Ein weiteres bekanntes Beispiel ist das Verhalten der Stomata. Es gibt Belege aus Freilanduntersuchungen wie auch aus Labormessungen, die einen Zusammenhang zwischen dem Turgorverlustpunkt und dem Spaltenschluss erkennen lassen. Dr. Tae-Myung YOON, ein früherer koreanischer Mitarbeiter, hat das Verhalten von Obstbaumblättern untersucht. Das Hauptergebnis war, dass die Blätter verschiedener Arten sich im Jahresgang verschieden verhalten können. Der Schwellenwert des Wasserpotentials für den Beginn der Schließreaktion hängt bei der Vogelkirsche das ganze Jahr über eng mit dem Turgorverlustpunkt zusammen, die Zwetschke verhält sich im Frühjahr ebenso, doch schliessen sich die Spalten ab Mitte Juli auch weit unter dem Turgorverlustpunkt nicht mehr. Es scheint so, als hätte die Photosynthese während der Zeit der Fruchtreife Vorrang, so dass der Wasserregelkreis nicht mehr funktioniert. Es gibt auch weitere Hinweise darauf, dass der Fruchtansatz das Verhalten der Spaltöffnungen beeinflusst. So hat DeJONG (1986) beobachtet, dass die Spaltenweite in fruchtenden Pflanzbäumchen während der Phase starken Fruchtwachstums größer als in künstlich entfruchteten Bäumchen oder Ästen war.

Oertli weist darauf hin, dass auch subtilere Prozesse vom Turgordruck direkt beeinflusst werden können. Schwankungen des Druckes haben nur wenig Einfluss auf chemische Reaktionen zwischen Molekülen von geringem Molekulargewicht; hingegen können Reaktionen, an denen Makromoleküle beteiligt sind, in ihrer Gleichgewichtslage vom hydrostatischen Druck, also auch vom Turgor, sehr wohl verändert werden. Solche Reaktionen sind aber auch Enzymreaktionen oder die Teilung der  $\alpha$ -Helix der Nukleinsäuren. Diese Vorgänge sind also druckabhängig. Freilich hängen einige von ihnen auch stark von der Anlagerung von Wasser an die Makromoleküle ab, also von der

Hydratisierung, und die kann ihrerseits wieder vom osmotischen Potential beeinflusst werden.

Man muss also, bei voller Anerkennung der Wichtigkeit des Turgors, darauf hinweisen, dass auch rein osmotische Effekte eine Rolle spielen können. Versuche des Amerikaners John BOYER haben gezeigt, dass die Aktivität isolierter Chloroplasten über den ganzen Bereich der Wasserpotentiale genau mit der Aktivität intakter Blätter übereinstimmt. Das heißt, dass nicht nur die Stomatabewegung, sondern synchron dazu auch die biochemische Aktivität der Chloroplasten durch das Wasserpotential beeinflusst werden. Das lässt sich nur auf eine Änderung des Quellungszustandes im Protoplasma zurückführen, und daran ist sicher die Erniedrigung des osmotischen Potentials mitbeteiligt.

Wichtig ist das osmotische Potential auch für die Frage der Trockenresistenz. Das Absterben stark ausgetrockneter Gewebe dürfte auf die Erhöhung der Salzkonzentration und die damit bewirkte Belastung der Membranen zurückzuführen sein und nicht so sehr auf den Turgorverlust. In vielen Fällen wird nämlich der Beginn der Absterbevorgänge erst bei hohen Wassersättigungsdefiziten erreicht, lange nachdem der positive Turgor bereits verschwunden ist. Zu diesem Zeitpunkt ist die Konzentration der Vakuolenlösung schon auf mindesten den doppelten Wert dessen angestiegen, was bei voller Sättigung gemessen werden kann. Die durch die Entwässerung erhöhte Konzentration osmotisch wirksamer Stoffe wird aber vom Protoplasma nur bis zu einem gewissen Ausmaß ertragen.

Das lässt sich auch elektronenmikroskopisch zeigen. Die trockenempfindliche Baumwolle, *Gossypium hirsutum*, wurde von Vieira da Silva mit einer resistenten Wildart aus Afrika, *Gossypium anomalum*, verglichen. Bei Wasserstress zeigt das Cytoplasma der empfindlichen Art nach einiger Zeit starke Vakuolisierung. Die Granstruktur der Chloroplasten bricht zusammen, die Thylakoide schwellen an. In den Mitochondrien werden die Cristae eingeschmolzen. Die Peroxisomen, kleine Plasmaorganellen, degenerieren. In der resistenten Wildart finden diese Effekte später oder bei stärkerem Stress statt als in der Kulturbaumwolle. Allgemein lässt sich sagen, dass die Kompartimentierung der Zelle bei Wasserstress zusammenbricht. Dadurch werden nach weiteren Untersuchungen Vieiras Hydrolasen und Lipasen frei, die eine zerstörende Wirkung auf die Proteine und die Lipide ausüben.

Geht man auf die Ebene der Makromoleküle, dann erkennt man einen Einfluss des Wasserzustandes auf die Proteinsynthese. Die eleganteste Nachweismethode dafür ist die Feststellung des Verhältnisses zwischen freien Ribosomen und Polyribosomen. Bekanntlich lagern sich bei der Synthese der Proteine mehrere Ribosomen an ein einzelnes Molekül einer Boten-RNA an. Man bezeichnet diese Aggregate aus m-RNA und Ribosomen, die die eigentliche Syntheseleistung vollbringen, als Polyribosomen oder "Polysomen". Je größer der Prozentsatz der Ribosomen in diesem aktiven Zustand ist, desto mehr Protein wird synthetisiert. Hsiao, Hinckley und andere konnten nachweisen, dass selbst milder Wasserstress den Anteil dieser aktiven Ribosomen reduziert, dass also die Neusynthese von Proteinen reduziert wird. Enzyme werden in diesem Zustand zwar abgebaut, aber nicht mehr ersetzt. Es gibt viele Hinweise darauf, dass enzymatische Aufbauvorgänge unter Wasserstress tatsächlich stark reduziert werden.

Auch in die hormonellen Gleichgewichte im Pflanzenkörper greift der Wasserstress ein. Vor allem die Cytokinine und die Abscisinsäure (ABA) sind hier betroffen und können ihrerseits weitere Effekte auslösen.

Zunächst zu den Cytokininen. Es sind dies Purinderivate, die in der Wurzel gebildet und von dort in den Spross exportiert werden. Es ist schon länger bekannt, dass die Cytokinine die Alterungsvorgänge verzögern und die Proteolyse verhindern; ich erinnere hier an die recht bekannten älteren Versuche von Kurt MOTHES, der Kinetin-behandelte Blatthälften lange grün und vital erhalten konnte, während die unbehandelten Kontrollhälften bereits vergilbten. Nun sind aber Alterungsvorgänge und Proteolyse, also Proteinabbau, bekannte Erscheinungen an Pflanzen unter Wasserstress. Eine israelische Arbeitsgruppe, vor allem ITAI und VAADIA, konnte zeigen, dass die Xylemflüssigkeit gestresster Pflanzen weniger Cytokinin enthält als diejenige normal bewässerter, und zwar auch noch einige Zeit nach dem Ende des Trockenstresses. Auch wenn man die Wasserpotentiale im Spross durch stärkere Transpiration ( $\Psi_R$ ) negativer macht, wird weniger Cytokinin erzeugt; wir haben also eine Rückkoppelung auf die Synthese in der Wurzel vor uns, deren Mechanismus allerdings noch nicht ganz klar ist. - Führt man Cytokinine künstlich zu, dann kann man die sichtbaren Auswirkungen des Wasserstressses verhindern. Eine verblüffende Tatsache ergab sich beim Studium der Stomata unter dem Einfluss von Cytokininen: In zahlreichen Arten führen sie bei gestressten Pflanzen nach künstlicher Zufuhr zur Erweiterung der Stomata. Es

gelingt sogar, die Schließbewegung so weitgehend zu übertölpeln, dass sich die Blätter zu Tode transpirieren. Allerdings erfordert die Reaktion der Stomata einige Zeit und man kann daher die Kurzzeiteffekte, also rasche Reaktionen der Stomata auf Umwelteinflüsse, nicht dem Cytokinin zuschreiben. In diesem Zusammenhang sind auch Untersuchungen an einer Paradeisermutante, *flacca*, interessant, die bei Wasserstress rasch welkt, weil ihre Stomata sich abnormal verhalten und nicht schließen. TAL & IMBER untersuchten diese Mutante im Detail. Die hormonelle Balance ist schwer gestört: Einerseits enthält die Pflanze mehr Cytokinin, andererseits aber viel weniger Abscisinsäure (ABA). Und damit sind wir beim zweiten wichtigen Hormon des Wasserhaushaltes, das sogar im Vordergrund des Interesse steht. Man kann die phänotypische Erscheinung der Pflanze durch Besprühen mit einer ABA-Lösung wiederherstellen. Offenbar sind also hier auch die Schließbewegungen der Stomata wieder möglich. In der Wirkung auf die Stomata ist also ABA ein Gegenspieler der Cytocinine. ABA hat außer der bereits ziemlich gut untersuchten Wirkung auf die Stomata aber auch noch eine zweite: Es erhöht die Wasserpermeabilität der Wurzel. Auch das könnte zu einer Verbesserung des Wasserzustandes der Pflanze führen (weniger  $\Psi_R$  in der Wurzel). Doch ist dieser Effekt erst wenig untersucht. Außerdem weiß man zwar, dass sich unter Stress der ABA-Gehalt der Blätter erhöht, doch man weiß nicht, ob auch die Wurzeln unter natürlichen Bedingungen eine erhöhte Zufuhr dieses in den Blättern synthetisierten Hormones erhalten.

Abschließend kann man sagen, dass verschiedene Hormongruppen offenbar als Reaktion auf Umweltereignisse wie Wasserstress verändert werden können. RASCHKE, der sich viel mit Stomatareaktionen beschäftigt hat, glaubte sogar, auch die Steuerung der raschen Öffnungs- und Schließbewegungen ganz vorwiegend den Hormonen zuschreiben zu müssen, vor allem der ABA. Die Engländer, etwa MANSFIELD, waren da stets viel vorsichtiger, und RASCHKE hat auch in Deutschland nicht allzuviel Gegenliebe mit seiner ziemlich extremen Ansichten gefunden. Eher nimmt man heute an, dass die Hormonveränderungen eine gewisse Grunddisposition der Pflanze fixieren, dass also nach einiger Zeit der guten Cytokininversorgung die Pflanze zum Offenhalten neigt, während nach längerem Stress durch ABA eine gewisse "Vorsicht" induziert wird.

## **Die Resistenz gegen Wasserstress**

In Zeiten extremer Dürre wird die Pflanze mit allen Anpassungen und Umstellungen des Stoffwechsels nicht zum Ziel kommen, das in diesem Fall Überleben heißt. Wenn der Wassergehalt der Zellen auf unter 50% des Wertes bei voller Sättigung gefallen ist, kommt es bei den meisten höheren Pflanzen zu nekrotischen Erscheinungen an den Organen, die durch den Tod einzelner Zellen und ganzer Gewebepartien ausgelöst werden. Man vermutet, dass besonders die Zerstörung von Biomembranen an diesen Vorgängen maßgeblich beteiligt ist. Schließlich sterben so viele Zellen und Organe ab, dass das Überleben der Pflanze gefährdet ist. Wenn dann Regenfälle neues Wasser zuführen, zeigt sich das unterschiedliche Regenerationsvermögen der einzelnen Arten. Manche können ihre Blätter ersetzen und auch aus schlafenden Knospen austreiben und den Vegetationskörper regenerieren, während andere dazu kaum in der Lage sind.

Wir können die Reaktionsmechanismen, die einer Pflanze zur Verfügung stehen, um Widerstandsfähigkeit (*Resistenz*) gegenüber einer außergewöhnlichen Belastung (*Stress*) zu entwickeln, ganz allgemein in drei Gruppen einteilen:

Stressresistenz

Stressvermeidung	Stresstoleranz	Restitution von Schäden
------------------	----------------	-------------------------

Dieser sehr brauchbaren Einteilung liegt die triviale Erkenntnis zugrunde, dass die lebenden Zellen Belastungen nicht unbegrenzt vertragen, dass der Organismus sie also entweder klein halten oder ihre Verträglichkeit erhöhen muss, wenn die Stresssituation bewältigt werden soll. Wird der Stress von Teilen des Pflanzenkörpers nicht toleriert, so können Schäden immer noch repariert (restituiert) werden. Hier ergibt sich im speziellen folgendes Schema:

Trockenresistenz

a) Trockenheitsvermeidung	b) Trockentoleranz	c) Restitution
---------------------------	--------------------	----------------

Ich möchte hier zunächst eine ganz kleine Warnung anbringen: Man muss vorsichtig mit dem Begriff der Resistenz sein, vor allem, wenn es sich um Nutzpflanzen handelt. Wir sind bei einem solchen Versuch sofort mit terminologischen Problemen konfrontiert,

da schon das Wort "Resistenz" alles andere als eindeutig ist. Das zeigt das Beispiel vom Apfelbaum und der Tanne.

Die Äpfel gehören zum Ressort der Landwirte. Wenn nun ein Obstbauer nach einer trockenresistenten Apfelsorte sucht, dann will er eine finden, deren Ertrag an Früchten auch unter Stressbedingungen hoch ist. Wenn die Forstwirte im Wallis trockenresistente Genotypen der Weißtanne orten, dann meinen sie damit, dass diese Bäume unter Stressbedingungen Holzzuwächse zeigen und Extremsituationen ohne Schäden an Nadeln, Zweigen und Ästen, also ohne akute Absterbeerscheinungen, überstehen. Ich behaupte einmal, dass dem botanischen Ökophysiologen diese zweite, eher forstliche Einstellung irgendwie näher liegt, aber die landwirtschaftliche hat natürlich die gleiche Berechtigung. Der eine sucht also nach der Resistenz des Ertrags an reproduktiven Organen, der andere nach der Resistenz des vegetativen Körpers. Das sind zwei durchaus unterschiedliche Erwartungshaltungen, die da an zwei Baumarten hergetragen werden, und auch in anderen Fällen werden wir je nach den genutzten Pflanzenteilen unter dem Begriff "Resistenz" recht Unterschiedliches verstehen. Hier heißt es also aufpassen, vor allem bei Quantifizierungsversuchen und Angaben von Grenzen der Resistenz.

Wir wollen uns nun mit Strategien der Pflanzen beschäftigen, die die negativen physiologischen Auswirkungen von Wassermangel verhindern helfen. Wassermangel entsteht durch das meteorologische Phänomen der Dürre, also durch das Auftreten von Perioden ohne ausreichende Niederschläge. Eine erste wichtige Vermeidungsstrategie von Pflanzen an potentiellen Stressstandorten ist nun ein Ausweichverhalten (engl. escape): der gesamte Lebenszyklus oder zumindest die physiologische Aktivität wird in Perioden ohne Trockenstress verlagert. So schließen etwa die Wintergetreidesorten ihren Lebenszyklus früh ab. Das sollte verhindern, dass sie von der schweren sommerlichen Trockenheit ihres Entstehungsgebietes im fruchtbaren Halbmond betroffen werden. Auch andere einjährige Kulturpflanzen lassen sich züchterisch und pflanzenbaulich, etwa durch die Selektion frühreifer Genotypen oder die Wahl des Anbauzeitpunktes, zum Ausweichen vor Dürreperioden veranlassen. Damit eine solche Strategie greift, muss aber eine Bedingung erfüllt sein: Die Trockenperioden müssen regelmäßig eintreten. Daher spielt das Ausweichverhalten eine große Rolle in mediterranen Klimaten oder im Monsunklima Ostasiens, nicht aber in Mitteleuropa. Hier ist die Verteilung

der Niederschläge über das Jahr wenig vorhersehbar, so dass weder Wild- noch Kulturpflanzen mit Ausweichstrategien allein trockenresistent werden. (Umso wichtiger sind diese Verhaltensweisen in unserem Klima freilich für die Bewältigung anderer Stressereignisse, etwa von Gefriertemperaturen, die ja ziemlich regelmäßig auftreten).

Wir müssen also bei allen unseren Pflanzen davon ausgehen, dass sie zu verschiedenen Momenten in ihrem Lebenszyklus von Wassermangel betroffen werden können. Welche anderen Strategien stehen ihnen zur Verfügung? Als weitere Mechanismen der Austrocknungs*vermeidung* können wir alle jene definieren, die den relativen Wassergehalt des Pflanzenkörpers auch in Dürreperioden, also bei mangelnden Niederschlägen, hoch halten, so dass auch Wasserpotential und Turgorpotential hohe Werte beibehalten. Welche Mechanismen stehen den Pflanzen da zur Verfügung?

Zunächst sind es morphologische Eigenschaften, und zwar solche, die die Wasseraufnahme fördern und die Wasserabgabe verzögern. Die optimale Ausbildung des Wurzelsystems hängt von den Bodeneigenschaften des Standorts ab. Auf tiefgründigen Böden ist in tieferen Schichten ein bedeutender Wasservorrat vorhanden. Wenn tiefstreichende Wurzeln in der Lage sind, diesen zu erschließen, leisten sie einen effektiven Beitrag zur Austrocknungsvermeidung. Auf flachgründigen, austrocknenden Böden wird die Gesamtmenge des nutzbaren Wassers vom intensiv durchwurzelten Bodenvolumen abhängen, aus dem die Pflanze Konkurrenten auszuschließen vermag. In der Landwirtschaft spielen hier auch Standraumfragen eine Rolle: Der Pflanzenbauer kann den Abstand der Einzelpflanzen und damit den Bodenraum manipulieren.

Oberirdische Pflanzenteile tragen zur Austrocknungsvermeidung bei, indem sie die Transpiration einschränken. Dadurch werden die Bodenwasservorräte geschont und die Reibungsverluste im System aus Boden und Pflanze verringert. Nun gibt es verschiedene Mechanismen, die die Wasserabgabe reduzieren, und sie haben durchaus unterschiedliche Konsequenzen. Die wichtigste Kontrollfunktion für die Transpiration haben die Spaltöffnungen, und es liegt nahe, frühen Spaltenschluss für einen besonders wertvollen Beitrag zur Austrocknungsvermeidung zu halten. Bei vielen Wildpflanzen ist er das auch, und es hat sich gezeigt, dass rasches Schließen und vorsichtiges Öffnen auch durch hormonelle Signale erreicht werden können, die von den Wurzeln im austrocknenden Boden ausgesandt werden.

Die Stomataweite bestimmt aber nicht nur die Wasserabgabe, sondern auch die Auf-

nahme des  $\text{CO}_2$  für die Photosynthese. Die Selektion der Kulturpflanzen hat nun zweifellos hohe Produktivität gefördert, und diese erfordert hohe Gaswechselraten; es ist daher kein Wunder, dass die Leitfähigkeit der Spaltöffnungen bei verschiedenen Arten und Varietäten positiv mit dem Ertrag korreliert ist. Auch für Wildpflanzen ist oft aus Konkurrenzgründen eine hohe Photosyntheseleistung wichtig. Andererseits schneiden hochproduktive Arten und Varietäten oft im Ertrag unter Trockenstress schlechter ab. Hier gibt es also ein Dilemma, und wir finden daher andere transpirationseinschränkende Mechanismen als die vorsichtige Stomataregulation. Vor allem werden Anpassungen gefördert, die die Belastung der Blätter mit Strahlungsenergie und somit ihre Temperatur verringern. Dazu gehören Wachsaufgaben oder Haare, die Strahlungsenergie reflektieren, und die Orientierung der Blattflächen weg von der maximalen Strahlungsbelastung, also etwa steilstehende Fahnenblätter beim Getreide oder hängende Blätter bei Eucalyptus-Arten. Auch der frühzeitige Abwurf unproduktiver älterer Blätter kann als eine transpirationsmindernde Reaktion gedeutet werden.

Wenn die Bodenwasservorräte gering sind, wird das Bodenwasserpotential im Laufe einer Trockenperiode absinken, und gemäß dem Verlauf der Druck-Volumen-Kurve führt das so erzwungene niedrige Gesamtwasserpotential der Pflanze zum Turgorverlust und damit zum Welken der Blätter. Die Zellen können jedoch einen physiologischen Mechanismus in Gang setzen, der diese bedrohlichen Vorgänge verhindert oder doch verzögert: die osmotische Anpassung. Es werden nach dem Einsetzen des Trockenstresses weitere gelöste Stoffe in den Zellsaft abgegeben, wodurch sich die gesamte PV-Kurve und damit auch der Turgorverlustpunkt verschieben. Die Arbeiten von MORGAN, BLUM, CUTLER und anderen haben für Getreide, Leguminosen, Pfeffer und weitere Kulturpflanzen gezeigt, dass das Ausmaß der osmotischen Anpassung positiv mit dem Ertrag unter Wasserstress korreliert ist.

Die zweite Strategie umfasst eine Gruppe von physiologischen Anpassungen, die unter der Bezeichnung "Trockentoleranz" zusammengefasst werden. Toleranzmechanismen treten in Erscheinung, wenn die Gewebe nicht mehr durch Vermeidungsmechanismen geschützt werden können. Wasserpotential und Wassergehalt verschieben sich also in den Welke-Bereich jenseits des Turgorverlustpunktes. Der Wasserverlust führt zu Belastungen in lebenden Zellen, wie etwa mechanischen Spannungen zwischen Protoplasma und Zellwand, Konzentrationserhöhung von Salzen und

Makromolekülen in der Vakuole und im Plasma oder Strukturänderungen der Biomembranen. Dies alles kann Zellfunktionen stören, wobei die Zusammenhänge im einzelnen oft noch unklar sind. Man gewinnt aus der Literatur den Eindruck, dass bis jetzt eher simple Parameter, wie das endgültige Absterben der Zellen, als Maß für das Versagen der Toleranzmechanismen bevorzugt werden. Auch diese Untersuchungen zeigen aber, dass die Austrocknungsfähigkeit des Protoplasmas von Art zu Art und auch von Ökotyp zu Ökotyp oder von Sorte zu Sorte sehr unterschiedlich ist. Das Extrembeispiel für Trockentoleranz sind die "Wiederauferstehungspflanzen". Die wenigen Sprosspflanzen, die in diese Gruppe gehören (die meisten davon in Südafrika und Australien), können an der Luft völlig ausgetrocknet und danach wieder rehydriert werden. Im trockenen Zustand stellen sie ihren Stoffwechsel völlig ein und nehmen ihn bei Befeuchtung rasch wieder auf. Die Zellen der meisten höheren Pflanzen brechen jedoch nach Erreichen vorgegebener Schwellen zusammen, wobei in jeder Pflanze austrocknungstolerantere und weniger tolerante Zellen nebeneinander vorkommen. Dementsprechend sind manche Prozesse früher betroffen als andere. Nach HSIAO und BOYER gehört zum Beispiel die Translokation zu den toleranten Prozessen; sie geht noch weiter, wenn die Photosynthese bereits völlig gehemmt ist. Bei Getreide kann dieses Verhalten die Trockentoleranz der Ertragsbildung steigern, da Stammreserven zur Kornfüllung herangezogen werden können, auch wenn die Blätter bereits vergilbt sind. Dazu ist aber die rechtzeitige Anlage solcher Reserven erforderlich, und auch hierin unterscheiden sich die einzelnen Genotypen. Untersuchungen an Wildpflanzen liegen auf diesem Gebiet noch nicht vor, ich nehme aber an, dass diese Strategie bei Einjährigen in Trockengebieten von einiger Bedeutung sein könnte.

Der Wasserverlust wirkt sich, wie wir gesehen haben, auch auf die toten Elemente des Xylems aus, also auf die leitenden Tracheen und Tracheiden. Kavitationsresistenz ist mit großer Wahrscheinlichkeit ein wichtiger Stressvermeidungsmechanismus, aber systematische Untersuchungen fehlen hier noch weitgehend. Immerhin zeigt ein Vergleich der bisher erstellten "vulnerability curves" an Bäumen ganz große Unterschiede auf. Die einzelnen Baumarten haben durchaus unterschiedliche Wasserpotentialschwellen für die Emboliebildung, wobei die Pappeln des feuchten Auwaldes mit Werten bei rund -1 MPa am einen Ende und trockenresistente Wachholderarten mit -5 oder -6 MPa am anderen Ende stehen. Es ist mehr als wahrscheinlich, dass die Emboliever-

meidung und vielleicht auch die Reparatur, also die Wiederbefüllung embolisierter Leitelemente, ein wichtiger Teil der Austrocknungstoleranz auch bei krautigen Kulturpflanzen ist. Es gibt aber meines Wissens nur sehr wenige einschlägige Arbeiten, die erste davon aus dem Jahr 1986, wo Embolieentstehung bei Trockenstress im Feld an Hand der Ultraschallemission des Stengels von Maispflanzen nachgewiesen wurde. Untersuchungen über Art- und Sortenunterschiede fehlen auch heute noch völlig. Hingegen hat Silvia KIKUTA einiges an noch unveröffentlichten Messungen zu bieten, die sie an Blättern verschiedener krautiger Wildpflanzen durchgeführt hat.

Arten und Sorten, die gegen Wassermangel resistent sind, zeigen stets eine Kombination von Vermeidungs- und Toleranzstrategien mit unterschiedlicher Gewichtung. Es ist die Kunst der Züchter, optimale Kombinationen für bestimmte Stressstandorte zu schaffen. Wie Abraham BLUM betont, liegt die Zukunft der Kulturpflanzenzüchtung hier in einer engeren Verbindung mit der Pflanzenphysiologie. Auch den Botanikern bleibt aber auf dem Gebiet der Ökophysiologie des Wasserhaushaltes noch viel zu tun; sie haben ja den Vorteil, dass sie in der Wahl ihrer Objekte nicht gebunden sind, und oft bringt uns gerade der Vergleich zwischen verschiedenen Lebensformen und systematischen Kategorien in der Erkenntnis weiter.