

Sonderdruck aus

Forstwissenschaftliches Centralblatt

89. Jahrgang (1970), H. 4, S. 195-200

VERLAG PAUL PAREY · 2 HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

Alle Rechte, auch die des auszugsweisen Nachdruckes, der photomech. Wiedergabe, der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen und der Übersetzung, vorbehalten. © 1970 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

Die Messung des Wasserpotentials mit der SCHOLANDER-Methode und ihre Bedeutung für die Forstwissenschaft¹

Von R. H. WARING

Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Oregon, USA

Mit der auf uns zukommenden Krise durch die übergroße Zunahme der Weltbevölkerung wächst der Bedarf an Nahrungsmitteln und Faserstoffen. Die Wissenschaftler haben die Herausforderung angenommen, mehr zu erzeugen, ohne dabei andere Hilfsquellen der Natur zu schädigen. Das ist eine Aufgabe, die etwas außerhalb des Rahmens der üblichen Land- und Forstwirtschaft liegt. Das beste Beispiel für diese neue wissenschaftliche Einstellung ist das Internationale Biologische Programm. Wir Botaniker sind zwar nicht ausschließlich, aber doch in der Hauptsache mit der Primärproduktion beschäftigt und mit jenen Faktoren, die das Wachstum begrenzen und Auslesevorgänge fördern, die die Ursache bestimmter Vegetationstypen sind.

Kontrollierte Umweltbedingungen und Phytotrone erlauben uns, die wichtigsten Umweltfaktoren zu ermitteln und herauszufinden, wie sie die physiologischen Vorgänge beeinflussen, welche Wachstum und Entwicklung der Pflanzen regeln. Neuere Fortschritte in der Herstellung tragbarer Geräte – wie die Küvetten, die KOCH (1968) gemeinsam mit Siemens entwickelt hat – machen es möglich, nun unter wirklichen Verhältnissen am Standort zu messen, wo sich mehr als nur eine Variable gleichzeitig ändert. Die Computertechnik verleiht uns die Fähigkeit, das ungeheure Datenmaterial zu analysieren und zum ersten Mal in einem quantitativen Modell darzustellen.

Es freut mich, Sie heute mit einem tragbaren Instrument bekanntzumachen, das uns erlaubt, den Einfluß des Wassers auf Pflanzenwachstum und Verteilung zu untersuchen. Niemand hat bisher die Bedeutung des Wassers für Pflanzen bezweifelt. Die Frage war vielmehr, den Wasserzustand von Pflanzen auf vernünftige und biologische Weise unmittelbar zu messen. Seitdem DIXON (1914) die Kohäsionstheorie vorschlug, suchte man bis vor kurzem vergeblich danach, die dabei auftretenden Zugspannungen in der Wassersäule zu messen. Im Laboratorium waren wir natürlich in der Lage, das Wasserpotential von Gewebe zu bestimmen, und zwar durch die Messung der Wasserdampfkonzentration der Luft innerhalb des Gefäßes mit dem Pflanzenmaterial. Das Wasserpotential (Saugkraft pflanzlicher Zellen) ist ein Ausdruck für die Energie, die notwendig ist, um die Wasserdampfdichte über dem Gewebe im Temperaturgleichgewicht mit der Umgebung bis zur Sättigung der umgebenden Luft anwachsen zu lassen. Die Einheiten werden gewöhnlich in at oder dyn/cm² angegeben. Das Vorzeichen ist negativ, weil Energie aufgewendet werden muß.

Innerhalb lebender Zellen ist das Wasserpotential gleich dem osmotischen Potential abzüglich des Turgordruckes. Wenn das Wasserpotential und das osmotische Potential

¹ Nach einer Gastvorlesung an der Forstlichen Forschungsanstalt München am 13. Mai 1970.

gleich sind, ist der Turgordruck Null, und die Pflanze welkt. Da die Gefäßpflanzen eine Vielzahl untereinander verbundener Kapillaren haben, die von den Wurzeln bis zu den Blättern reichen, erfolgt eine sehr schnelle Reaktion auf Druckgradienten innerhalb der Pflanze. In den meisten Fällen ist daher der Unterschied zwischen der Sonnen- und der Schattenseite einer Baumkrone kleiner als 2 at. Die Gradienten zwischen Blättern und Stamm sind oft kleiner als 0,1 at. 1965 fanden SCHOLANDER und seine Kollegen von Scripps Ozeanographischem Institut in Kalifornien eine praktische Methode zur Bestimmung

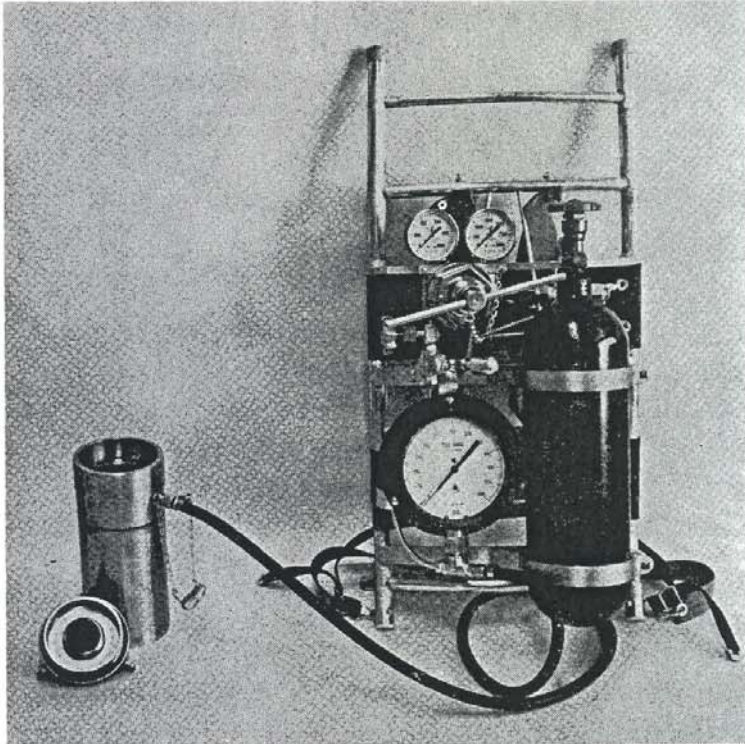


Abb. 1

zur Bestimmung der Wasserspannung des Xylems und erreichten damit in dieser Hinsicht einen wirklichen Durchbruch.

Das Prinzip der SCHOLANDER-Methode ist einfach. Wenn die Wasserfäden in einem Blatt oder einem Zweig durch Abschneiden getrennt werden, ziehen sie sich von der Oberfläche zurück, weil die Zugspannung aufhört. Die SCHOLANDER-Technik verwendet nun ihrerseits Druck, um die ursprüngliche Spannung der intakten Pflanze wieder herzustellen. Blatt oder Zweig werden so in eine Druckkammer eingebracht, daß der Blattstiel bzw. das Zweigende mit der Schnittoberfläche aus

der Kammer herausragen, die übrigen Teile jedoch dem Druck ausgesetzt sind. Ein Gummistöpsel dient als Abdichtung. Er kann auch gespalten sein, um sich sukkulenten Pflanzen anzupassen. Eine Vorstellung der Apparatur vermittelt Abb. 1².

Bei Anwendung des Druckes in der Druckkammer steigt nun das Wasserpotential des Xylemsaftes, bis es dem gleicht, das ursprünglich vorhanden war. In diesem Augenblick erscheint der Xylemsaft an der Schnittfläche des Blattstieles oder Zweiges. Der aufgewendete Druck entspricht dann dem Wasserpotential nach der Gleichung $Y_w = P + Y_s$ Xylem. Da der osmotische Druck des Xylemsaftes in der Regel sehr klein ist, normalerweise kleiner als 1 at, wird er oft vernachlässigt. Die Genauigkeit der Technik hängt von der Zusammendrückbarkeit des Gewebes während der Messung ab und von der Möglichkeit der Auffüllung anderer Gewebe außer dem Xylem mit Xylemsaft. Für absolute Vergleiche ist daher eine Eichung mit der Thermoelement-Psychrometer-Methode (nach WIEBE, BROWN, DANIEL und CAMPBELL, 1969) ratsam. Dies ist jedoch für die meisten ökologischen Arbeiten überflüssig, weil die Reaktionen der Pflanze, wie Zellteilung, Wachstum und Tod, in unmittelbarer Beziehung zu den Druckverhältnissen stehen. Die Reproduzierbarkeit der Messungen beträgt 0,1 at, und

² Auskunft über Bezugsmöglichkeiten: Univ.-Doz. Dr. WERNER KOCH, Forstbotanisches Institut, 8 München 13, Amalienstraße 52.

die gesamte Verrichtung ist in weniger als einer Minute getan. Eine gute Grundlage über das hier behandelte Thema vermittelt BOYER (1969).

Einige Anwendungsmöglichkeiten, wozu sich die SCHOLANDER-Technik gut eignet: Lassen Sie mich mit dem gewöhnlichen, täglichen Schwanken des Wasserpotentials beginnen. Am Morgen, ehe die Sonne aufgeht, ist die Wasserbeanspruchung an einem Minimum angelangt. Dieser Augenblick stellt das integrale Wasserpotential über das tätige Wurzelsystem dar oder – wenn Sie so wollen – über den wirksamen Bodenfeuchtestreß oder das Wasserpotential des Bodens. Wenn wir einen Tag ohne Niederschläge nehmen, werden die ersten Sonnenstrahlen den Anstieg der Wasserbeanspruchung auslösen. Die Anstiegsrate beträgt etwa 8 at/h. Wenn die Transpiration nicht besonders stark und genug Wasser im Boden vorhanden ist, erreichen viele Koniferen am Nachmittag Werte um 15–16 at. Ihre Assimilation ändert sich natürlich sehr, was im Hinblick auf unsere ursprünglichen Ziele sehr wichtig ist. Wenn es Abend wird, nimmt die Beanspruchung wieder ab, so daß sich um Mitternacht die Pflanze gewöhnlich unterhalb 1 at in ihrem Minimum befindet.

Eine der wichtigsten Studien vergleicht die Wasserbeanspruchung verschiedener Arten und Rassen unter gleichen Bedingungen. Wie man erwarten müßte, zeigen jene Pflanzen geringere Werte, die sich durch ein extensives Wurzelsystem schneller anpassen können als andere Arten. Pflanzen mit großen Blättern haben gewöhnlich höhere Blattemperaturen und brauchen daher mehr Wasser als benadelte, was dann zu höheren Werten des Wasserpotentials führt, wenn das Wasser fehlt. Die spezifischen Gründe für Unterschiede zwischen den Arten sind physiologischer Natur und erfordern physiologische Studien. Solche Unterschiede können nun leicht festgestellt werden.

Interessieren uns mehr die Unterschiede bei verschiedenen Umweltbedingungen, messen wir an Pflanzen mit einem gut ausgebildeten Wurzelsystem. Ich habe bei meinen Arbeiten gefunden, daß es wünschenswert ist, eine oder zwei weitverbreitete Arten zu solchen Untersuchungen heranzuziehen. Wenn es sich um Koniferen handelt, können wir fast mit allen Arten arbeiten, die eine Höhe von 1–2 m erreicht haben, um das Bodenwasserpotential gut zu ermitteln. Die Messung findet in der Nacht statt, wenn man die minimalen Werte als Maß benutzen kann. Während des Tages können natürlich beträchtliche Unterschiede auftreten. In der Nacht dagegen findet man an nebeneinander stehenden Bäumen nur eine statistische Verteilung der Werte.

In Abb. 2 sind die Werte für 1–2 m hohe Douglasien dargestellt, die an drei verschiedenen Standorten wachsen. Die Kurven stellen den jahreszeitlichen Gang der minimalen Wasserbeanspruchung oder – wie wir gesehen haben – das Bodenwasserpotential dar in einem trockenen Eichenwald, einem Ponderosa-Kiefernforst und auf einem feuchten Engelmann-Fichten-Standort. Obwohl sich der Wachstumsbeginn an den drei Standorten bis zu drei Monaten unterscheidet, sind die Bodenwasserpotentiale einander ähnlich und bleiben unter 10 at. Bis zu der Zeit mit vollentwickelten Blättern oder Nadeln im Gebiet von Süd-Oregon, woher diese Werte stammen, ist der Sommer-niederschlag unbedeutend, so daß der Gang des Bodenwasserpotentials nur die Verfügbarkeit des Vorrats- oder Sickerwassers widerspiegelt. Mit Fortschreiten der Jahreszeit erreicht die Douglasie im Eichenwald während der Nacht 18 at; Zellteilungen im Kambium kann man dann nicht mehr beobachten. Am Ende der Sommertrockenheit erreicht die Beanspruchung 28 at; eine Höhe, wo keine Tagesgänge mehr beobachtbar sind. In auffallendem Gegensatz dazu steht die Douglasie im Fichtenwald. Hier bleibt das Bodenwasserpotential während der ganzen Vegetationsperiode unter 10 at. Das ist die Folge eines niedrigeren Anspruches, der hier mitbedingt ist durch eine nordwärts gerichtete Schlucht und eine hinreichende Versorgung mit unterirdischem Abflußwasser während der Schneeschmelze. Der Kiefernforst ist ein mittelmäßiger Standort für die Douglasie. Es bestehen während des Tages ähnliche Unterschiede, obwohl die Bezie-

JAHRESZEITLICHER GANG
DER MINIMALEN WASSERBEANSPRUCHUNG

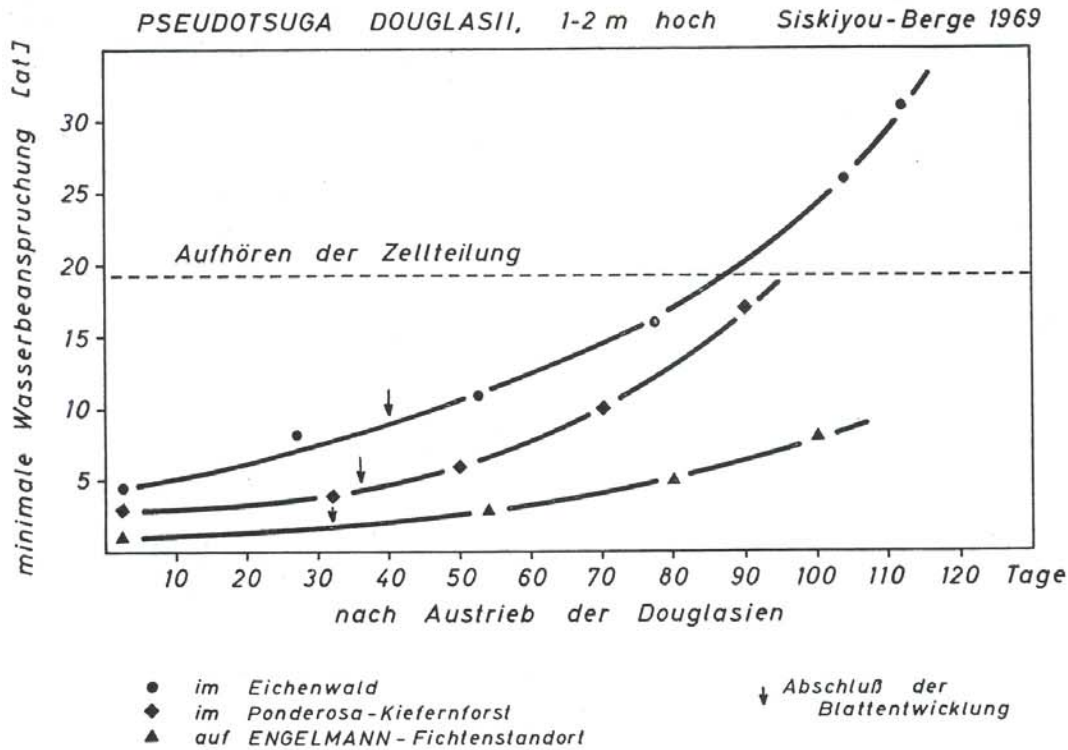


Abb. 2

hungen vielfältiger sind. Sie spiegeln Unterschiede in der Bodenwasserversorgung und im Verbrauch wider, einer Funktion von Strahlung und absoluter Feuchte.

Inwieweit ändert sich das Wasserpotential eines gegebenen Bestandes von Baum zu Baum? Im Falle des gesunden Douglasien-Wachstums auf einem Platz mit angemessenem Bodenwasser ist die Antwort überraschend einfach. Ein 70 m hoher Baum und ein 1 m großer zeigen im wesentlichen die gleichen Tageskurven, wenn man voraussetzt, daß beide ähnliche Expositionen haben und der hydrostatische Gradient von 1 at je 10 m berücksichtigt wird. Wenn das Bodenwasser begrenzend wirkt, bleiben die größeren Bäume mit einem gut entwickelten Wurzelsystem und großem Wasservorrat im Xylem unter 20 at. Proben von jungen Bäumen liegen bei vielleicht 28 at, und Sämlinge können die Letalgrenze bereits überschritten haben. Diese liegt für einige Douglasienrassen bei ungefähr 45 at. Für Pflanzen vergleichbarer Größe, besonders solche mit ähnlichem Wurzelsystem, liegt die Schwankung in einem Bereich von nur ± 2 at. Die größte Schwankung, die ich gemessen habe, fand ich an einem gefrorenen Tannenbestand an der Waldgrenze. Die Zweige über dem Schnee hatten mehr als 30 at, während die unter dem Schutz des Schnees nur 5 at aufwiesen. Manchmal sind Bäume mit einem ungewöhnlich hohen Wert ihres Wasserpotentials Gegenstand besonderer Studien. Sie zeigen sehr oft Schäden durch Wurzelfäule oder andere Krankheiten an. Sie können sogar als Zentren für Insektenplagen Bedeutung erlangen. Herr Dr. STOLZEK, ein Entomologe am Weyerhäuser Forschungszentrum, hat gezeigt, daß Douglasien-Borkenkäfer Bäume unter 18 at nicht mit Erfolg angreifen können. Für andere Insekten fand er sogar noch höhere Schwellenwerte.

Wenn mangelnde Bodenfeuchte Anlaß zu Schwierigkeiten gibt, kann man Wachstumsfähigkeit und Widerstand gegenüber pathogenen Ursachen manchmal durch Verminderung der Bestandesdichte steigern. Das Bodenwasserpotential, das man natürlich immer während des Minimums messen muß, kehrt häufig wieder zu den charakteristischen Werten des nicht gelichteten Bestandes zurück und zeigt damit an, daß der Bodensaum wieder voll durchwurzelt ist.

SCHOLANDERS Technik hat weiterhin eine große Bedeutung: einmal als Hilfsmittel bei der Entscheidung, wenn ein Forstpflanzgarten zu bewässern ist, und dann, um noch klarer die Wirkung des Herausnehmens und Lagerns von Pflanzen auf das Wasserpotential der Sämlinge festzustellen. Herr Dr. WINJUM am Weyerhäuser Forstpflanzgarten in Washington fand, daß Douglasien, die an einem sonnigen Tag bei 15 bis 20 at herausgenommen wurden, während der ersten Wachstumsperiode um ein Drittel weniger wuchsen als Sämlinge, die an bedeckten Tagen bei weniger als 10 at herauskamen. Er fand auch, daß Sämlinge, deren Sprosse ohne Schutz transportiert wurden, viel schneller Wasser verloren und höhere Wasserpotentialwerte erreichten als bei ungeschützten Wurzeln. Das beste ist natürlich, Sproß und Wurzel feucht und eingehüllt zu halten. Werden Sämlinge zu einer Zeit herausgenommen, in der ihr Wurzelregenerationsvermögen nur gering ist oder sie unsachgemäß behandelt wurden, so werden diese bald hohe Wasserpotentiale aufweisen, obwohl die Bodenfeuchte bei Feldkapazität liegen kann. Die SCHOLANDER-Technik bietet daher eine schnelle Beurteilungsmöglichkeit von Pflanzarbeiten, noch ehe das Bild durch Wechselwirkungen mit dem Klima des Pflanzenstandortes verwischt wird.

Die Technik hat selbstredend auch einige Nachteile. Erst einmal gibt es eine kleine Störung durch die Probennahme, und zweitens muß man viele Stunden arbeiten, um all die notwendigen Werte für einen Tages- oder Jahresgang des Wasserpotentials zu bekommen. Aus diesen Gründen versuchen wir nun, mit Hilfe von Rechenanlagen ein Simulationsmodell aufzustellen, welches das Wasserpotential voraussagen kann, und zwar auf der Grundlage normaler meteorologischer Daten und Messungen des periodischen minimalen Wasserpotentials.

Ein anderer Weg, um diese Schwierigkeiten zu umgehen, könnte eine gründliche Untersuchung der Beziehungen zwischen dem Wasserpotential und den Schwankungen des Stammdurchmessers sein. Wie KLEMMER (1969) gezeigt hat, können die Schwankungen des Stammdurchmessers fortlaufend elektrisch registriert werden. Die Schrumpfung, die sich an Sonnentagen einstellt und mehrere Wochen lang auftritt, solange die Bodentrockenheit andauert, spiegelt die Spannung der Wassersäule im Xylem wider. WORRALL (1966) benutzte die SCHOLANDER-Technik, um die Auswirkungen hoher Wasserbeanspruchung auf das aktuelle Wachstum zu mildern. Seine Korrelation zwischen der Stammschrumpfung und dem Wasserpotential war linear und nahezu vollkommen.

Die SCHOLANDER-Technik zur Beurteilung des Wasserpotentials ist jedoch nur ein Beispiel aus der wachsenden Zahl neuer Methoden und Instrumente, die eine genauere Bestimmung der Umweltfaktoren und der Reaktionen der Pflanze erlauben. Die meines Wissens bis heute beste Gelegenheit, alle jene Werte zu sammeln, die man für ein umfassendes Modell des Baumwachstums benötigt, sind die IBP-Studien im Ebersberger Forst und Solling. Außerdem sind sie ein gutes Beispiel für die notwendige Zusammenarbeit unter den Wissenschaftlern. Sie muß noch enger werden, wenn wir den künftigen Aufgaben und der Verantwortung, die wir haben, gerecht werden wollen.

Herrn Dr. W. KOCH danke ich herzlich für die Hilfe, die er mir während meines Besuches in München, bei den Messungen im Ebersberger Forst und bei der Vorbereitung vorliegender Veröffentlichung leistete. Der Staatswirtschaftlichen Fakultät der

Universität München danke ich für die Einladung zu einer Gastvorlesung über das hier behandelte Thema.

Summary

This deals with a method for determining the water potential of plants and soil and includes details of technique and application. The discussed procedure has found a wide following in the United States, but is nearly unknown in Europe. With different examples of forest research work it is shown that the procedure can be used in manifold ways, is very simple to handle and provides reliable dates. The principle is to place a detached leaf, a twig or a part of a living plant gastight into a steel container—just into the pressure bomb—in such a way that only the plan section is visible. Then the pressure inside the container is increased by means of compressed air or a nitrogen bottle until xylem water appears on the surface. The theory shows that the pressure read at this moment from the pressure gauge agrees with the water potential of the plant.

Literatur

- BOYER, J. S., 1967: Leaf water potentials measured with a pressure chamber. *Plant Physiol.* **42**, 133-137. — Ders., 1968: Relationship of water potential to the growth of leaves. *Plant Physiol.* **43**, 1056-1062. — Ders., 1969: Measurement of the water status of plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **20**, 351-364. — DIXON, H. H., 1914: *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. Macmillan & Co., London. — KLEMMER, L., 1969: Die Periodik des Radialzuwachses in einem Fichtenwald und deren meteorologische Steuerung. *Münchener Universitäts-Schriften, Naturwiss. Fak., Wiss. Mitt. Nr. 17*, 1-86. — KOCH, W., KLEIN, E., und WALZ, H., 1968: Neuartige Gaswechsel-Meßanlage für Pflanzen in Laboratorium und Freiland. *Siemens-Ztschr.* **42**, H. 5, 392-404. — SCHOLANDER, P. F., HAMMEL, H. T., BRADSTREET, E. D., and HEMMINGSEN, E. A., 1965: Sap pressure in vascular plants. *Science* **148**, 339-346. — STOLZEK, persönliche Mitteilung. — WARING, R. H., 1967: Plant Moisture Stress: Evaluation by Pressure Bomb. *Science* **155**, 1248-1254. — WIEBE, H. H., BROWN, R. W., DANIEL, T. W., and CAMPBELL, E., 1970: Water Potential Measurements in Trees. *Bio Science* **20**, Nr. 4, 225-226. — WINJUM, persönliche Mitteilung.