

Inhalt

1	Einleitung	1
1.1	Wasser als Grundlage der Lebensentfaltung und des Stoffwechsels	1
1.2	Physikalisch-chemische Charakterisierung des Wassers	6
1.3	Wechselwirkungen zwischen Wassermolekülen und anderen Teilchen	9
1.3.1	Hydratationshüllen um Elektrolyte	9
1.3.2	Hydratationshüllen um Nicht-Elektrolyte	10
1.3.2.1	Hydratationshüllen um Proteine	11
1.3.2.2	Hydratationshüllen um Kernsäuren	13
1.3.2.3	Hydratationshüllen um Membranen	14
1.4	Quellung	16
2	Wasserzustand der Zellen und Gewebe	18
2.1	Das Phänomen der Osmose und das Wasserpotentialkonzept	18
2.1.1	Der Vorgang der Osmose	18
2.1.2	Das chemische Potential	20
2.1.3	Der Begriff "Wasserpotential"	25
2.2	Osmotischer Zustand und Wassergehalt einer Pflanzenzelle	27
2.2.1	Wasserpotentialgleichung und HÖFLER-Diagramm	27
2.2.2	Reflektionskoeffizient und hydraulische Leitfähigkeit	28
2.2.3	Turgorpotential	29
2.2.3.1	Turgor wandloser Zellen	29
2.2.3.2	Wanddruck	30
2.2.3.3	Plasmolyse	30
2.2.3.4	Negativer Turgor	31
2.2.4	Hydratur	32
2.3	Experimentelle Bestimmung der Wasserpotentialparameter	33
2.3.1	Bestimmung des Gesamtwasserpotentials mit der Druckbombe	34
2.3.2	Die hydraulische Presse für Routineabschätzungen des Gesamtwasserpotentials	34
2.3.3	Psychrometrische Methoden zur Ermittlung des Wasserpotentials eines Gewebes	34
2.3.4	SCHARDAKOW-Methode	37
2.3.5	Die Bestimmung des osmotischen Potentials von Zellen mittels Grenzplasmolyse	37
2.3.6	Psychrometrische Bestimmung des osmotischen Potentials	37
2.3.7	Bestimmung des osmotischen Potentials über die Ermittlung der kolligativen Eigenschaften von Pflanzenpreßsäften	37
2.3.8	Bestimmung des Turgorpotentials	38
2.4	Messungen des Wassergehaltes	39
2.4.1	Gravimetrische Bestimmung des Wassergehaltes und seine Bezugsbasis	39
2.4.2	Zerstörungsfreie und in-situ-Methoden zur Bestimmung des Wassergehaltes von Pflanzen und pflanzlichen Organen	40

2.5	Druck-Volumen-Relationen	42
2.5.1	pV-Kurven	42
2.5.2	Elastizitätsmodul ϵ und durchschnittlicher Elastizitätsmodul $\bar{\epsilon}$	44
2.6	Wassergehalt der Zellwände und matrikales Potential	46
2.7	Osmoregulation	47
2.7.1	Wassergehaltsabhängige Veränderung des osmotischen Potentials	47
2.7.2	Osmoregulation im normalen Stoffwechselgeschehen	47
2.7.3	Osmotische Adaptation unter Streßbedingungen	48
2.7.3.1	Allgemeine chemische Charakterisierung und Kompartimentierung der osmotisch wirksamen Substanzen	49
2.7.3.2	Osmoregulation bei Algen des Salz- und Süßwassers	50
2.7.3.3	Osmoregulation bei Landpflanzen: Archegoniaten	60
2.7.3.4	Osmoregulation bei Landpflanzen: Kormophyten	61
	Vorkommen und Nachweise der Osmoregulation bei höheren Pflanzen	62
	Das Ausmaß der Osmoregulation und ihre Abhängigkeit von der standörtlichen Situation	64
	Nutzen der Osmoregulation für die Pflanze	65
	Metabolismus der osmoregulatorisch wirksamen Substanzen	67
2.8	Dynamik der pflanzlichen Wasserhaushaltsparameter in Anpassung an die standörtlichen Gegebenheiten	73
2.8.1	Osmotische Spektren	73
2.8.2	Stenohydre und euryhydre Organisation	74
2.8.3	Diurnale und saisonale Veränderungen des Wasserpotentials	75
2.8.4	Pflanzeninterne Wasserpotentialgradienten	77
2.9	Zell- und Gewebe-Wasserpotentialverhältnisse und Wachstum	79
2.9.1	Wanddehnung und Turgor beim Zellwachstum	79
2.9.2	Die LOCKHART-Gleichung	81
2.9.3	Wasserumsatz beim Wachstum vielzelliger Gewebe	83
2.10	Kurzstreckentransport von Wasser im Gewebeverband	85
2.10.1	Zellwandleitfähigkeit	85
2.10.2	Transzellulärer Wassertransport	86
2.10.3	Transmembraner Wassertransport	89
3	Das Wasser im Boden und die Wasseraufnahme durch die Wurzeln	92
3.1	Das Wasser im Boden	92
3.1.1	Zusammensetzung und Struktur des Bodens	92
3.1.2	Bodenmineralien	92
3.1.3	Bodenquellung	93
3.1.4	Bodenwassergehalte	94
3.1.4.1	Bodenwassergehalt und Bodenwasserpotential	94
3.1.4.2	Komponenten des Bodenwasserpotentials	95
3.1.4.3	Feldkapazität	96
3.1.4.4	Permanenter Welkepunkt	96
3.1.4.5	Pflanzenverfügbares Wasser	97
3.1.5	Wasserbewegung im Boden	97
3.1.5.1	Infiltration	97

3.1.5.2	Wasserverschiebungen im Boden	98
3.1.6	Messung der Bodenwasser-Parameter	100
3.1.6.1	Labormethoden	100
3.1.6.2	Feldmethoden	102
3.1.7	Bewässerungsmethoden	105
3.1.7.1	Bewässerung von Container- und Gewächshauspflanzen	105
3.1.7.2	Methoden der Bewässerung von Feldkulturen	107
3.1.7.3	Bewässerung mit Salzwasser und grob gereinigtem Abwasser	108
3.1.7.4	Sturzwasser-Farmbetrieb und landwirtschaftliche Praktiken zur Verdunstungsverminderung und Taugewinnung	109
3.2	Der Wasserstrom im Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum	110
3.3	Explorierung der Bodenwasserreserven durch Pflanzenwurzeln	115
3.3.1	Wurzelsysteme und Bodendurchwurzelung	115
3.3.1.1	Allorhize und homorhize Bewurzelung	115
3.3.1.2	Morphologische Charakteristika von Wurzeln	116
3.3.1.3	Morphologie von Wurzelsystemen	117
3.3.1.4	Ontogenese von Wurzelsystemen	121
	Der Einfluß unterschiedlicher Standortfaktoren	121
	Wurzel-Sproß-Relationen	124
	Zeitliche Dynamik des Wurzelwachstums	126
3.3.2	Anatomie der Wurzel als wasseraufnehmendes Organ der Sproßpflanzen	128
3.3.2.1	Allgemeine Anatomie der Wurzeln	128
3.3.2.2	Mykorrhizabesatz von Wurzeln	132
3.3.2.3	Sonderformen der Wurzelgestaltung und ihre hydroökologische Bedeutung	133
	Wurzeln der Hydro- und Hygrophyten	133
	Luftwurzeln	135
	Regenwurzeln sukkulenter Wüstenpflanzen	137
	Kontraktile Wurzeln	138
3.4	Der Wasserübergang vom Boden zur Wurzel und der radiale Wassertransport	139
3.4.1	Der Wasserfluß vom Boden zur Wurzeloberfläche	139
3.4.2	Wasserabgabe von Wurzeln an trockene Bodenschichten: „hydraulic lift“	141
3.4.3	Der radiale Transportweg des Wassers durch die Wurzelrinde	142
3.4.3.1	Eintritt des Wassers in die Wurzelhaare, Exodermiszellen und Mykorrhizahyphen im Cortex	142
3.4.3.2	Passage des Wassers durch die Wurzelrinde	144
3.4.3.3	Die Endodermispassage	148
3.4.3.4	Der radiale Wasserfluß im Zentralzylinder der Wurzeln	150
3.4.4	Sekundäres Wurzelwachstum und radiale Wasserwegigkeit älterer Wurzeln	151
3.4.5	Wurzeldruck	152
4	Der Wasserstrom durch die Sproßachsen	157
4.1	Anatomisch-strukturelle Grundlagen des Wasserferntransportes	157
4.2	Quantitative Ausgestaltung des Wasserleitungssystems	167
4.2.1	Relative Leitfläche	167
4.2.2	Axiale Wasserleitfähigkeit	169
4.2.2.1	Empirische Wasserleitfähigkeit des Xylems	169

4.2.2.2	Theoretische Wasserleitfähigkeit des Xylems	172
4.2.3	Räumlich-zeitliche Variabilität der Xylemstrukturen und ihre Bedeutung für den Wassertransport	173
4.3	Physikalische Grundlagen des Langstreckentransports von Wasser durch das Xylem	175
4.3.1	Wasser in Kapillaren	176
4.3.2	Experimentelle Nachweise von Kohäsion und Adhäsion in flüssigkeitsgefüllten Kapillaren	178
4.4	Mechanismus des Wasserstroms im Xylem der Pflanzen	181
4.4.1	Die Kohäsionstheorie des Wasserstroms durch die Pflanze	181
4.4.2	Einwände gegen und Alternativ-Hypothesen zur Kohäsionstheorie	182
4.5	Emboliebildung bei Überwindung des kohäsiven Flüssigkeitszusammenhalts	186
4.5.1	Entstehung von Dampfbläschen als Ausgangspunkte der Emboliebildung	186
4.5.2	Kavitation und Embolie von Tracheen und Tracheiden	187
4.5.2.1	Luftkeim-Bildung in Gefäßen („Air seeding hypothesis“)	187
4.5.2.2	Kettenreaktionen von Embolieereignissen und Möglichkeiten zu ihrer Kompensation	191
4.5.2.3	Die Xylemstruktur als Kompromiß zur Vermeidung einer ungenügenden Wasserversorgung des Kronenraumes und einer zu hohen Embolie-wahrscheinlichkeit	194
4.5.2.4	Xylem-Austrocknungskurven („vulnerability curves“)	197
4.5.2.5	Akustischer Nachweis von Kavitationen	200
4.5.3	Frostbedingte Embolien der Leitungselemente	201
4.5.4	Reversibilität von Kavitationen und Embolien	202
4.6	Gefäßblockaden durch Thyllen, Wundschleime und phytopathologische Infektionen	204
4.7	Geschwindigkeit und Menge des Wasserstroms durch das Xylem	206
4.7.1	Meßmethoden	206
4.7.1.1	Farbstoffe, Fluorochrome und radioaktive Tracer	206
4.7.1.2	Elektromagnetische Messung des Saftstroms	207
4.7.1.3	Wärmepuls- und Wärmebilanz-Messungen	207
4.7.2	Saftstromgeschwindigkeiten und -mengen	211
4.7.2.1	Größenordnungen	211
4.7.2.2	Tagesgänge der Strömungsgeschwindigkeit und des Durchsatzvolumens im Xylem	212
4.8	Wasserspeicherung im Sproßbereich	214
4.9	Zusammensetzung des Xylemwassers	218
4.10	Wasserstrom in den Blattadern und Wasserübergang in Mesophyll und Epidermis	223
4.11	Guttation	225
4.12	Basipetale Wasserverlagerungen in Pflanzen und Wasseraufnahme durch oberirdische Organe	226
5	Evaporation, Transpiration und Biologie der Stomata	229
5.1	Der Transport des Wassers von pflanzlichen Oberflächen in die Atmosphäre	229

5.1.1	Strahlungs- und Energieaustausch an pflanzlichen Oberflächen	229
5.1.2	Energiebilanz	234
5.1.3	Wasserdampf in der Atmosphäre	236
5.1.3.1	Möglichkeiten zur Quantifizierung der Luftfeuchte	236
5.1.3.2	Methoden der Luftfeuchtemessung	239
5.1.4	Diffusiver Wasserdampftransport	241
5.1.4.1	Diffusion	241
5.1.4.2	Allgemeine Transportgleichung	242
5.1.4.3	Leitfähigkeit und Widerstand	242
5.1.5	Wasserdampftransport vom Blatt in die umgebende Luft	243
5.1.5.1	Konvektiver und turbulenter Wasserdampftransport	243
5.1.5.2	Laminare Grenzschichten an Blättern und über Pflanzenbeständen	245
5.1.5.3	Wasserdampftransport durch die laminare Grenzschicht	247
	Wasserdampfleitfähigkeit der laminaren Grenzschicht des einzelnen Blattes	247
	Wasserdampfleitfähigkeit der laminaren Grenzschicht eines Pflanzenbestandes	248
5.2	Evapotranspiration	249
5.2.1	Meteorologische Gesetzmäßigkeiten der Evaporation	250
5.2.1.1	Direkte Messung der Evaporation	250
5.2.1.2	Indirekte Bestimmung der Verdunstung	252
5.2.2	Potentielle und aktuelle Evapotranspiration	252
5.2.3	PENMAN-MONTEITH-Gleichung	252
5.3	Die Transpiration der homoiohydren Pflanzen	255
5.4	Kutikula und kutikuläre Transpiration	256
5.4.1	Vorkommen, Aufbau und Zusammensetzung der Kutikula	256
5.4.2	Wassertransport durch die Kutikula	257
5.4.3	Kutikuläre Transpiration	258
5.5	Biologie der Stomata und stomatare Transpiration	262
5.5.1	Vorkommen, Morphologie und Anatomie der Stomata	262
5.5.1.1	Vorkommen und Verteilung von Stomata auf pflanzlichen Oberflächen	262
5.5.1.2	Gestalt und Größe der Stomataapparate	264
5.5.1.3	Ontogenese der Stomata und morphologische Typisierung	265
5.5.2	Turgorhydraulik der Schließzellenbewegungen	267
5.5.2.1	Der Bewegungsmechanismus	267
5.5.2.2	Passive Stomatabewegungen und IWANOFF-Effekt	268
5.5.3	Metabolismus der Schließzellen	269
5.5.3.1	Osmotikaumsätze bei Stomatabewegungen	269
5.5.3.2	Osmotikatransport und Veränderungen des Membranpotentials am Schließzellenplasmalemma	272
5.5.3.3	Schließzelleninterner Kohlenhydratstoffwechsel	279
5.5.4	Faktorenabhängigkeit der Spaltöffnungsweiten	281
5.5.4.1	Passive und aktive Stomatabewegungen	281
5.5.4.2	Faktoren, die den Öffnungsgrad der Stomata beeinflussen	281
	Licht	282

	Blattinterne CO ₂ -Konzentration	283
	Wassermangel	284
	Luftfeuchte	288
	Temperatur	290
5.5.4.3	Anthropogene Stoffe und Fremdchemikalien, welche die Stomata- weiten beeinflussen	292
	Schadgase	292
	Antitranspirantia und Pestizide	294
	Fusicoccin	296
5.5.4.4	Zusammenwirken der die Stomataweiten beeinflussenden Faktoren und Prozeßmodelle dieser Abhängigkeiten	296
5.5.5	Stomatäre Transpiration	300
5.5.5.1	Spaltöffnungsweiten, Blattleitfähigkeit und Transpiration	300
5.5.5.2	Fleckhafte Verteilung der Spaltöffnungsweiten auf der Blattfläche („stomatal patchiness“)	302
5.5.5.3	Oszillationen des Gaswechsels	303
5.5.5.4	Stomataverhalten der Blattober- und -unterseite bei amphistomatischen Blättern	306
5.5.5.5	Stomataverhalten von Blättern unterschiedlichen Alters bzw. unterschiedlicher Insertionshöhe am Sproß	308
5.5.5.6	Ungehinderte und stomatär eingeschränkte Transpiration	309
5.5.5.7	Feedforward-Reaktionen der Stomata und Optimierung des Gaswechsels	311
5.6	Transpirationsraten	313
5.6.1	Einzelpflanzen	313
5.6.1.1	Meßmethoden	313
	Direktwägungen sowie Volumenbestimmungen zur Charakterisierung der transpirierten Wassermengen	313
	Messungen von Xylemsaftfluß und Markertransport	315
	Gaswechselmeßmethoden	315
5.6.1.2	Transpirationsraten von Einzelpflanzen	321
5.6.2	Transpiration von Pflanzenbeständen	323
5.7	Transpirationsmodelle für Einzelpflanzen und Pflanzenbestände	324
6	Wasserhaushalt bei Samenkeimung und Organwachstum	327
6.1	Wasserhaushalt und Keimung orthodoxer Samen	328
6.1.1	Erwerb der Poikilohydrie bei der Samenreifung	328
6.1.2	Samenruhe (Dormanz)	332
6.1.3	Samenquellung und Beginn der Keimung	336
6.1.3.1	Wege der Samen-Wasseraufnahme	336
	Wasserpotentialgradienten und -leitfähigkeiten im System Boden-Samen	336
	Die Boden-Samenschale-Grenzschicht	338
	Spezielle Eintrittswege des Wassers in den quellenden Samen	339
	Myxospermie	339
	Partielle Wasserpermeabilität	339
	Hartschaligkeit	340

6.1.3.2	Wasseraufnahme und Stoffwechsel bei der Samenquellung: Startphase	342
6.1.3.3	Wasseraufnahme und Stoffwechsel bei der Samenkeimung: Übergangsphase	345
	Stoffwechselbesonderheiten und Bedeutung der Übergangsphase	345
	Imbibitional chilling	346
	Priming	347
6.1.3.4	Wasserhaushalt und Stoffwechsel bei der Samenkeimung: Wachstumsphase	348
6.1.3.5	Sprengung der Samenschale	348
6.2	Besonderheiten des Wasserhaushaltes recalcitranter Samen	349
6.3	Organwachstum	351
6.3.1	Wurzel und Sproß	352
6.3.2	Blätter	354
6.3.3	Generativer Bereich	358
7	Wassermangel und Stoffwechsel	360
7.1	Wassermangelwirkungen auf Transkriptionsvorgänge und Proteinbiosynthese	361
7.2	Wirkungen von Wassermangel auf die Kohlenstoffassimilation und -dissimilation	368
7.2.1	Wassermangel und Chloroplasten-Integrität	369
7.2.2	Wassermangel und Lichtreaktionen der Photosynthese	370
7.2.3	Photophosphorylierung und Verfügbarkeit von ATP und Reduktions- äquivalenten unter Wassermangel	371
7.2.4	Calvin-Zyklus	372
7.2.5	Zucker- und Stärke-Metabolismus unter Wassermangel	372
7.2.6	Kohlenhydrat-Katabolismus unter Wassermangel	373
7.2.6.1	Photorespiration	373
7.2.6.2	Zitronensäurezyklus und Endatmung	373
7.3	Wassermangel und pflanzlicher Stickstoffhaushalt	374
7.4	Wassermangel und Phytohormone	377
7.4.1	Auxine, Gibberelline und Kinetine	377
7.4.2	Abscisinsäure (ABA)	379
7.4.3	Ethylen	385
8	Resistenz gegen Wassermangel	388
8.1	Schwankungsbereiche des Wassergehaltes homoiohydrer Pflanzen	390
8.2	Austrocknungsresistenz und -vermeidung	394
8.2.1	Vermeidung von Trockenheitsbelastung: Der ontogenetische Weg der Dürrevermeidung (drought escaping)	395
8.2.2	Vermeidung von Trockenheitsbelastung: Strukturelle Einrichtungen zur Verhinderung von Dürreschäden (avoidance)	396
8.2.2.1	Verbesserung der Wasseraufnahme	396
8.2.2.2	Verringerung von Wasserverlusten	398
	Sproß- und Blattgestaltung	398
	Regulation der Transpiration	401
	Abpufferung von zeitweiligen Wasserverlusten durch Nutzung pflanzeninterner Wasserspeicher	402

	CAM- und C4-Stoffwechsel als wassersparende Assimilations- mechanismen	405
8.3	Austrocknungstoleranz (drought tolerance)	407
8.3.1	Konstitutionelle Toleranz auf cytoplasmatischer Ebene	407
8.3.2	Osmoregulatorische Steigerung der Austrocknungstoleranz	407
8.4	Züchtung dürreresistenter Nutzpflanzen-Sorten	408
8.5	Trockenresistenz und Standortbehauptung	409
8.6	Wasserausnutzungskoeffizient der Photosynthese (WUE)	412
9	Pflanzliche Existenz unter Wasserüberschuß	415
9.1	Wasser als Lebensraum aquatischer Makrophyten	415
9.2	Stauunässe im Wurzelraum von Landpflanzen und ihre Folgen	418
9.2.1	Keimung unter anaeroben Bedingungen	419
9.2.2	Vermeidung von stauunässebedingter Anaerobiose	420
9.2.2.1	Wuchsformeigenheiten der Sumpfpflanzen und Aerenchymentwicklung	420
9.2.2.2	Gastransport im Aerenchym	421
9.2.2.3	Praktische Anwendung des O ₂ -Eintrags in den Wurzelraum von Sumpfpflanzen	425
9.2.3	Stoffwechselprozesse unter Stauunässe bzw. unter anaeroben Bedingungen	427
9.2.3.1	Einflüsse auf Wasserhaushalt, Photosynthese und Ionenhaushalt	427
9.2.3.2	Zellulärer bzw. Gewebe-Stoffwechsel unter hypoxischen Bedingungen	428
9.2.4	Schäden unter Hypoxie und ihre Vermeidungsmöglichkeiten	430
10	Standörtlicher Wasserhaushalt und pflanzliche Existenz	433
10.1	Globale Verteilung der Niederschläge und der standörtlichen Wasserverfügbarkeit	433
10.1.1	Humide und aride Gebiete im globalen Maßstab	433
10.1.2	Regionaler Wasserkreislauf und Gebietswasserbilanz	433
10.1.2.1	Niederschlag, Bestandsniederschlag und Interzeption	436
10.1.2.2	Gebietswasserbilanz	437
10.2	Wasserumsätze der Pflanzenformationen und ihre Besonderheiten	440
10.2.1	Wasserhaushalt der Pflanzen und Pflanzenbestände im Zonobiom der tropischen Regenwälder	440
10.2.2	Saisongrüne Wälder, Dorn- und Sukkulentenbusch sowie Savannen und Grasland der Sommerregengebiete	451
10.2.3	Wüsten und Halbwüsten	458
10.2.4	Mediterrane Hartlaubvegetation	462
10.2.5	Sommergrüne Fallaub-Vegetation unter temperatem Klima	465
10.2.6	Steppenvegetation	467
10.2.7	Boreal-arktische und alpine Vegetation	467
11	Wasserhaushalt poikilohydrer Pflanzen	469
11.1	Das Phänomen der Poikilohydrie und das Vorkommen von poikilohydreren Sippen im Pflanzenreich	469
11.2	Cytologische und physiologische Grundlagen der Poikilohydrie	470

11.2.1	Strukturelle Besonderheiten von austrocknungsfähigen Pflanzen, insbesondere von poikilohyden Kormophyten	471
11.2.2	Stoffwechselcharakteristika der Poikilohyden	476
11.3	Biologische Besonderheiten und Ökologie der poikilohyden Pflanzengruppen	481
11.3.1	Cyanobakterien und Algen	481
11.3.2	Pilze	483
11.3.3	Flechten	484
11.3.4	Moose	487
11.3.5	Poikilohyde Kormophyten	491
	Literatur	494
	Stichwortverzeichnis	585