©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 18	Fasc. 1—2	29—41	10. 6. 1977

Saugspannung und Wasserbilanz: ein Beitrag zu ihrer Interpretation

Von

Hanno Richter *)

Eingegangen am 7. Mai 1976

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit terminologischen Problemen des „Saugspannungskonzeptes" für den Wasserzustand in Pflanzen. Dabei ergibt sich, daß diese Betrachtungsweise noch mit Überbleibseln traditioneller, wenngleich theoretisch inkorrekter Vorstellungen innig verknüpft ist. Das Saugspannungskonzept ist zwar theoretisch wohl fundiert, muß aber an die begrifflichen Weiterentwicklungen des neueren „Wasserpotential-Konzeptes" für die Beschreibung des Wasserzustandes im Kontinuum aus Boden, Pflanze und Atmosphäre angepaßt werden.

Summary

The terminology of the "suction tension concept" of water relations is analyzed. It becomes obvious that remnants of traditional, but theoretically incorrect ideas are still intimately connected with this approach. The suction tension concept, although theoretically sound, must therefore be adapted to the semantic developments of the more recent "water potential concept" for the description of water status in the soil-plant-atmosphere continuum.

Es ist sicher eine Binsenweisheit, daß Überfluß oder Mangel an Wasser den größten Einfluß auf das Wohlergehen aller Lebewesen haben. Besonders gilt dies natürlich für die Landpflanzen, die ja ihrem Standort und dessen Wasserverhältnissen unentrinnbar ausgeliefert sind. Der Wasserhaushalt der Pflanzen ist daher seit alters ein Zentralgebiet der botanischen Ökophysiologie.

---

*) Doz. Dr. Hanno Richter, Botanisches Institut der Universität für Bodenkultur, A-1180 Wien, Gregor Mendel-Straße 33.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die Theorie dieses Gebietes wurde in immer neuen Anläufen durchgearbeitet, und in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts faßte nahezu jeder Forscher die Terminologie neu oder definierte zumindest einzelne Begriffe individuell. Die meisten dieser älteren Versuche sind jedoch in einem Punkt sehr ähnlich: Sie gehen vom Wasserzustand der lebenden Einzelzelle aus. Da nun im zellulären Bereich Druckerscheinungen in Form des Turgors und des potentiellen osmotischen Druckes sichtbar und meßbar werden, baute man die zentralen Gleichungen aus Einzelgrößen mit der Dimension von Drücken oder Spannungen (also negativen Drücken) auf. Man kann diese Ansätze als „Saugspannungskonzept" zusammenfassen.

Einen völlig anderen Weg beschritt nach der Jahrhundertmitte der Amerikaner S. A. TAYLOR. Als Bodenphysiker stand er außerhalb der älteren pflanzenphysiologischen Tradition und suchte nach einem objektiven Maß für den *energetischen* Zustand des Wassers. Hierfür bot sich eine thermodynamisch definierte Größe, das chemische Potential μ des Wassers, an. Von diesem Begriff, der der partiellen molaren freien Enthalpie entspricht, leitete TAYLOR eine neue Meßgröße, das Gesamtwasserpotential ψ_W, ab. Die Dimension dieser neuen Größe ist Energie pro Volumen. Dieses „Wasserpotentialkonzept" wurde ab 1960 von TAYLOR in Zusammenarbeit mit dem australischen Pflanzenphysiologen SLATYER auf das Wasser im gesamten Kontinuum aus Boden, Pflanze und Atmosphäre übertragen (vgl. SLATYER 1967). Es ließ durch seine sorgfältige thermodynamische Fundierung zunächst die älteren Arbeiten und theoretischen Versuche hoffnungslos veraltet erscheinen.

Dennoch ist es keineswegs vordringlich wichtig, sich dieser Formulierungsweise anzuschließen. Auch das ältere Saugspannungskonzept läßt sich nämlich thermodynamisch untermauern; die beiden Betrachtungsweisen sind sogar überraschend ähnlich. So erweisen sich etwa die Dimensionen der grundlegenden Einheiten als identisch, da Energie pro Volumen gleich Kraft pro Fläche, also gleich Druck ist. Dazu vergleiche man die klaren und anregenden Darstellungen bei WALTER & KREEB (1970) und KREEB (1974). Zwar hat sich das Wasserpotentialkonzept im angelsächsischen Bereich weitgehend durchgesetzt, doch gibt es selbst dort einzelne Stimmen, die eine teilweise Rückkehr zum älteren System, besonders zu seiner Vorzeichensetzung, vorschlagen (SPANNER 1973). Im deutschen Sprachraum stehen einstweilen beide Systeme gleichberechtigt nebeneinander: Von den Autoren neuerer ökophysiologischer Lehrbücher verwendet KREEB (1974) bevorzugt die Saugspannungsnomenklatur, parallelisiert sie aber sorgfältig mit dem Wasserpotentialkonzept; LARCHER (1973) benützt konsequent die Symbole des Wasserpotentialkonzeptes, greift jedoch im begleitenden Text auf einige der anschaulichen Termini aus dem Wortschatz des älteren Systems zurück.

Nun hat sicher jedes der beiden Konzepte bei der Diskussion von

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Teilaspekten der Wasserhaushaltslehre seine Vorzüge. Weiters sollte man nicht übersehen, daß wichtige Erkenntnisse aus der älteren kontinentaleuropäischen Literatur in jedes neue Lehrgebäude integriert werden müssen, wenn dieses vollständig sein soll. Da sich diese älteren Arbeiten durchwegs der Saugspannungsnomenklatur oder terminologisch nahe verwandter Vorläufer bedienten, ist hier zumindest der Bedarf für ausgedehnte „Übersetzungen" gegeben — und für geübte Übersetzer! Es ist also auch aus praktischen Gründen nicht zu empfehlen, abrupt auf die neue Linie einzuschwenken. Die Kenntnis des Saugspannungskonzeptes sollte vielmehr gepflegt werden.

Dennoch gibt es hier ein ernstes Problem. WEATHERLEY (1970), der durchaus kein fanatischer Vertreter der Wasserpotentialnomenklatur ist, hat nämlich leider mehr als nur teilweise recht, wenn er die Saugspannungsnomenklatur als „archaisch und sogar irreführend" bezeichnet. Nur liegt das Irreführende eben nicht in einer unzureichenden oder falschen theoretischen Fundierung, sondern vielmehr in der Tatsache, daß mit den Begriffen und Symbolen dieses Konzeptes gemeinhin Vorstellungen verbunden werden, die aus sehr frühen Tagen stammen und überholt, ja manchmal sogar einfach falsch sind. Hier wird der Segen der Anschaulichkeit zum Fluch: Falschen Sprachklischees kommt man schwer mit richtigen Formeln bei. Es ist daher vielleicht nicht überflüssig, auf einige dieser verbalen und damit vorstellungsmäßigen Schwierigkeiten aufmerksam zu machen.

Zwei einfache Formeln beschreiben den Wasserzustand der Pflanze im Fließgleichgewicht. Die erste geht auf Überlegungen von HUBER (1924) zurück, hat aber erst in den letzten Jahren ihre gegenwärtige Ausformung erreicht. Sie faßt die an einem beliebigen Punkt im Pflanzenkörper gemessenen Saugspannungswerte als eine Summe von Teilspannungen auf, die auf verschiedene Ursachen zurückgehen:

$$S = S_B + S_H + S_R \tag{1}$$

Hierin bedeutet S die Gesamtsaugspannung, S_B die statische Bodensaugspannung (allgemeiner: die statische Saugspannung im Substrat), S_H die höhenabhängige Gravitationsspannung und S_R die Reibungsspannung.

Der zweite Ausdruck nennt die thermodynamischen Variablen, die den Zustand des Wassers im Pflanzenkörper beeinflussen. Allgemein gilt hier:

$$S = \pi^* + \tau + P \tag{2}$$

Die Gesamtsaugspannung S wird demnach aus osmotischen (π^*), matrikalen (τ) und hydrostatischen (P) Druckgrößen aufgebaut. Die Beiträge dieser drei Komponenten sind in verschiedenen Kompartimenten des Pflanzenkörpers verschieden groß. So kann man etwa bei der Betrachtung der Verhältnisse im Xylem den osmotischen ($\pi^{*\,\mathrm{Xylem}}$) und den matrikalen Druck

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

(τ^{Xylem}) meist vernachlässigen; das Xylem führt ja sehr reines Wasser, das keine nennenswerten Mengen an gelösten Stoffen enthält. Die Gesamtsaugspannung wird daher gleich der hydrostatischen Komponente, die mit der Druckkammer (SCHOLANDER *et al.* 1965) direkt zu messen ist:

$$S = P^{\text{Xylem}} \tag{2a}$$

Andererseits ist π^* in der Vakuole besonders groß, so daß es die Größenordnung für die maximale Saugspannung vorgibt. Kleinere Gesamtsaugspannungen werden eingestellt, indem eine rasch veränderliche hydrostatische Komponente, der Turgordruck, der osmotischen Komponente entgegenwirkt. Der matrikale Druck, der durch Adsorption an unlöslichen Substanzen und durch Kapillaritätseffekte erzeugt wird, ist hingegen in der Vakuole ohne Bedeutung. Daher gilt:

$$S = \pi^{*\,\text{Vakuole}} - P^{\text{Vakuole}} \tag{2b}$$

Wir erhalten also die klassische „osmotische Zustandsgleichung" (WALTER & KREEB 1970). Im Protoplasma wieder spielen osmotische, matrikale und hydrostatische Faktoren eine Rolle. Wir müssen daher die vollständige Gleichung (2) anwenden. Ähnliches gilt auch für die Zellwand, nur ist dort das Verhältnis besonders stark in Richtung auf den matrikalen Druck verschoben.

Das Gleichungssystem, das sich solcherart aus (2) entwickeln läßt, beschreibt einen ganz anderen Aspekt des Wasserhaushaltes als Gleichung (1). Dennoch haben alle diese Ausdrücke eine zentrale Größe gemeinsam, nämlich die Gesamtsaugspannung S, und das macht deren Bedeutung aus. Es ist einerseits klar, daß im Fließgleichgewicht benachbarte Kompartimente des Pflanzenkörpers, etwa Vakuole und Protoplasma derselben Zelle, die gleiche Gesamtsaugspannung haben müssen. Sonst würde ja von der Vakuole Wasser abgegeben oder aufgenommen werden. Andererseits muß S aber auch den Bedingungen der Gleichung (1) gehorchen. Während (2) gleichsam „mikroskopisch" die Verhältnisse in kleinen Teilbereichen des Pflanzenkörpers analysiert, gehen in die „makroskopische" Gleichung (1) Eigenschaften des Gesamtsystems, des Kontinuums aus Boden, Pflanze und Atmosphäre, ein.

Hier liegt nun eine Frage nahe: Ist eine der Gleichungen vor der anderen ausgezeichnet? Ist in einer von ihnen eine Aussage über die Entstehung oder zumindest über die Veränderlichkeit der Gesamtsaugspannung enthalten?

Betrachten wir die Formeln daraufhin genauer, so wird sehr rasch klar, daß die Bodensaugspannung S_B und die Gravitationsspannung S_H ($= \rho\, gh$, das Produkt aus der Dichte des Wassers ρ, der Gravitationskonstante g und der Höhe des Punktes h über der absorbierenden Wurzel-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zone) der Pflanze von außen aufgezwungen werden und somit einen Teil der Gesamtsaugspannung für die Domäne der Gleichung (2), die Kompartimente im Inneren der Pflanze, vorgeben. Der am raschesten veränderliche und quantitativ oft bedeutendste Teil des „makroskopischen" Systems, die Reibungsspannung S_R, hängt jedoch mit dem transpirationsbedingten Fluß des Wassers durch den Pflanzenkörper zusammen. Unsere erste Frage engt sich daher ein, und wir können sie anders formulieren: Welche Rolle spielt die Saugspannung bei der Wasserleitung? Die gängige Antwort läßt ein weitverbreitetes Mißverständnis erkennen. Und dieses hat zu einem guten Teil rein semantische Ursachen.

Bekanntlich wurde die Saugspannung nicht immer mit diesem Namen bezeichnet. In der Zeit der frühen theoretischen Versuche hieß sie meist „Saugkraft", was auch (als „suction force") ins Englische übernommen wurde. Nicht selten wird dieser Ausdruck noch heute verwendet, obwohl er dimensionsmäßig falsch ist: S ist eine Kraft *pro Flächeneinheit*, also ein (negativer) Druck oder eine Spannung (vgl. WALTER & KREEB 1970). Wird aber nun irgendwo Materie bewegt, und wir treffen gleichzeitig auf eine „Kraft", dann liegt nichts so nahe wie die Annahme, daß diese Kraft die Bewegung verursacht. Die „Saugkraft" wurde daher in die Modelle eingebaut, mit denen man die Hebung des Wassers vom Boden bis zu den transpirierenden Zellen der Blätter erklärte. Die meisten Autoren merkten freilich in korrekter Weise an, daß der eigentliche Motor für diesen Vorgang in der freiwillig ablaufenden Verdunstung des Blattwassers und daher letztlich im Dampfdruckunterschied zwischen Boden und Atmosphäre zu suchen ist. Und doch herrscht bis heute die Vorstellung, daß die physikalische Triebkraft nur auf dem Wege über Veränderungen in den lebenden Zellen zur Wirkung kommen könne: Die Wasserabgabe bei der Transpiration soll zunächst die Mesophyllzellen entwässern. Dadurch sinkt der Turgordruck, und nach (2b) steigt S, also die „Saugkraft". Diese nun wirkt auf das Wasser in den benachbarten Zellen und weiter in den Gefäßen, das unter Spannung gesetzt wird; zum Ersatz des Wassers, dessen Abgabe die „Saugkraft" entstehen ließ, saugt die Zelle auf diese Weise kapillare Wasserfäden aus dem Boden nach. Das Modell beantwortet unsere anfangs gestellte Frage also in folgender Weise: Vorgänge im Zellbereich führen zur Entstehung von „Saugkräften". Diese *bewirken* die Wasserbewegung vom Boden zu den Orten der Transpiration. — Ganz auf dem Boden dieser Anschauungen stehen auch weitverbreitete Lehrbücher (NULTSCH 1974, p. 190; SCHUMACHER 1971, p. 215ff.).

Die Darstellung wirkt geschlossen und überzeugend. Es gibt jedoch Fälle, auf die sie unmöglich angewendet werden kann, und dies deutet darauf hin, daß die Grundannahme einen Fehler enthält. Betrachten wir einmal nicht den immer wieder (wenn auch meist nur implizit) für die Modellentwicklung gewählten Moment *zu Beginn* der Transpiration einer

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

wassergesättigten Pflanze, sondern einen Zustand des Fließgleichgewichtes, wie er sich unter konstanten Verhältnissen von Substratwassergehalt, Licht, Luftfeuchte und Temperatur nach einiger Zeit einstellt. Die Pflanze transpiriert: Die Kräfte, die für Wasserabgabe und Wasseraufnahme sorgen, sind also voll wirksam. Kann zu ihnen aber auch die „Saugkraft" der Zellen gehören? Die Antwort muß schon aus rein physikalischen Gründen negativ ausfallen.

Im Fließgleichgewicht wird unter Energieverbrauch Wasser transportiert, und es hängt im Prinzip nur von der Dauer des Experimentes ab, wieviel davon aus dem Substrat in den Luftraum übergeht. Dennoch ändern sich die osmotischen Zustandsgrößen in den einzelnen Kompartimenten nicht. Die numerischen Werte für alle Symbole in Gleichung (2) und ihren Varianten werden also weder steigen noch fallen. Nun kann man aber aus einem unveränderlichen System keine Arbeit entnehmen, da dies den Ersten Hauptsatz der Thermodynamik verletzen würde. Wollen wir nicht an Energieerzeugung aus dem Nichts, also an das Perpetuum mobile glauben, so müssen wir postulieren, daß das osmotische System der Pflanzenzelle in den Wassertransport zumindest im Fließgleichgewicht *nicht* bewegend eingreift: Auch eine gespannte Feder leistet keine Arbeit, solange sie sich nicht bewegt.

Ich möchte besonders betonen, daß dieser Schluß ganz unabhängig davon ist, wo sich das Wasser eigentlich bewegt. Er müßte selbst dann gelten, wenn jedes Wassermolekül auf dem Weg durch die Parenchyme, also in der Wurzel und im Blatt, von Vakuole zu Vakuole wanderte; die heute gültige Ansicht vom vorwiegend „apoplastischen" Wassertransport in den Zellwänden erleichtert der Vorstellung den Verzicht auf eine Beteiligung des osmotischen Systems (Weatherley 1970), aber sie ist keine Voraussetzung für den Beweis.

Schon vor über 80 Jahren wurden zwei Experimente beschrieben, die die Entbehrlichkeit des osmotischen Systems der Pflanzenzelle beim Wassertransport zwischen Substrat und Atmosphäre direkt beweisen. Das eine ist der bekannte, auf Askenasy zurückgehende „Gipsblockversuch" der Lehrbücher: Die Verdunstung von der Oberfläche eines wasserdurchtränkten Körpers kann eine Quecksilbersäule über Atmosphärenhöhe heben. Noch eindrucksvoller ist das zweite, weit weniger bekannte Experiment (Boehm 1892): Mit 95grädigem Wasser gebrühte, also tote Zweige von Koniferen und hartlaubigen Dikotylen transpirieren viele Tage weiter, wenn man sie in Wasser einstellt, und diese Wasserabgabe ist von der Luftfeuchte abhängig. Die „Saugkraft" lebender Zellen kann auch in diesem Fall nicht die Kraft sein, welche saugt.

Wieso entwickeln aber die Pflanzenzellen Saugspannungen, und warum finden wir so enge Beziehungen zwischen Änderungen dieser Größe und solchen im Wassertransport durch die Pflanze? Die Antwort wird durch

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

eine Überlegung erleichtert, die im angelsächsischen Schrifttum breiten Raum einnimmt (vgl. etwa WEATHERLEY 1970), merkwürdigerweise aber nie im Rahmen des Saugspannungskonzeptes diskutiert wurde. Es ist dies die sogenannte „GRADMANN—VAN DEN HONERT-Theorie", die den Wassertransport im gesamten Kontinuum zwischen Boden und freier Atmosphäre betrachtet, in das der Pflanzenkörper nur als eines der Glieder eingeschaltet ist. Der Name ist etwas irreführend, da die Anfänge dieser Betrachtung bis auf HUBER (1924) zurückgehen. Jedenfalls aber formulierte VAN DEN HONERT (1948) eine Gleichung für den Wassertransport im Fließgleichgewicht, die in der Saugspannungsnomenklatur folgendermaßen lautet:

$$\frac{dm}{dt} = \frac{S_W - S_B}{R_W} = \frac{S_S - S_W}{R_S} = \frac{S_A - S_S}{R_A} = \frac{S_G - S_A}{R_G} \qquad (3)$$

dm/dt bedeutet hierin die in der Zeiteinheit transportierte Wassermasse, also die Stromstärke des Wassers im Kontinuum. Die Gleichung sagt zunächst aus, daß diese Größe in jedem der Abschnitte des Leitweges konstant sein soll. Sodann wird festgestellt, daß der Wassertransport durch diese Abschnitte Beziehungen gehorcht, die dem Ohm'schen Gesetz der Elektrizitätslehre analog sind. Wir finden Spannungsdifferenzen, sie ergeben sich aus den meßbaren Saugspannungen nach dem Durchtritt des Wassers durch Boden (S_B), Wurzel (S_W), Stamm (S_S) und Assimilationsorgane (S_A) bis in die freie Atmosphäre mit ihrer Saugspannung S_G. Diese Spannungsdifferenzen müssen umso größer sein, je größer die Widerstände der Wurzeln (R_W), der Stammteile (R_S), der Assimilationsorgane (R_A) und der Gasphase (R_G) werden.

VAN DEN HONERTS Formel ist zweifellos das Ergebnis einer krassen Abstraktion; man braucht nur zu bedenken, daß das erste Glied, also die Stromstärke des Wassers, überall den gleichen Wert haben soll. In hintereinander liegenden Abschnitten kann ein konstantes Wasservolumen natürlich nur dann erhalten bleiben, wenn sich der Leitweg nicht aufzweigt — gerade das aber geschieht im Körper der Pflanze! Die Gleichung (3) gibt uns also keine Anleitung für konkrete Berechnungen (vgl. RICHTER 1973). Wichtig ist hier zunächst aber nur die Parallele zur Elektrizitätslehre, da sie eine neue Einsicht in das Wesen der Saugspannungen liefert: Die Spannungsdifferenzen in einem metallischen Leiter sind auch nicht die Ursache des Stromflusses, sondern die Folge der Widerstände in diesem Leiter. Die Ursache des Stromflusses kann immer nur die Spannungsdifferenz zwischen den Polen einer Batterie oder eines Generators sein. Und der elektrischen Spannungsquelle entspricht als hydrodynamisches Analogon die Spannungsdifferenz zwischen dem Substrat und der freien Atmosphäre. Sie liegt also zur Gänze außerhalb des Pflanzenkörpers. Enthält die Leitstrecke konstante Widerstände, dann muß die Spannungs-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

differenz zwischen ihrem Beginn und ihrem Ende umso größer sein, je größer die Stromstärke des Wassers, also die in der Zeiteinheit bewegte Wassermenge dm/dt ist. Wir haben daher die Saugspannungsdifferenzen zwischen verschiedenen Punkten entlang des Leitweges durch die Pflanze als die Folge des Wasserstromes durch ihren Körper aufzufassen, nicht als dessen Ursache!

Man sollte deshalb auch besser eine weitere geläufige Formulierung vermeiden und nicht behaupten, daß „die Wasserbewegung dem Saugspannungsgradienten folgt". Es ist ja eigentlich gerade umgekehrt: Die Gradienten der Saugspannung „folgen" der Wasserbewegung, sie werden durch das strömende Wasser selbst erzeugt. Eine Ausnahme bilden nur jene Spannungsunterschiede, die auf unterschiedliche Beiträge der Gravitationsspannung S_H in Gleichung (1) zurückgehen: gerade sie sind aber unabhängig von jeder Wasserbewegung, können also ebenfalls nicht zur Ursache von Strömungsvorgängen werden. Der weitaus größte Teil der Spannungsdifferenzen, die selbst zwischen zwei nahe benachbarten Punkten im Körper niedriger Kräuter viele Atmosphären betragen können, ist hingegen eine unvermeidliche Folge der Reibungswiderstände, und diese hängen vom Bau und von den Eigenschaften der Leitstrecke ab.

Die Rolle der Saugspannung bei der Wasserleitung hat sich also aufgehellt, und damit können wir auch unsere erste Frage beantworten: Die „makroskopische" Gleichung (1) hat bedingungslosen Vorrang. Die von ihr beschriebenen Eigenschaften des Kontinuums bestimmen die Größe der Gesamtsaugspannung S, und die Kompartimente im Pflanzenkörper passen sich nach Gleichung (2) diesem Wert an. Die beiden Gleichungen bilden demnach ein System von Anspruch und Antwort (demand and response).

Vielleicht wird diese Sachlage durch eine traditionelle Eigentümlichkeit unserer Lehrbücher der Allgemeinen Botanik unnötig verdunkelt: Fast überall wird bei der Besprechung des Wasserhaushaltes der Pflanze von der Beschreibung des Wasserzustandes der Zelle und seiner Änderungen an Hand der Gleichung (2b) ausgegangen. Auf dieser Darstellung baut dann die Behandlung der Wasseraufnahme durch die Wurzel und der Transpiration auf. So festigt sich schon beim Anfänger die Vorstellung von einer zentralen Rolle der Einzelzelle beim Wassertransport im Kontinuum.

Gleichung (3) hat noch einen weiteren Vorzug: Sie ermöglicht eine Aussage über den Ort des größten Widerstandes in der ganzen Transportstrecke vom Boden zur Atmosphäre. Van den Honert betonte, daß S_A, die Saugspannung in den transpirierenden Zellen der Blätter, 50 atm selten übertrifft, daß aber Luft von 50% relativer Feuchte bei 20° C bereits 923 Atmosphären Spannung entwickelt. Die Differenz im Zähler des letzten Bruches wird daher enorm groß, und dementsprechend

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

muß auch der Nenner, R_G, den größten aller Widerstände darstellen. Der steilste Anstieg der Spannung findet sich daher beim Übergang aus den dampfgesättigten Interzellularen und Atemhöhlen durch den größten Widerstand, die Stomata, in die trockenen Außenluft. Zum Unterschied von den meisten Widerständen in der flüssigen Phase des Transportweges ist dieser Widerstand aber veränderlich: Der regelbare Öffnungszustand der Stomata entscheidet über seine Größe.

Auf diesen Öffnungszustand der Stomata wirken nun gerade die Saugspannungen ein, die sich in den durchströmten Leitwegen des Pflanzenkörpers aufbauen: Die Saugspannung S_A in den Blattzellen, die höchste vor dem Übergang des Wassers in die Gasphase, ergibt nach Gleichung (2b) zusammen mit dem potentiellen osmotischen Druck den Wert für den Turgordruck in diesen Zellen. Ein Turgor von $P = O$ ist definitionsgemäß einer welken Zelle zugeordnet. Zu den Blattzellen gehört aber auch der Spaltöffnungsapparat, und eine Annäherung an den Zustand der Welke, der durch hohe Saugspannungen ausgelöst wird, führt hier zum Spaltenschluß. Turgorabhängige hormonelle Regelvorgänge spielen dabei eine bedeutende Rolle.

Engere Spalten bedeuten einen erhöhten Widerstand in der Gasphase. Steigt also im letzten Glied von (3) S_G über ein zuträgliches Maß, dann steigt die Stromstärke nicht weiter, sondern ein Anstieg von R_G hält den Ausdruck dm/dt konstant. Es ist unmittelbar einsichtig, daß wir es hier mit einem geradezu klassischen Regelkreis zu tun haben, und tatsächlich zeigt das Stomatasystem typische Eigenschaften schwingungsfähiger Regelkreise (Raschke 1975).

Mit der Erwähnung dieser Regelvorgänge haben wir uns bereits vom Fließgleichgewicht entfernt. Wir haben früher gesehen, daß im Fließgleichgewicht das Wasser nicht von den Saugspannungsdifferenzen im Pflanzenkörper bewegt wird. Wie verhält es sich damit in jenen Fällen, in denen eine Wasserabgabe an die Atmosphäre gar nicht in Frage kommt, etwa, um ein einfaches Modell zu beschreiben, wenn wir eine eben noch im Fließgleichgewicht transpirierende Pflanze plötzlich mit dampfgesättigte. Luft umgeben? Hier hört die Transpiration sofort auf, nicht aber die Wasseraufnahme durch die Wurzeln und die Wasserbewegung im Pflanzenkörper. Diese Vorgänge werden zwar langsamer, doch ist die Zeitdauer bis zum völligen Abklingen von Fall zu Fall verschieden lang. Am Ende steht der weitgehende Ausgleich aller Unterschiede in der Saugspannung; einzig die Gradienten, die auf die unterschiedlich große Gravitationskomponente S_H zurückgeführt werden können, bleiben weiter erhalten.

Wie in der „Wasserpotential-Literatur" klar herausgearbeitet wurde (Weatherley 1970, Oertli 1971), handelt es sich hier um die Auffüllung von Kapazitäten im Pflanzenkörper, die je nach der Elastizität der Zellwände von lebenden Zellen und Leitgefäßen verschieden groß sein können.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zellen mit großem elastischem Modul der Wände (also starren Zellwänden) zeigen einen raschen Saugspannungsabfall bei geringer Wasseraufnahme — die Volumsveränderung pro atm Saugspannungsänderung (dV/dS) ist klein. Wände mit niedrigem elastischem Modul lassen infolge ihrer hohen Elastizität große Volumsänderungen bei geringen Spannungsschwankungen zu. OERTLI (1971) spricht im ersten Fall von einem (in Hinblick auf den Wassergehalt) gut gepufferten, im zweiten von einem schlecht gepufferten System.

Die Arbeit, die beim Übergang der Pflanze von einem Saugspannungsniveau auf ein anderes bei der Füllung oder Entleerung von Kapazitäten geleistet wird, ergibt sich als

$$\int dS.dV \tag{4}$$

also als das Produkt aus Spannungsänderung und Volumsänderung des Wassers. Es läßt sich leicht zeigen, daß dieses Integral tatsächlich einer Arbeit entspricht: Die Saugspannung ist ein Druck, hat also die Dimension Kraft pro Fläche (Kraft $\times$ L^{-2}). Bei Multiplikation mit einem Volumen (L^3) ergibt sich

$$\text{Kraft} \times \text{Weg} \equiv \text{Arbeit} \equiv \text{Energie}.$$

Die Einzelzellen leisten bei der Aufsättigung also tatsächlich Arbeit, bis ihre Kapazitäten aufgefüllt sind. Sie leisten aber diese Arbeit natürlich nur in dem Ausmaß, in dem vorher an ihnen Arbeit geleistet wurde. In den Morgenstunden müssen sich alle lebenden Zellen an die steigenden Saugspannungen im Leitsystem anpassen. Ganz zwangsläufig werden sie stets so lange Wasser verlieren, bis die Turgorreduktion eine den Verhältnissen im Leitsystem entsprechende Saugspannung der Zelle freisetzt, bis die „Antwort" der Gleichung (2) mit dem „Anspruch" der Gleichung (1) in Übereinstimmung gebracht ist. Dazu müssen sich jedoch die Kapazitäten entleeren, und in den Zellen wird Energie gespeichert: Diese ist während der Perioden des Fließgleichgewichtes latent vorhanden und wird erst beim Rückgang der Spannungen wieder in Arbeit umgesetzt.

Wir haben in der Entleerung und Auffüllung von Kapazitäten die Ursache für die Bilanzschwankungen im Wasserhaushalt zu sehen, also besonders für die Tatsache, daß am Morgen die Absorption hinter der Transpiration herhinkt und am Abend die Wasseraufnahme weitergeht, auch wenn die Wasserabgabe bereits eingeschränkt ist. Definitionsgemäß gilt:

$$\text{Wasserbilanz} = \text{Wasserabsorption} - \text{Transpiration}$$

Es wird nun häufig angenommen, daß eine negative Bilanz dann auftritt, wenn die Wassernachschaffung den Verbrauch der Transpiration nicht mehr decken *kann*, sozusagen, weil die Wurzeln nicht mehr mit der Aufnahme nachkommen. Das ist ein wenig zu eng an der ökonomischen Bedeutung des Wortes „Bilanz" orientiert. Eine stark negative Bilanz hat

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nicht nur mit der Wurzel zu tun, sondern auch (und zwar sehr viel) mit den Zellen im Sproß und in den Blättern. Sie kann sich überhaupt nur dann einstellen, wenn die Zellwände einen niedrigen Elastizitätsmodul haben, das System also „schlecht gepuffert" ist. Völlig starre Wände mit unendlich hohem Modul würden als Panzer ein Lumen umschließen, dessen Rauminhalt im Tagesgang gleich bliebe. Abgabe oder Aufnahme von Wasser durch solche Zellen als Anpassung an geänderte Saugspannungen im Leitsystem müßte nämlich unmeßbar klein bleiben, da H_2O ja außerordentlich wenig kompressibel ist und auf kleinste Volumsänderungen mit enormen Druckschwankungen reagiert. Eine Pflanze mit solchen Zellen hätte stets eine „ausgeglichene Wasserbilanz"! Andererseits muß aber in Zellen mit dehnbaren Wänden das Volumen kleiner werden, sobald sie sich an eine vom Kontinuum vorgegebene höhere Saugspannung anpassen. Ihre Bilanz wird negativer, was aber nichts über „Schwierigkeiten bei der Wassernachschaffung" aussagt. Wieder hilft uns ein Blick auf die Perioden des Fließgleichgewichtes: Gleichgültig, welche konstante Höhe die Saugspannung hier hat, und wie lange der Zeitraum ist, den wir herausgreifen — es kommt im Fließgleichgewicht zu keinen Bilanzänderungen, „Einnahmen" und „Ausgaben" sind gleich. Änderungen beschränken sich auf Perioden des Überganges zwischen verschiedenen Saugspannungsniveaus und können daher kein Maß für ständig wirkende Schwierigkeiten bei der Nachleitung abgeben. Das soll nicht heißen, daß die Wasserbilanz ohne ökologisches Interesse wäre: Sie ist eng mit der Saugspannung gekoppelt und ebenfalls von Kontinuumsfaktoren abhängig. Dies gilt auch für die von der Bilanz abgeleiteten Begriffe „Wassersättigungsdefizit" und „relativer Wassersättigungsgrad".

Für die Schwankungen der Bilanz im Tagesgang ist nun in erster Linie die Reibungskomponente der Gesamtspannung entscheidend. Diese wird sowohl von den Widerständen wie von den Stromstärken beeinflußt:

$$S_R = \sum_B^P \triangle S_i = \sum_B^P f_i \cdot r_i \qquad (5)$$

In Worten: Die Reibungsspannung S_R setzt sich aus einer Summe von Spannungsanstiegen entlang der verzweigten Leitstrecke vom Boden B bis zum Meßpunkt P im Pflanzenkörper zusammen. Diese Spannungsanstiege sind ihrerseits wieder Produkte aus dem Teilstrom f_i und dem Teilwiderstand r_i im Leiterabschnitt (Richter 1973, Richter *et al.* 1972). Eine hohe Reibungsspannung kann daher ebensowohl auf hohen Wasserdurchsatz wie auf hohe Widerstände zurückgehen — da die Widerstände oft ziemlich konstant sind, besonders bei hohem Substratwassergehalt, ist ein Spannungsanstieg im Tagesgang oft ausschließlich auf erhöhten Wassertransport zurückzuführen. Steigt die Saugspannung aber deshalb und nur deshalb, weil die transportierte Wassermenge steigt, und wird

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ebendeshalb die Bilanz negativer und das Wassersättigungsdefizit höher, dann bieten alle diese Größen sicher keinen Hinweis auf eine Zunahme der Schwierigkeiten bei der Wassernachschaffung!

Es wird daher besser sein, den unzureichenden und vagen Begriff „Schwierigkeiten" in diesem Zusammenhang zu meiden. Er ist ja wohl nur eine Umschreibung: Die Ursache für echte Schwierigkeiten bei der Leitung des Wassers sind definitionsgemäß die Leitwiderstände. Diese lassen sich aus Gleichung (5) berechnen:

$$\sum_{B}^{P} \frac{\triangle S_i}{f_i} = R \qquad (6)$$

Wird auf dem Weg vom Boden bis zu einem Punkt im Pflanzenkörper diese Summe groß, dann herrschen zweifellos „Schwierigkeiten" bei der Wassernachschaffung dorthin. Der Ausdruck (6) erfaßt nicht nur die Widerstände in der Pflanze, sondern auch die (wahrscheinlich stärker variablen) Nachleitwiderstände im Boden.

Die dynamischen Prozesse im Wasserhaushalt der Pflanzen bereiten selbst Physiologen, die dem Teilgebiet näher stehen, gelegentlich Verständnisschwierigkeiten. Es zeigt sich aber, daß dies nicht auf das Thema selbst, sondern auf eine unpräzise, wenn auch althergebrachte Ausdrucksweise zurückzuführen ist. Der Hauptzweck dieser Ausführungen war es, auf einige dieser „semantischen Fallen" hinzuweisen. Eine Abkehr von durchaus vermeidbaren Sprachklischees könnte auch dem traditionsreichen Saugspannungskonzept einen Platz bei der Weiterentwicklung der theoretischen Vorstellungen sichern.

Danksagung

Der österreichische Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützte die Arbeiten auf dem Gebiet des Wasserhaushaltes an unserem Institut aus Mitteln des Projektes 1465.

Schrifttum

Boehm J. 1892. Transpiration gebrühter Sprosse. — Ber. deutsch. bot. Ges. 10: 622—629.

Huber B. 1924. Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie. — Jb. wiss. Bot. 64: 1—120.

Kreeb K. 1974. Ökophysiologie der Pflanzen. — Stuttgart.

Larcher W. 1973. Ökologie der Pflanzen. — Stuttgart.

Nultsch W. 1974. Allgemeine Botanik. 5. Auflage. — Stuttgart.

Oertli J. J. 1971. A whole-system approach to water physiology in plants. — Adv. Frontiers Plant Sci. 27: 1—200; 28: 1—73.

Raschke K. 1975. Stomatal action. — Ann. Rev. Plant. Physiol. 26: 309—340.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

RICHTER H. 1973. Frictional potential losses and total water potential in plants: a re-evaluation. — J. exp. Bot. 24: 983—994.

— HALBWACHS G. & HOLZNER W. 1972. Saugspannungsmessungen in der Krone eines Mammutbaumes (*Sequoiadendron giganteum*). — Flora 161: 401—420.

SCHOLANDER P. F., HAMMEL H. T., BRADSTREET E. D. & HEMMINGSEN E. A. 1965. Sap pressure in vascular plants. — Science 148: 339—346.

SCHUMACHER W. 1971. Physiologie. In: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 30. Auflage. p. 204—378. — Stuttgart.

SLATYER R. O. 1967. Plant water relationships. — New York.

SPANNER D. C. 1973. The components of the water potential in plants and soils. — J. exp. Bot. 24: 816—819.

VAN DEN HONERT T. H. 1948. Water transport in plants as a catenary process. — Discuss. Faraday Soc. 3: 146—153.

WALTER H. & KREEB K. 1970. Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanze und ihre öko-physiologische Bedeutung. — Protoplasmatologia II C 6, — Wien—New York.

WEATHERLEY P. E. 1970. Some aspects of water relations. — Adv. Bot. Res. 3: 171—206.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: 18_1_2

Autor(en)/Author(s): Richter Hanno

Artikel/Article: Saugspannung und Wasserbilanz: ein Beitrag zu ihrer Interpretation. 29-41