

Zum Wasserhaushalt von Equiseten

Von Wilhelm M. HAVRANEK*
mit 5 Abb. und 2 Tab.

Angenommen am 16. März 1992

Abstract: Water balance in *Equisetum*: *Equisetum* grows only in habitats rich in soil water. For *E. telmateia*, the biggest indigenous species, daily courses of root pressure, bleeding and transpiration were measured in the field. Measurements were supplemented by anatomic investigations of the water transport system and osmotic potentials. With good soil water supply strongly transpiring *E. telmateia* reaches only moderate water saturation deficits on hot and dry days in spite of their restricted conducting area and small water potential gradients. The special importance of the root pressure in hygrophys like *Equisetum* is discussed.

Zusammenfassung: Equiseten besiedeln ausschließlich bodenwasserreiche Standorte. An der größten einheimischen Art, *E. telmateia*, wurden Tagesgänge des Wurzeldruckes, der Blutung und der Transpiration unter Standortsbedingungen gemessen und durch anatomische Untersuchungen des Wasserleitensystem und des osmotischen Potentials ergänzt. *E. telmateia* erreicht bei guter Bodenwasserversorgung trotz schwach dimensionierter Leitfläche und kleinem Wasserpotentialgradienten auch bei hoher Transpiration an trocken-heißen Tagen nur mäßige Wasersättigungsdefizite. Die für Hygrophyten wie *Equisetum* besondere Bedeutung des Wurzeldruckes wird diskutiert.

1. Einleitung

Vor rund 25 Jahren untersuchte ich auf Anregung und unter der Anleitung von Prof. HÄRTEL den Wasserhaushalt der Schachtelhalme. Da seit den damaligen Messungen meines Wissens niemand die Ökologie von Equiseten weiterverfolgte, sollten einige auch heute noch interessante Ergebnisse dieser Dissertation (HAVRANEK 1968) einem größeren Leserkreis vorgestellt werden.

Bereits in der älteren Literatur findet man Hinweise darauf, daß die rutenförmigen Equiseten trotz ihres auf den ersten Blick xeromorphen Aussehens keine Xerophyten, sondern Hygrophyten sind (SCHRÖTER 1908), die intensiv transpirieren und deren Wurzeldruck eine beträchtliche Höhe erreichen müsse (STAHL 1900). Auch die pflanzensoziologische Beschreibung der verschiedenen *Equisetum*-Arten (OBERDORFER 1962) weist durchwegs auf bodenwasserreiche Standorte hin. Hier reicht das Spektrum vom ruhigen Gewässer und der Verlandungszone (*E. fluviatile*) über stauwassigen lehmigen Wiesen- (*E. palustre*) oder Waldboden (*E. silvaticum*), Quellfluren mit Hangwasser (*E. telmateia*, *E. hiemale*) bis hin zu Gletschermoränen (*E. variegatum*) und trocken-heißen Sandbänken (*E. arvense*, *E. ramosissimum*).

Eigene Untersuchungen zahlreicher Equiseten-Standorte in Kärnten und Steiermark ergaben, daß die Rhizome der Equiseten in der Regel in luftarmen Schlick- oder Lehmschichten unter den Wurzelhorizonten der „Konkurrenten“ lagen. Sie bestätigten zugleich, daß auch an oberflächlich trockenen Wuchsorten oft meterlange Senkwurzeln stets bis in wasserführende oder zumindest gut-feuchte Schichten hinabreichten, Equiseten also ausnahmslos an das reichliche Vorkommen von Bodenwasser gebunden sind.

* Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. Otto HÄRTEL, nachträglich zum 80. Geburtstag gewidmet.

Hier stellt sich die Frage, warum „xeromorph“ gebaute Pflanzen dann nur auf bestimmten wasserreichen Standorten vorkommen und woanders offenbar kaum oder nicht konkurrenzfähig sind.

Messungen am Standort sollten zeigen, wie die einzelnen Komponenten des Wasserhaushaltes bei Equiseten beschaffen sind. So interessierte besonders ihr Transpirationsverhalten, wie ihr Wasserleitsystem funktioniert und welche Bedeutung dem Wurzeldruck zukommt.

Obwohl alle einheimischen Schachtelhalme untersucht wurden, kann hier nur auf die größte einheimische sommergrüne Art, *E. telmateia* EHRH. ausführlicher eingegangen werden.

2. Standorte und Meßmethoden

E. telmateia wuchs in einem Laubmischwald zwischen Maria Trost und Wenisbuch nahe Graz, auf einem Hang im Bestand und verstreut in einer schattigeren Mulde. Beim Hafen Dullach am Völkermarkter Stausee (Kärnten) fanden die meisten Messungen statt. Dort bildete *E. telmateia* voll besonnt auf offenem Lehm 10-15cm kleine Kümmerformen, in einer quellfurartigen Wiese („Sonnenbestand“) 50-80cm hohe Sprosse und im Halbschatten am Rand eines Erlenwäldchens („Schattenbestand“) bis zu 2 m hohe Sprosse aus.

Blutung und Wurzeldruck: Zur Bestimmung des zeitlichen Verlaufes und der Menge des ausgepreßten Blutungswassers wurden dekapierten Sprossen horizontale Meßpipetten aufgesteckt. Die Schnittstelle lag meist knapp über dem Boden, manchmal in halber Sproßhöhe, jedoch immer direkt über einem Diaphragma, um ein Versickern des ausgepreßten Wassers im Aerenchym zu vermeiden. Für die Wurzeldruckmessungen wurden die Pipetten durch U-förmige Quecksilbermanometer ersetzt.

Die **Transpiration (T)** wurde nach der Momentanmethode (STOCKER, 1956) mittels einer Torsionswaage während der ersten 2 Minuten nach dem Abschneiden als Wasserverlust von 10-15 cm langen Sproßspitzen bestimmt. Von *Alnus glutinosa*-Büschen, die direkt neben *E. telmateia* wuchsen, wurden besonnte Blätter aus 2 m Höhe verwendet. Sofern die jeweilige Bezugsbasis nicht direkt mitgemessen wurde, wurden die in Tab. 1 angegebenen Umrechnungsfaktoren benützt.

Tabelle 1

	g Trockengew. =	g Frischgew. =	dm ² Oberfl.	Oberfl/FG
<i>E. telmateia</i>	1	3,8	2,6	0,69*
<i>Alnus glutinosa</i>	1	-	2,87**	-

* Zur Berechnung der Oberfläche, Oberflächenentwicklung von *E. arvensis* (aus LEYERER & STOCKER, 1961) verwendet.

** von KÖRNER et al. (1978) für *Alnus viridis* verwendet.

Da die abgeschnittenen Sprosse, bzw. Blätter annähernd unter Bestandesbedingungen in ca. 0,6 m Höhe transpirierten, gingen Änderungen des aerodynamischen Austauschwiderstandes in die Messung ein. Die aus Transpiration und relativem Dampfdruckdefizit (Pa/kPa = mbar/bar) der Umgebungsluft berechnete Leitfähigkeit (g) stellt daher g in der obersten Bestandesschicht dar. Da sich der

leichte Wind tagsüber nur wenig änderte und der Grenzwiderstand somit einigermaßen gleich und klein blieb, dürfte der Tagesverlauf von g vorwiegend durch Änderungen im stomatären Bereich geprägt worden sein. (Sproß- und Lufttemperatur waren beinahe identisch).

Das Wassersättigungsdefizit (WSD), die Differenz zwischen aktuellem und Sättigungswassergehalt (SWG), ist in Prozent des SWG ausgedrückt. Letzterer wurde nach 48 Stunden Aufsättigung bei 100% Luftfeuchtigkeit bestimmt. Für Erlenblätter wurde ein SWG von 212% des Trockengewichtes angenommen.

Die Klimawerte wurden am Standort erfaßt, das Dampfdruckdefizit der Luft (DD) aus Temperatur und relativer Luftfeuchte berechnet.

3. Ergebnisse

3.1. Blutung und Wurzeldruck

Während der Nachtstunden konnte bei allen *Equisetum*-Arten eine aktive Wasserausscheidung aus den Sproßstümpfen nachgewiesen werden. Guttation an den Blattscheiden und Sproßspitzen wurde nur bei positivem Wurzeldruck beobachtet.

Junge *E. telmateia*-Triebe, deren Internodien Mitte Mai noch teleskopartig ineinandersteckten, besaßen im noch spärlich belaubten sonnigen Wald bei Maria Trost den ganzen Tag über einen positiven Wurzeldruck bis maximal 70kPa (=0,7 bar). Junge Sprosse „bluteten“ im allgemeinen mit bis zu 30 μ l pro Minute stärker als weiter entwickelte ältere Sprosse.

Einen Monat später wirkte sich bereits die Belaubung auf das Lichtklima der Kleinstandorte aus. In der schattigeren Mulde blieb der Wurzeldruck meist ganztägig positiv, am besonnten Hang kam es schon am Vormittag zum typischen Wechsel von positivem zu negativem Druck (Abb. 1), der sich folgendermaßen erklären läßt: Die aus einem Rhizom entspringenden zahlreichen oberirdischen Sprosse sind über das Xylem zu einem kommunizierenden Gefäßsystem verbunden, sodaß bei zunehmender Transpiration der nicht abgeschnittenen Sprosse auch im Xylem an der Schnittstelle des Versuchssprosses eine Saugspannung auftritt und angebotenes Wasser eingesaugt wird. Ein solches negatives Xylemwasserpotential hielt je nach der Wasserbilanz eines Rhizomsystems für nur wenige Stunden (Mulde, 42 cm hoher Sproß) oder den ganzen Tag über an (Hang, 85 cm hoher Sproß).

Für einen heißen, trockenen Tag ist der Blutungsverlauf in Abb. 2 dargestellt. Sproßstümpfe im bereits frühmorgens besonnten „Sonnenbestand“ wiesen schon zu Beginn der Messungen negativen Druck und Saugung auf; die niedrigsten manometrisch erfaßbaren Drucke betragen hier -15 kPa.

Die Sprosse des „Schattenbestandes“ kamen erst um 8:30 plötzlich in starke Sonne und bluteten bei einem Druck von 26 kPa während der ersten 30 Minuten in der Sonne noch intensiv. Während dieser Zeit verdunstete außer dem in der Nacht in den Zentralthöhlen gespeicherten Blutungswasser das an Seitenästen reichlich vorhandene Tau- und Guttationswasser. Möglicherweise öffneten sich 20-30 Minuten nach Beginn der Besonnung zusätzlich die Stomata, so daß, nachdem Tau- und Guttationswasser verdunstet waren, plötzlich eine dem großen DD entsprechende Transpiration einsetzte. Jetzt begann der Transpirationssog rasch den Wurzeldruck aufzuheben und zu übertreffen. Für kurze Zeit standen sämtliche Leitungsbahnen im kommunizierenden Sproß-Rhizomsystem unter hoher Saugspannung, bevor es wieder zu einer Verringerung des negativen Druckes kam.

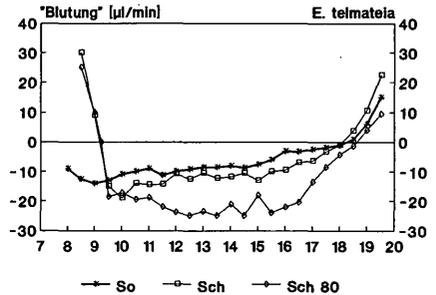
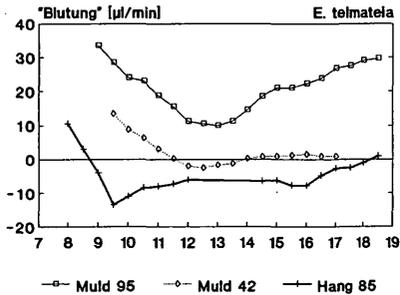
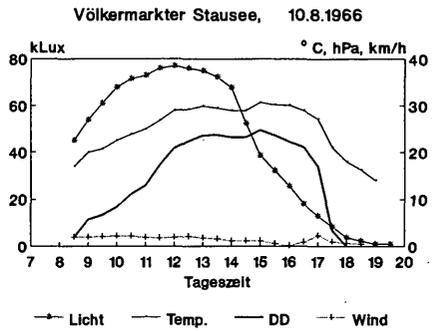
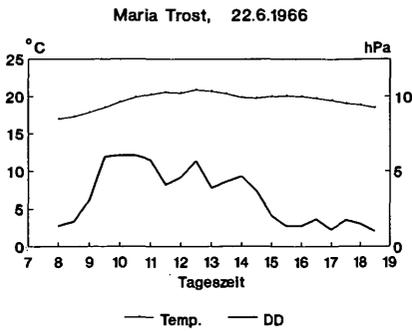


Abb. 1: Tagesgang der Temperatur und des Dampfdruckdefizites der Luft (oben), und der Wasserabgabe (Blutung), bzw. -aufnahme von über dem Boden abgeschnittenen Sproßstümpfen in einer schattigen Mulde und auf einem sonnigen Hang im Laubwald bei Maria Trost (unten).

Abb. 2: Verlauf des Klimas (oben) und typischer Blutungskurven (unten) für Sprosse aus dem Sonnen (So)- und Schattenbestand (Sch), von denen einer nicht an der Basis, sondern in 80cm Höhe (Sch 80) abgeschnitten wurde.

Diese „Umkehrreaktion“ zeigt sich in der Saugung der knapp über dem Boden abgeschnittenen Sproßstümpfe, die nicht proportional zur Transpirationsrate zunahm, sondern schwächer wurde und so blieb, bis der Wurzelndruck gegen 19 Uhr wieder positiv wurde (20:00 12kPa, 20:45 20kPa). Wurde ein Sproß dagegen in der oberen Hälfte, z. B. in 80 cm Höhe abgeschnitten und mit einer Meßkapillare versehen (Abb. 2, Sch 80), so spiegelte sich der Transpirationsverlauf der unter der Schnittfläche verbliebenen Seitenäste in der Intensität der Wasseraufnahme wider. Auch hier wurde der Blutungsdruck etwa zur gleichen Zeit wie an der Sproßbasis wieder positiv.

3.2. Transpiration und Leitfähigkeit

Durch Messungen des Transpirationsverhaltens unter extremen Verdunstungsbedingungen sollte geklärt werden, ob *E. telmateia* zur Aufrechterhaltung einer ausgeglichenen Wasserbilanz die Transpiration durch Spaltenschluß einschränken oder bei uneingeschränkter Transpiration große Wasserdefizite in Kauf nehmen muß.

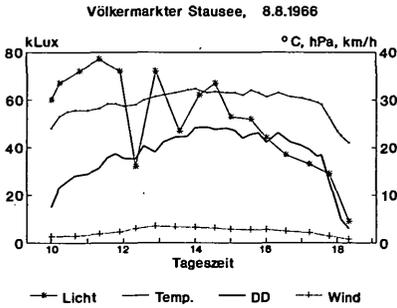


Abb. 3A: Tagesverlauf der Klimaparameter Licht, Wind, Temperatur und Dampfdruckdefizit der Luft am 8. 8. beim Völkermarkter Stausee.

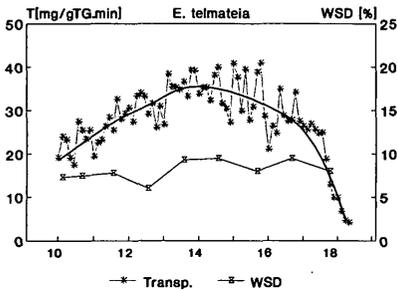


Abb. 3B: Verlauf der Einzelmesswerte und Stundenmittel (dicke Linie) der Transpiration und des Wasser-sättigungsdefizites von *E. telmateia*-Sproßspitzen.

Als Beispiele dienen zwei heiße sommerliche Schönwettertage beim Hafen Dullach (Abb.3 u.4), die den Verhältnissen eines xerothermen Standortes nahekommen (vgl. HÄRTEL 1936). Die Transpiration konnte erst ab 10 Uhr gemessen werden, da den Sprossen anhaftende Wassertropfen vorher verdunsten mußten. Die in Abb.3 dargestellte Streuung der Einzelmesswerte der T dürfte weniger auf unterschiedliche Stomataweiten als auf kurzfristige Schwankungen des DD der Luft und der Grenzwindstände (Windverhältnisse) zurückzuführen sein. Im Stundenmittel ergab sich eine ausgeglichene eingipfelige Transpirationskurve, die anfänglich noch uneingeschränkt dem DD folgte, ab 11 Uhr jedoch gegenüber diesem zurückblieb. Dies zeigt sich besonders deutlich, wenn Transpiration und Leitfähigkeit auf das relative DD bezogen werden (Abb. 5a). Ob die leichte Einschränkung ab 11 Uhr als Reaktion der Stomata auf die beginnende leichte Bewölkung zu deuten ist, oder auf das Erreichen eines zu großen DD, kann nicht entschieden werden. Dies gilt ebenso für die Einschränkung bei extrem trocken-heißem Wetter am 14.8. (Abb. 5b). Durch die Verminderung der g gegenüber dem Vormittagswert wurden an beiden Tagen ca. 2g Wasser pro g Trockengewicht eingespart. Trotzdem vergrößerte sich das Wasserdefizit der Sprosse am 8.8. von 7 auf 9 Prozent des SWG (Abb. 3 unten), bzw. von 10 auf 14 % am 14.8. (Abb. 4c). Diese Zunahme ist relativ klein, wenn man bedenkt, daß ohne Einschränkung zwei Drittel des SWG verloren worden und die Sprosse dadurch vertrocknet wären.

3.3. Vergleich von *E. telmateia* mit *Alnus glutinosa*

Am 14. August, dem heißesten Tag des Jahres 1966, stieg die Lufttemperatur in Bestandeshöhe schon ab 10 Uhr über 30°C, erreichte gegen 15 Uhr das Tagesmaximum (38°C) und sank erst nach 17 Uhr wieder unter 30 Grad (Abb. 4a). Das DD der Luft war am nebeligen Morgen klein, stieg aber rasch an und erreichte mit 35hPa (=35 mb) ein extrem hohes Tagesmaximum.

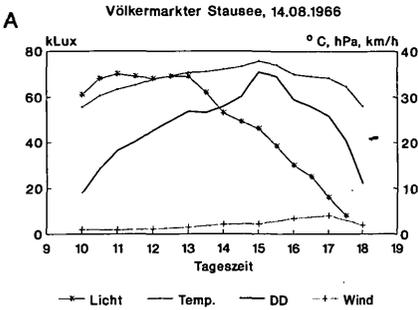


Abb. 4A: Klimaverlauf am 14.8.1966.

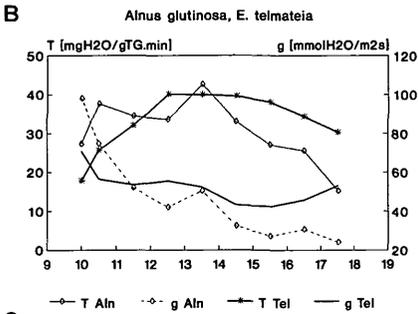


Abb. 4B: Tagesgänge der Transpiration (T)- und der Leitfähigkeit (g) von *E. telmateia* und *A. glutinosa*.

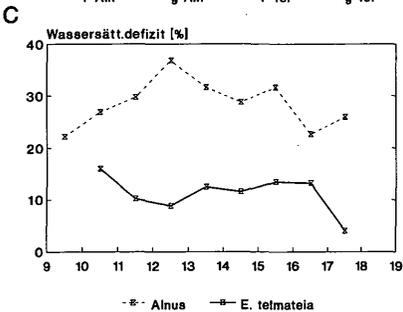


Abb. 4C: Verlauf der Wassersättigungsdefizite.

An diesem Tag wurde an *E. telmateia* das absolut höchste Transpirations-Stundenmittel gemessen (Abb. 4b). Ab Mittag nahm T trotz weiter steigendem DD bei zunehmend diesigerem Wetter nicht mehr zu. Blätter daneben wachsender Schwarzerlen transpirierten am Vormittag mehr, am Nachmittag weniger als *E. telmateia* und wiesen eine deutliche Mittagsdepression auf. Bei *E. telmateia* und *Alnus* wurde an diesem Tag die höchste g mit $72 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ ($=0,19 \text{ cm/s}$), bzw. 100 mmol ($=0,26 \text{ cm/s}$) am Vormittag bestimmt. Da an anderen Tagen für *E. telmateia* über 90 mmol errechnet wurden, muß g bereits frühzeitig eingeschränkt worden sein. Dies dürfte auch für *Alnus glutinosa* gelten, da z. B. für *A. viridis* eine maximale g von $170 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ ($0,46 \text{ cm/s}$) angegeben wird (KÖRNER, 1978). Erlen verringerten g im Verlauf des Tages stärker (75%) als *E. telmateia* (40%).

Trotz der Einschränkung gab *E. telmateia* während dieses heißen Tages rund 20 g Wasser / g TG ab, bzw. 24 g unter Einschluß des in der Nacht durch Wurzel- druck ausgepreßten Wassers.

Die Tagessumme der Transpiration war auch bei *A. glutinosa* mit 19 g hoch, verglichen mit dem für diese Art angegebenen Wert von $13\text{-}14 \text{ g}$ (umgerechnet aus LARCHER 1980).

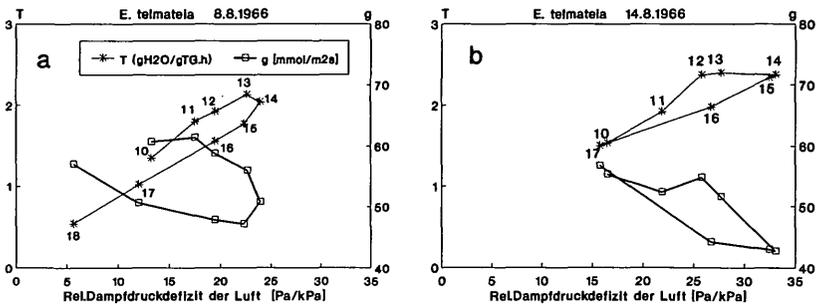


Abb. 5: Transpiration (T) und Leitfähigkeit (g) von *E. telmateia* in Abhängigkeit vom relativen Dampfdrucksättigungsdefizit an zwei heißen Schönwettertagen. Die Zahlen bei den Stundenmitteln geben die Tageszeit an.

Interessant war an diesem Tag die Entwicklung des Wassersättigungsdefizites bei *E. telmateia*. Wohl infolge des sehr rasch ansteigenden DD muß es in kurzer Zeit zu relativ großen Transpirationsverlusten gekommen sein, da um 10 Uhr mit 16 Prozent das absolut größte WSD bei dieser Art gemessen wurde (Abb. 4c). Durch Spaltenschluß und Verringerung des Wurzelwiderstandes dürfte sich die Wasserbilanz anschließend stabilisiert haben, was zu einem Rückgang des WSD führte. Bei Erlenblättern war das maximale WSD weitaus größer und dürfte bereits erste Schäden ausgelöst haben. Ab 15 Uhr traten nämlich an vielen Blättern kleine, bräunliche Flecken in den Intercostalfeldern auf, was auf eine Austrocknungs- oder Hitzeschädigung hinweist. Dies, obwohl sich Blätter, die längere Zeit hindurch voll besonnt waren, drehten und ihre Blattflächen parallel zur Sonneneinstrahlung ausrichteten.

Der Vorteil einer gleichmäßig hohen Transpiration an heißen Tagen liegt für *E. telmateia* in der Vermeidung einer Überwärmung der spaltenfreien, weißlichen Stämme und der grünen Seitenäste. In situ mit Thermoelementen gemessene Stammtemperaturen lagen um wenige Zehntelgrade unter oder über der Lufttemperatur, Seitenäste meist einige Zehntel darunter. Selbst nach dem Abschneiden stieg die Stamm- und noch später die Seitenasttemperatur infolge fortgesetzter starker Verdunstung in der Sonne nur langsam auf 5-6 Grad über die Lufttemperatur an. Bei Lufttemperaturen bis zu 40°C und einer Hitzeresidenz zwischen 44° (Schattenformen) und 47° (Kümmernformen) ist eine Transpirationskühlung aber erforderlich, um Schäden zu vermeiden.

Inwieweit Erlenblätter durch Beibehaltung einer hohen Transpiration Überhitzung vermeiden konnten, muß dahingestellt bleiben, da die Blattertemperaturen nicht gemessen wurden. Das Entstehen der Schäden am 14.8. beweist, daß entweder durch zu hohe Transpiration Trockenschäden entstanden, oder durch zu geringe Transpirationskühlung Hitzeschäden.

3.4. Aufbau des Leitungssystems, Wasser- und osmotisches Potential

Die Größe des Wasserpotentialgradienten bis zum Ort der Verdunstung hängt von den jeweiligen Leitungswiderständen im Xylem, also den Gefäßdurchmessern und der transpirierten Wassermenge ab. Nimmt man vereinfachend den Gesamtquerschnitt des Xylems und der wasserführenden großlumigen Karinalhöhlen als Maß für den Widerstand, müßten größere Widerstände im Rhizom und im Bereich des Austrittes des Sprosses aus dem Boden auftreten, da die Xylemquerschnitte

dort nur etwa halb so groß wie im unteren (unbeasteten) Drittel des Sprosses sind (Tab. 2). Zur Spitze hin nimmt der Querschnitt absolut wieder ab, relativ, d.h. bezogen auf die Fläche des Stammparenchyms (und die zu versorgende transpirierende Fläche der Seitenäste) jedoch um das Doppelte bis Vierfache zu. Welchen Widerstand die in jedem Knoten zu durchlaufenden Tracheidenringe darstellen ist unbekannt, doch zeigten Versuche mit Farblösungen, daß der Transpirationsstrom die Tracheidenbecken auf raschestem Weg durchquert und sich nicht im Ring ausbreitet.

Tab. 2: Xylemfläche von Rhizomen 5cm unter, und von Sprossen 5-10cm über dem Boden, bezogen auf das Frischgewicht der Seitenäste. Die osmotischen Potentiale wurden im August an Spitzen ausgewachsener Sprosse kryoskopisch bestimmt und durch Werte von ANSIAUX (1948) ergänzt.

<i>E. telmateia</i> , Standort Dullach		Xylemfläche		Xylemfl./FG _{Sä}	Osmot. Wert [MPa]		
		min [mm ²]	max	[mm ² /g]	min	Mittel	max
Schatten-	Rhizom	0,125		0,01			
bestand	Sproß		0,45	0,03	1,04	1,06	1,21
Sonnen-	Rhizom	0,28		0,04			
bestand	Sproß		0,50	0,07	1,08	1,14	1,18
Lehm-Küm-	Rhizom	0,06		0,08			
merform	Sproß		0,24	0,08	1,03	1,08	1,14
Cariceto-Fraxinetum n. ANSIAUX						0,77	0,93

Ein besonders kleiner und möglicherweise den Transpirationsstrom begrenzender Querschnitt könnte in der interkalaren Wachstumszone gegeben sein, in der nach BUCHHOLZ (1921) nur die Karinalhöhle funktionstüchtig ist.

Die Xylemfläche, bezogen auf das Frischgewicht der transpirierenden Seitenäste (Tab. 2), ergibt für *E. telmateia* je nach Pflanzenteil und Standort Werte zwischen 0,01 und 0,08. Sie liegen zwischen jenen von Wasserpflanzen mit ca. 0,02 (GESSNER 1956) und Kräutern des Waldbodens, deren Extreme 0,01 und 0,8 (ZIMMERMANN, 1983) betragen.

Aus der Transpiration des ganzen Sprosses wurden für den kleinsten Xylemquerschnitt (im Rhizom) maximale Geschwindigkeiten des Transpirationsstromes zwischen 30 – 50 m/h errechnet.

Die zu verschiedenen Tageszeiten erhobenen osmotischen Werte von Sproßspitzen schwanken im August nur wenig um den Mittelwert von 1,1 MPa (11 Atmosphären), wobei Sprosse im Sonnenbestand gegenüber dem Schattenbestand höhere Werte aufwiesen. Kümmerformen hatten trotz des trockeneren Standortes niedrigere Werte als Sprosse im Bestand. Diese besonders bei Sumpfpflanzen häufig beobachtete Tatsache führt WALTER (1968) auf eine durch lang anhaltenden Wasserstress und Spaltenschluß bedingte geringe Assimilationsleistung zurück. Die gleiche Beobachtung machte ANSIAUX (1948) in einem Cariceto-Fraxinetum, wengleich die osmotischen Werte dort insgesamt deutlich niedriger blieben als am Standort Dullach.

Da selbst unter extremen Bedingungen bei *E. telmateia* nie Welkesymptome beobachtet wurden, der Turgor demnach immer positiv geblieben sein dürfte, ermöglichen die osmotischen Werte auch eine Abschätzung der aufgetretenen Wasserpotentiale. Sie dürften sich demnach zwischen +0,07 (Wurzeldruck) und –1 MPa bewegt haben.

4. Besprechung der Ergebnisse

Selbst an sehr heißen und trockenen Tagen konnte *E. telmateia* bei guter Bodenwasserversorgung eine hohe Transpirationsrate beibehalten ohne dabei wie *Alnus glutinosa* große WSD eingehen zu müssen. Vergleichsweise müssen daher die Widerstände für die Wassernachleitung aus dem Boden bis zum Ort der Verdunstung bei *E. telmateia* bedeutend kleiner sein. Eine Vervielfachung der Transpirationsrate kann bei kleinem WSD nur erzielt werden, wenn der Wasserpotentialgradient entsprechend zunimmt und/oder die Leitungswiderstände abnehmen. Sinkt bei steigender Durchströmung der Wurzelwiderstand, so verlangt ein zunehmender Transpirationsstrom mindestens im Wurzelbereich nicht proportional höhere Saugkräfte (HUBER 1956). Es ist nicht klar, inwieweit die geringe, an Sproßstümpfen bestimmte Saugspannung von einigen kPa tatsächlich jener im Xylem des Rhizomes entsprach. Die „Umkehrreaktion“ im Verlauf der Blutungskurven läßt zwar auf eine Abnahme des Wurzelwiderstandes bei zunehmend negativem Xylemwasserpotential schließen (vgl. BREWIG 1937, BROUWER 1953 a,b, MESS & WEATHERLEY 1957), doch könnte es sich auch um einen Artefakt handeln. Schneidet man nämlich Sprosse unter Wasser ab, so hört die Wasseraufnahme bereits nach wenigen Minuten vermutlich durch Luftembolie und/oder Verthyllung in den Gefäßen, vor allem der Karinalhöhle, fast völlig auf und der Sproß vertrocknet. Ganz ähnlich verhalten sich Nymphaaceenblätter (GESSNER 1956). Gilt Gleiches für das Rhizom, so würde dadurch die Verringerung der Saugspannung und die nachlassende Wasseraufnahme auch erklärbar. Durch eine derartige Abschottung könnte bei Verletzung eines Sprosses das Zusammenbrechen der Wasserversorgung im gesamten Rhizomsystem und den übrigen daran hängenden Sprossen vermieden werden.

Unverletzte Gefäße und vor allem die Karinalhöhlen, welche den Großteil des Wassers im Sproß leiten, müssen gegenüber den luftführenden Interzellularen zumindest so gut abgedichtet sein, daß auch bei sehr hoher Transpiration und damit relativ niedrigen Wasserpotentialen keine Embolie über die Poren eintritt (vgl. ZIMMERMANN 1983). Sollte es aber bei zu großer Saugspannung kurzfristig doch zum Ausfall einzelner Gefäße kommen, so bewirkt der positive Wurzeldruck, daß schon am Abend wieder ausreichend Wasser bis in die entferntesten Seitenastspitzen gepreßt wird und eventuell zusammengedrückte oder durch Luftembolie verstopfte Gefäße wieder funktionsfähig werden.

Das an und für sich schwach dimensionierte Leitungssystem reicht auch bei sehr großem DD aus, um in Kombination mit einer Verminderung der Leitfähigkeit das Ansteigen des WSD in Grenzen zu halten. Steigendes DD führte allerdings trotz Einschränkung der Leitfähigkeit zu höheren Transpirationsraten und zu größeren WSD (vgl. 8. und 14. August). Die Empfindlichkeit der Stomata gegenüber Lufttrockenheit, die bei vielen Pflanzen zum Spaltenschluß führt (vgl. HALL, SCHULZE & LANGE, 1976), scheint bei *E. telmateia* gering zu sein. Offen bleibt, ob die zweifellos vorhandene Reduzierung von g ausschließlich auf die bei älteren Schachtelhalmen stark verkieselten und kaum mehr beweglichen Schließzellen (RIEBNER, 1926) oder auf eine zunehmende Mesophyllaustrocknung zurückgeht.

Unklar ist auch, ob g überhaupt wesentlich unter $40 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ verringert werden kann. Wenn an Tagen mit extrem hoher Lufttrockenheit und abnehmender Lichtintensität (vgl. Abb 4) die Transpiration nicht unter $40 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ eingeschränkt wird, besteht auch an anderen Tagen keine Notwendigkeit dazu. Schließlich ist bei guter Bodenwasserversorgung auch kein Bedarf gegeben, in der Nacht die Spalten zu schließen und Wasser zu sparen, da die maximale durch den Wurzel-

druck ausgepreßte Wassermenge ungefähr einer Transpirationsrate von 8 mg/gTG.min, also etwa einem Fünftel der Maximalrate entspricht. Bei 20° und 70% relativer Luftfeuchte würde g rund 40 mmol/m²s betragen. Der kutikuläre Anteil an der Gesamttranspiration ist unbekannt.

Interessant wäre es natürlich zu wissen, ob die hohe Wasserabgabe eine Vorbedingung für entsprechend große Assimilationsraten ist, doch fehlen leider diesbezügliche Messungen. Wo *E. telmateia* voll der Sonne ausgesetzt ist, kommt es wohl durch Photooxidation zu umso intensiverer Vergilbung, je länger und stärker die Transpiration eingeschränkt werden muß. Der größere atmosphärische (und Boden-) Wasserstress und somit das längere Ausbleiben des positiven Wurzeldruckes dürften bei *E. telmateia* Ähnlich wie bei anderen interkalar wachsenden Pflanzen (vgl. CONWAY 1940) wesentlich für das verminderte Streckungswachstum im Sonnenbestand und bei Kümmerformen verantwortlich sein.

Auch andere *Equisetum*-Arten, die normalerweise im Halbschatten oder Schatten wachsen, gedeihen auf gestörten Standorten in voller Sonne, solange Bodenwasser in ausreichender Menge vorhanden ist. Bei austrocknendem Boden schränkte eingetopftes *E. arvense* die Transpiration nur wenig ein bis die äußersten Spitzen zu vertrocknen begannen.

Neben der Unfähigkeit, die Transpiration auf ein wirklich niedriges Niveau zu drücken, können Equiseten auch keine großen Saugkräfte entwickeln. Bereits DOSDALL (1919) beobachtete, daß *E. fluviale* und *E. arvense* im Austrocknungsexperiment früher als im gleichen Topf wachsende Sonnenblumen vertrockneten.

Equiseten sind ganz offensichtlich für die Besiedelung auch nur temporär wirklich trockener Standorte nicht geeignet. Die Notwendigkeit permanent guter Bodenwasserversorgung bei geringer Saugkraftentfaltung und hoher Transpiration weisen sie eindeutig als Hygrophyten aus. Ihr Konkurrenzvorteil in luftarmen Böden sind die ausgedehnten Aerenchyme, durch die sauerstoffreiche Luft in die Rhizome und Wurzeln „gepumpt“ werden kann (GESSNER zit. in WALTER 1968), die aber wie die Zentralhöhle auch als Wasserspeicher dienen und in der Nacht wenigstens zeitweise mit Blutungswasser gefüllt werden. Eine weitere wichtige Funktion des Wurzeldruckes dürfte in der ausreichenden Nachlieferung im Wasser gelöster Nährsalze liegen, wenn die Transpiration in sehr feuchtem Bestandesklima für längere Zeit minimal bleibt.

Dies alles weist darauf hin, daß die „Xeromorphie“ der rutenförmigen Equiseten phylogenetisch bedingt ist und keine optimale Anpassung an Trockenstandorte darstellt.

Literatur

- ANSIAUX, J.R. (1948): Recherches sur une fonction éologique de la pression osmotique chez les végétaux. – Mém. Acad. roy. Belg., Cl. Sci. Coll. 21/3.
- BREWIG, A. (1937): Permeabilitätsänderungen der Wurzelgewebe, die vom Sproß beeinflusst werden. – Z. Bot. 31: 481–540.
- BROUWER, R. (1953a): Water Absorption by the Roots of *Vicia faba* at Various Transpiration Strengths. I. Analysis of the Uptake and the Factors Determining It. – Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 56 C: 106–115.
- BROUWER, R. (1953b): II. Causal Relation Between Suction Tension, Resistance and Uptake. – Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 56 C: 129–136.
- BUCHHOLZ, M. (1921): Über die Wasserleitungsbahnen in den interkalaren Wachstumszonen monocotylar Sprosse. – Flora (1)14: 119–136.
- CONWAY, V.M. (1940): Growth Rates and Water Loss in *Cladium mariscus* R.Br. – Ann. Bot. N.S. 4: 151–164.

- DOSDALL, L. (1919): Water Requirement and Adaptation in *Equisetum*.—The Plant World 22: 1–13 und 29–44. Binghampton, N.Y.
- GESSNER, F. (1956): Der Wasserhaushalt der Hydrophyten und Helophyten. In: Handb. Pflanzenphysiol. III: 854–901. Springer Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- HAVRANEK, W.M. (1968): Öko-Physiologische Untersuchungen an *Equisetum*-Arten, Wasserhaushalt und Resistenz.—Diss., Phil. Fakultät, Univ. Graz.
- HALL, A. E., SCHULZE, E.-D., LANGE, O.L. (1976): Current Perspectives of Steady State Stomatal Responses to Environment.—In: Water and Plant Life, Ecological Studies, Vol. 19. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- HÄRTEL, O. (1936): Pflanzenökologische Untersuchungen an einem xerothermen Standort bei Wien.—Jb.wiss.Bot. 83: 1–59.
- HUBER, B. (1956): Die Gefäßleitung.—In: Handb.Pflanzenphysiol.III: 541–582. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- KÖRNER, Ch., JUSSL, U., SCHIFFER, K. (1978): Transpiration, Diffusionswiderstand und Wasserpotential in verschiedenen Schichten eines *Alnus viridis* Bestandes an der zentralalpiner Waldgrenze. In: CERNUSCA A.(ed.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteinertal (Tauernregion). Ökosystemstudie 1977.—Österr. MaB-Hochgebirgs-progr. Hohe Tauern. Vol.2: 81–98. Universitätsverl. Wagner,Innsbruck.
- LARCHER, W. (1980): Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- LEYERER, G., STOCKER, O. (1961): Über die Transpiration der Rutengewächse.—Flora 151: 1–43.
- MEES, G.C., WEATHERLEY, P.E. (1957): The Mechanism of Water Absorption by Roots; II. The Role of Hydrostatic Pressure Gradients Across the Cortex.—Proc.Roy.Soc.B., 147: 381–391.
- OBERDORFER, E. (1962): Pflanzensoziologische Exkursionsflora, 2.Aufl. Stuttgart.
- Riebner, F. (1926): Über Bau und Funktion der Spaltöffnungsapparate bei den *Equisetinae* und *Lycopodiinae*.—Planta 1: 260–278.
- SCHRÖTER, C. (1908): Das Pflanzenleben der Alpen (S.268); Zürich.
- STAHL, E. (1900): Der Sinn der Mycorrhizenbildung.—Jb.wiss.Bot.34: 539–668.
- STOCKER, O. (1956): Meßmethoden der Transpiration.—In: Handb. Pflanzenphysiol. III: 293–311. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- WALTER, H. (1968): Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung. Bd.II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. VEB G.Fischer Verlag,Jena.
- ZIMMERMANN, M.H. (1983): Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer Series in Wood Science, Springer-Verlag, Berlin- Heidelberg-New York-Tokyo.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wilhelm HAVRANEK
Forstliche Bundesversuchsanstalt
Rennweg 1, 6020 Innsbruck.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [122](#)

Autor(en)/Author(s): Havranek Wilhelm M.

Artikel/Article: [Zum Wasserhaushalt von Equiseten. 135-145](#)