

Der Wasserferntransport von Landpflanzen, ein thermodynamisches Sorptions Prinzip

Karlheinz Hahn
Dipl.-Ing. FH; Dipl.-Biol.-Univ.
Private Forschung, Nürnberg/Deutschland
E-Mail: karlhhahn@t-online.de



Zusammenfassung

Bei den Gefäßpflanzen sind die Prozesse der Wasserdampfabgabe über die Blätter (Transpiration) und die Wasseraufnahme der Wurzel gut erforscht. Es besteht Übereinstimmung hinsichtlich der passiven Natur des Wasserferntransports in den toten Zellen des Xylems. Das Wort "Xylem" leitet sich vom griechischen Wort ξύλον (Xylon) ab und bedeutet "Holz".

Kontrovers diskutiert wird das zu Grunde liegende Transportprinzip.

Hales (1726) begründete die Ansicht einer gezogenen Flüssigkeitsströmung in Pflanzen anhand von Versuchen mit abgeschnittenen Zweigen. Die bekannte Lehre des Wassertransports über große Entfernungen innerhalb von Gefäßelementen und Tracheiden des Xylems intakter Pflanzen - die sog. Kohäsionstheorie der Lehrbücher - wurde hauptsächlich von Böhm (1893), Renner (1911) und Dixon (1914) an Pflanzenartefakten entwickelt.

Die Feuchtigkeitsbewegung basiert nach dieser Theorie auf einem angenommenen, hydrodynamischen Volumenstrom im Xylem. Dieser soll in kontinuierlichen, „hängenden Wasserfäden“ (Böhm, 1893) nach dem Gesetz von Poiseuille erfolgen (siehe z.B. Dixon, 1914). Um den Zusammenhalt der Flüssigkeit auch bei einer vermuteten hohen Zugspannungen, z.B. bei Wuchshöhen über 10 Meter zu gewährleisten, dürfen in den gespannten Wasserfäden keine mit Gas oder Wasserdampf gefüllten Blasen entstehen bzw. bereits enthalten sein. Die Hydrodynamik der Physik ist Teil der Strömungsmechanik, weshalb das Gesetz von Poiseuille nur für den hydrodynamischen Volumenstrom in idealen Kapillaren gilt (Sutera & Skalak, 1993).

Gefäßelemente und Tracheiden besitzen keine Eigenschaften von Kapillaren, wie es die Kohäsionstheorie verlangt. Siehe: „Da sich Tracheen und Tracheiden nicht wie ideale Kapillaren verhalten,...“ (Bresinsky et al., 2008). Im Gegensatz zu idealen Kapillaren interagieren die Wände der Gefäßelemente und der Tracheiden nämlich mit dem transportierten Wasser. Die Zellwände können aufgrund der Wechselwirkung mit Wasser als Quelle oder als Senke für das transportierte Wasser dienen. Im Gegensatz zu idealen Kapillaren können Gefäßelemente und Tracheiden schrumpfen und schwellen. Da die Eigenschaften des Xylems deshalb nicht mit dem Grundgesetz einer Flüssigkeitsströmung, der Kontinuitätsgleichung (Breuer, 1987) übereinstimmt, wird die Basis für einen Strömungstransport von der Kohäsionstheorie nicht erfüllt (Zimmermann et al., 2004).

Viele Pflanzenphysiologen betrachten sie als zutreffend, jedoch bleibt diese Theorie nicht unwidersprochen. Siehe etwa Eisenhut (1988), Laschimke (1990) und Hahn (1993). Die Lehrbuchautoren Nultsch (1996) und Richter (1997) äußern Zweifel bezüglich der gegenwärtigen Doktrin des Wassertransports in Pflanzen. Zimmermann et al. (2004) lehnen die Kohäsionstheorie ab und schließen: "... dass die Argumente der Befürworter der Kohäsionstheorie völlig irreführend sind" (aus dem Englischen übersetzt). Die Kohäsionstheorie kann daher für den pflanzlichen Wassertransport als nicht zutreffend betrachtet werden. Es stellt sich die Frage: Wie erfolgt der Wassertransport tatsächlich? Im Folgenden wird näher darauf eingegangen. In dieser Betrachtung soll eine auf empirischen Fakten beruhende Sorptionstheorie des tatsächlichen Wassertransports entwickelt werden.

Schlüsselwörter

Pflanzlicher Wassertransport, Wassertransport in Bäumen, Sorptionstheorie, Kohäsionstheorie, Kohäsions-Spannungstheorie.

Einführung

Eine mit Wasserdampf ungesättigte Atmosphäre: „... kann die Pflanze dehydrieren“ (Taiz & Zeiger, 1998, aus dem Englischen übersetzt). Die Bewegung des Wassers wird durch aktive, atmosphärische Dehydrierung (Desorption) des Xylems oder des Holzes angetrieben. Bei ausreichender Wasserversorgung von der Wurzel her, können beide passiv wiederbefeuchtet (Adsorption) werden. Innerhalb des Xylems wirkt ein thermodynamisches Wasseradsorptions-/Desorptionsprinzip.

Die Feuchtigkeit im Xylem wird mit Hilfe wechselnder Adsorptionskräfte gegen die Schwerkraft nahezu spannungsfrei gehalten und bewegt. Die Adsorptionskräfte stammen von alternierenden Oberflächenkräften, die sich mit wechselndem Wassergehalt des Xylems ändern.

Nach Sonnenaufgang während der Transpiration wechselt der Wassergehalt und erzeugt innerhalb der Gefäßelemente und Tracheiden des Xylems, wechselnde Oberflächenkräfte die wiederum wechselnde Adsorptionskräfte erzeugen. Das Prinzip des pflanzlichen Wassertransports von der Wurzel zur Krone, ist die Fähigkeit des Xylems, durch die Atmosphäre endergonisch entwässert (dehydriert) zu werden und durch Aufnahme von Bodenwasser exergonisch wiederbefeuchtet (rehydriert) zu werden. Auf diese Weise wird mit Hilfe alternierender Dehydrierungs-/Rehydrierungs- (Desorptions-/Adsorptions-) Zyklen von beweglichem, „freien“ Wasser (siehe Anhang 1) entlang eines feststehenden, apoplastischen Gefüges, Feuchtigkeit angehoben.

Wichtige physiologische Fakten im Zusammenhang mit der neuen Theorie

Holz und Wasser

Entscheidend für das tatsächliche Wassertransportprinzip sind die phytophysiologischen Eigenschaften des Apoplasten. Hervorzuheben ist die hygroskopische Natur des Apoplasten (siehe Anhang 2). Wasser wird in großen Mengen adsorbiert und desorbiert. Eine pflanzenphysiologische Analyse zeigt daher, dass von der Wurzel aufgenommenes Wasser hauptsächlich durch Adsorptionsvorgänge zum Apoplasten bewegt wird. Physikalische Adsorptions- und Desorptionsprozesse sind Teil der Thermodynamik. Das betrachtete Transportprinzip basiert auf der Affinität von Holz zu Wasser. Letzteres wird durch Adsorption nahezu ohne Einfluss der Schwerkraft in jeder Höhe der Pflanze gehalten. Diese Art der Adsorption wird als physikalische Adsorption bezeichnet.

Im Gegensatz zur Kohäsionstheorie stört die im Holz allgegenwärtige Anwesenheit von Gas- oder Dampfblasen den Wassertransport nicht.

Normalerweise erfolgt der Wassertransport in lebendem Holz innerhalb des physiologischen Feuchtigkeitsbereichs. Dieser liegt zwischen dem Feuchtigkeitsgehalt des Fasersättigung M_f und dem maximalen Feuchtigkeitsgehalt M_{max} , jeweils von Holz. Der Feuchtigkeitsgehalt bei Fasersättigung M_f ist bei Holz definiert als: Der Feuchtigkeitsgehalt, bei dem die Zellhohlräume kein flüssiges Wasser enthalten, aber die Zellwände mit Feuchtigkeit gesättigt sind. (Skaar, 1988, aus dem Englischen übersetzt). Bei verschiedenen Arten liegt der Feuchtigkeitsgehalt von M_f im Allgemeinen zwischen 20% und 40%.

Der maximale Feuchtigkeitsgehalt M_{max} kann zwischen etwa 30% (Pockholz: 31%) und mehr als 230% (Balsaholz: 767%) liegen. Der maximale Feuchtigkeitsgehalt wird im lebenden Holz selten und dann nur im jüngsten Splintholz in der Nähe des Kambiums erreicht. Einige Werte für M_f und M_{max} siehe Tabelle 1).

Der Feuchtigkeitsgehalt MC von Holz wird üblicherweise als Prozentsatz seines Trockengewichts ausgedrückt. Deshalb bedeutet w_w in Gleichung 1) das Gewicht des verdampften Wassers und w_0 das Trockengewicht von Holz.

$$MC = 100 * \frac{w_w}{w_0} \quad \text{Gleichung (1)}$$

Beim gravimetrischen Verfahren zur Messung der Holzfeuchtigkeit wird das Trockengewicht w_0 durch Trocknen der Probe in einem Ofen (bei 103 °C, ± 2 °C) bis Gewichtskonstanz erreicht ist, ermittelt (Skaar, 1988).

Tabelle 1 Fasersättigungsfeuchte M_f und maximaler Wassergehalt M_{max} des Splints einiger Baumarten (nach Trendelenburg, 1955)

Baumart	Fasersättigungsfeuchte M_f [%]	Maximaler Feuchtigkeitsgehalt M_{max} [%]
Buche	36	116
Fichte	35	201
Kiefer	31	168
Birke	29	126
Weymouthskiefer (Strobe)	28	231
Lärche	26	131
Eiche	25	111
	Mittelwert ≈ 30 %	

Der Feuchtigkeitsgehalt des stehenden Stammes liegt zwischen M_f und M_{max} (Knigge & Schulz, 1966).

Die Mobilität des von Holz sorbierten Wassers steigt mit zunehmendem Wassergehalt an. Mit zunehmendem Wassergehalt steigt die relative Luftfeuchtigkeit die im Gleichgewicht mit dem vom Holz adsorbierten Wasser steht. Die relative Luftfeuchtigkeit RH ist definiert als p / p_0 , wobei p den vorhandenen Wasserdampfdruck p bedeutet, p_0 ist der Sättigungsdampfdruck, jeweils bei gleicher Temperatur.

$$RH = \frac{p}{p_0}$$
 Gleichung (2), („ RH multipliziert mit 100 ist die in Prozent angegebene relative Luftfeuchtigkeit“ Taiz/Zeiger, 1998, aus dem Englischen übersetzt).

Die Korrelation zwischen dem prozentualen Feuchtigkeitsgehalt MC von Holz und der entsprechenden relativen Luftfeuchtigkeit im Gleichgewicht mit Holz, wird mit Hilfe der Sorptionsisotherme verbildlicht. Vorausgesetzt dabei ist Temperaturkonstanz.

Die Sorptionsisotherme

Ein Beispiel für eine (De-) Sorptionsisotherme von Holz ist die Kurve in Abb.1). Stone & Scallan (1967) maßen die Desorption (Dehydrierung) von Holzproben von Schwarzfichte (*Picea mariana*) beginnend bei einem hohen Feuchtigkeitsgehalt. Für die Adsorption nennen die Autoren keine Werte. Feuchtigkeitsgehaltsmessungen oberhalb von M_f , wie die von Stone & Scallan (1967), finden sich selten in der Literatur.

Im Allgemeinen (in Abb.1 nicht dargestellt) überlappen sich die De- und Adsorptionskurven nahezu im Bereich des hohen Feuchtigkeitsgehalts, in dem der Wassertransport stattfindet (Time, 1998).

Abb. 1) liefert (bei konstanter Temperatur- und Sorptionsgleichgewicht) den Zusammenhang zwischen relativer Luftfeuchtigkeit RH und dem prozentualen Feuchtigkeitsgehalt MC des Holzes für die Desorption. Für den Wassertransport bewurzelter Pflanzen ist der Feuchtigkeitsbereich bei höheren Werten als M_f wichtig.

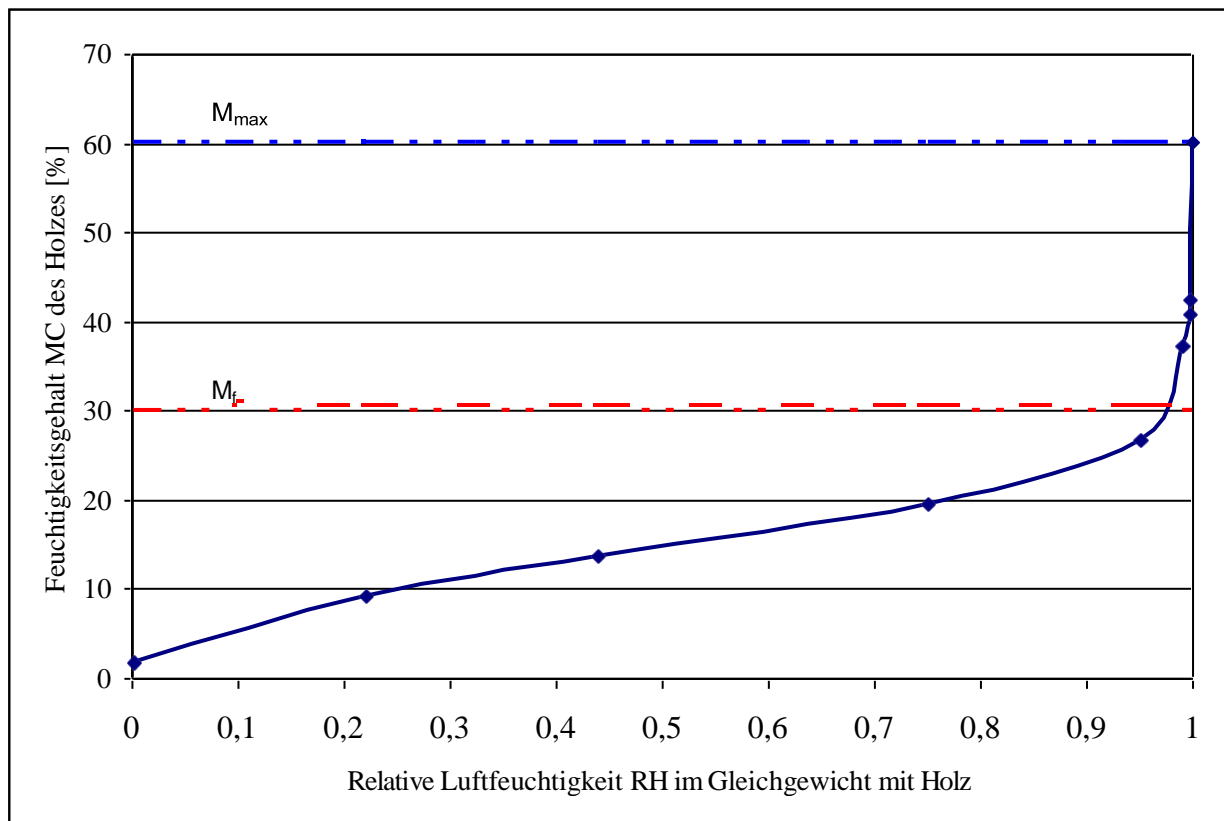


Abb. 1 De-Sorptionsisotherme von Holz (Schwarzfichte, *Picea mariana*) nach Stone & Scallan (1967)

Thermodynamische Diskussion der Sorptionsisotherme für Holz

Im Bereich niedrigen Feuchtigkeitsgehalts MC, sind die molekularen Anziehungskräfte des Wassers zu den Hauptkomponenten von Holz - Zellulose, Hemizellulose und Lignin - die wichtigsten. Die Anwendung der Brunauer-, Emmett- und Teller-Theorie (BET-Theorie) führt bei Holz zu einer mono-molekularen Adsorption bis zur relativen Luftfeuchtigkeit $RH = 0,215$ bei 20°C . Unterhalb einer relativen Luftfeuchtigkeit von ungefähr 0,4 ist die BET-Theorie anwendbar (Skaar, 1988). Bei einer Luftfeuchtigkeit RH um 0,6 legen die Versuche von Görling (1956) mit Holz, die Bildung von fünf bis sechs molekularen Wasserschichten an den Wänden der Porenhohlräume nahe. Bis zu einer relativen Luftfeuchtigkeit von etwa 0,6 trifft beim besprochenen Beispiel, der Prozess der reinen Adsorption zu.

Im Bereich höherer RH-Werte, insbesondere oberhalb von M_f , trifft für die Sorption von Feuchtigkeit an Holz ein weiterer Vorgang zu, die Mehrschichtbildung und die Kondensation von Wasser in den Poren des Holzes.

„An Stelle der einige Moleküllagen starken Schicht verdichteten Dampfes bildet sich eine Flüssigkeitshaut, deren Dicke mit steigendem Wasserdampfdruck zunimmt“ (Kneule, 1975). Am Boden einer Pore bildet sich ein Hohlmeniskus mit niedrigerem Dampfdruck aus. Infolge dieses Vorgangs kann sich aus einer anfänglich ungesättigten Atmosphäre zusätzlicher Dampf niederschlagen. Durch das Auffüllen auch „weiterer“ Poren, verringern sich der Krümmungsradius des Meniskus und damit die Neigung zur Kondensation. Gleichgewicht herrscht, sobald der Dampfdruck über dem Meniskus gleich dem Teildruck des umgebenden Mediums ist.

Stone & Scallan (1967) verwenden Holzstücke der Schwarzfichte (*Picea mariana*), $100\ \mu\text{m}$ dick und $2\ \text{cm}$ groß, um die De-Sorptionsisotherme (Abb.1) zu messen. Jeder der vier Punkte mit einer relativen Luftfeuchtigkeit von 0,99 oder mehr, wurde unter Verwendung der Technik der porösen Platte ermittelt. Die Werte bei niedrigeren relativen Luftfeuchtigkeitswerten wurden erhalten, indem die Proben dem angegebenen Dampfdruck ausgesetzt wurden (Stone & Scallan, 1967). M_{max} wird in diesem Experiment mit 60,2% angenommen, da sich die Probe mit $RH = 0,9998$ nahe bei $R = 1$ längere Zeit im Gleichgewicht befand.

Die oben beschriebene, mehrschichtige Bildung und Kondensation von Wasser in den Poren trifft beim Holz-Wasser-System auf den Teil der De-Sorptionsisotherme Abb. 1) oberhalb der Fasersättigung M_f zu.

Nimmt man an Stelle einer mehrschichtigen Belegung Kondensation in den Poren an, beweisen Kast & Jokisch (1972), dass beim Verlauf der Adsorption beide Vorgänge ineinander übergehen. „Beide Vorgänge sind danach thermodynamisch gleichberechtigt und nicht zu unterscheiden“ (Kast & Jokisch, 1972).

Die Adsorptionskräfte, die mit der Bildung von mehrlagigen Schichten und der Kondensation von Wasser in den Poren verbunden sind, befördern es im Bereich des physiologischen Wassertransports der Pflanzen. Der Transport von Wasser über große Entfernungen erfolgt oberhalb der Fasersättigung M_f , wo lebende Pflanzen lose gebundenes, „freies“ Wasser enthalten (siehe Anhang 1).

Thermodynamische Eigenschaften des adsorbierten Wassers insbesondere im Bereich oberhalb der Fasersättigungsfeuchte M_f

Mit der Adsorption flüssigen Wassers z.B. an das Xylem, ist die Abnahme der Gibbs-Energie (der „freien Energie“) von Wasser ΔG_s [J/mol] verbunden.

$$\Delta G_s = -R * T * \ln(RH) \quad \text{Gleichung (3)} \quad (\text{nach Skaar, 1988})$$

In Gleichung 3) bedeutet R die Gaskonstante, T die Temperatur in Kelvin und RH die relative Luftfeuchtigkeit im Gleichgewicht mit Holz. Die Anwendung von Gleichung 3) setzt die Reversibilität der Sorptionsisotherme voraus. Für Holz gilt dies im Gebiet der Sorptionsisotherme mit hohem Feuchtigkeitsgehalt, bei der sich De- und Adsorptionskurven nahezu überlappen (Time, 1998) und Reversibilität vorausgesetzt werden kann.

In Tabelle 2) werden die Daten für den Feuchtigkeitsgehalt MC und die relative Luftfeuchtigkeit (RH) ("gemessen") aus Stone & Scallan (1967) übernommen. Es wurde angenommen, dass der Punkt "gesucht" (siehe Tabelle 2) 30% Feuchtigkeitsgehalt ($\triangleq M_f$) entspricht und die dazugehörige relative Feuchtigkeit (RH) wurde aus den nächstliegenden Werten interpoliert. Für das Wassertransportprinzip ist der genaue Wert von M_f kein entscheidender Faktor.

Wenn die relative Luftfeuchtigkeit $RH = 1$ ist und damit das Gleichgewicht von Wasserdampf mit Holz erreicht wird, stoppt die Nettobewegung des Wassers und die Gibbs-Energie des Wassers vermindert sich nicht weiter: $\Delta G_s = 0$ [J/mol]. In lebendem Holz wird dieser Zustand bei maximalem Feuchtigkeitsgehalt M_{\max} erreicht.

Tabelle 2 Feuchtigkeitsgehalt MC- und relative Luftfeuchtigkeit RH (“gemessen”). Der physiologische Feuchtigkeitsbereich ist farbig hinterlegt (Werte nach Stone & Scallan 1967)

Feuchtigkeitsgehalt MC		Relative Luftfeuchtigkeit		Abnahme der freien Gibbs Energie ΔG_s des Wassers, während der Adsorption
gemessen	gesucht	gemessen	interpoliert	
[%]	[%]			[J/mol]
60,2		0,9998		- 0,5
42,4		0,999		- 3
40,9		0,9975		- 6
37,3		0,99		- 25
	30,0		0,96	- 87
26,7		0,95		- 125

Die maximale Nicht-Expansionsarbeit w_{\max} während der Adsorption von Wasser durch Holz, wird als Änderung der Gibbs-Energie ΔG_s angegeben:

$$w_{\max,s} = \Delta G_s (T, p \text{ constant}) \quad \text{Gleichung (4) (nach Atkins, 2006)}$$

Wenn der Feuchtigkeitsgehalt größer als die Fasersättigung ist und in diesem Bereich Reversibilität zwischen De- und Resorption besteht, dann ist Gleichung 4) für die Berechnung der Hebearbeit von Wasser nützlich. Ein Mol (18 Gramm) Wasser benötigt 5,5 J Arbeit, um vertikal um 30 Meter angehoben zu werden. Diese Arbeit wird während der Wiederanfeuchtung von Holz von z.B. 40, 9% Feuchtigkeitsgehalt MC bis 60, 2% Feuchtigkeitsgehalt MC durch ein Mol Wasser (Tabelle 2) verrichtet. Angenommen wird ein Wirkungsgrad von 100%.

Die De- und Rehydrierungs- Zyklen des Wassertransports

DEHYDRIERUNG, thermodynamisch ein endergonischer Prozess

Dampfförmige Wasserbewegung im Blatt, die Transpiration

Der Übergang des Wassers von flüssig zu dampfförmig während der Verdunstung, stellt einen Diffusionsprozess dar. Bei Beginn der Transpiration wird das Wasser diffusiv bewegt.

Im physiologischen Feuchtigkeitsbereich wurde Folgendes festgestellt: „... die Lufträume von lebenden Blättern müssen eine hohe relative Luftfeuchtigkeit haben, einen Wert von fast 1 (100%)...“ (Taiz & Zeiger, 1998, aus dem Englischen übersetzt).

Auf diese Weise können die Oberflächen des Interzellularraums als mit einem Flüssigkeitsfilm bedeckt angesehen werden und: „... Wasser verdunstet aus einem dünnen Film, der diese Lufträume auskleidet“ (Taiz & Zeiger, 1998, aus dem Englischen übersetzt).

Die folgende Ansicht von Taiz & Zeiger (1998) ist unrichtig: „Wenn Wasser aus dem Oberflächenfilm, der die Zellwände des Mesophylls bedeckt, verdunstet, zieht sich das Wasser weiter in die Zwischenräume der Zellwand zurück und die Oberflächenspannung verursacht einen negativen Druck in der flüssigen Phase“ (aus dem Englischen übersetzt).

Slatyer (1967) widerspricht: „... dass selbst unter extremen Verdunstungsbedingungen kein Rückzug zu erwarten war“ (aus dem Englischen übersetzt). Nobel (1970) widerspricht ebenfalls: „Die großen Spannungen, die physikalisch in der Zellwand vorhanden sein könnten, treten im Allgemeinen bei lebenden Zellen nicht auf da Wasser normalerweise vorhanden ist und Wasser in die Zwischenräume hinein ‚gezogen‘ wird, wodurch sie gefüllt werden“ (aus dem Englischen übersetzt). Daher ist das vermutete Hochziehen metastabiler, pflanzlicher Wassersäulen („... dass ein Druckunterschied von etwa $2 + 1 = 3$ MPa, ..“; Taiz & Zeiger, 1998, aus dem Englischen übersetzt) falsch und somit auch der Wassertransport nach der Kohäsionstheorie.

Unter dem Vorgang der Transpiration versteht man einen gleichzeitigen Energie- und Stoff- (Wasser) Transfer. Während der Verdunstung (Stofftransfer) muss Wärme (Energietransfer) an die feuchten Wände des Interzellularraums heran gebracht werden. Die thermische Energie zur Verdunstung des lose sorbierten, "freien" Wassers oberhalb der Fasersättigung M_f besteht aus zwei Teilen: der Enthalpie des sorbierten Wassers ΔH_s und der Verdunstungsenthalpie des flüssigen Wassers ΔH_0 . Die Summe beider Teile bedeutet die Verdunstungsenthalpie von sorbiertem Wasser ΔH_v bei einer gegebenen Temperatur (siehe Gleichung 5).

$$\Delta H_v = \Delta H_s + \Delta H_0 \quad \text{Gleichung (5) nach Skaar (1988)}$$

Um eine Vorstellung für die Größe der Enthalpie von sorbiertem Wasser ΔH_s im Konzentrationsbereich oberhalb der Fasersättigung M_f zu bekommen, sind die absoluten Werte von ΔG_s , wenn Temperatur und Druck konstant sind (Tabelle 2), als erste Näherung anwendbar. Außerdem wird in diesem Bereich angenommen, dass die Entropieänderung gleich Null ist.

Die Verdunstungsenthalpie von flüssigem Wasser ist $\Delta H_0 = 44100$ [J / Mol] (bei 20°C und 1013 mbar).

Wenn wir nach der Verdunstungsenthalpie von sorbiertem Wasser ΔH_v im Gleichgewicht mit Holz suchen, zum Beispiel bei einer relativen Luftfeuchtigkeit $RH = 0,99$ (Tabelle 2), dann gilt: $\Delta H_v = 25$ [J / mol] + 44100 [J / mol] = 44125 [J / mol].

Dies ist ein marginaler Beitrag von 0,06% der Enthalpie von sorbiertem Wasser ΔH_s im Vergleich mit der Verdunstungsenthalpie von sorbiertem Wasser ΔH_v und zeigt, warum Wasser in den Zellenhöhlenräumen beim Feuchtigkeitsgehalt oberhalb der Fasersättigung manchmal als „freies“ Wasser bezeichnet wird (siehe Anhang 1).

Die Energie ΔH_v ist für die teilweise Entwässerung des Xylems und damit für den Wassertransport verantwortlich. Diese Energie kommt in der Regel von der Sonne, von Sonneneinstrahlung, jedoch auch Temperatur, Luftbewegung und Trockenheit wirken mit.

Wasserbewegung im Blatt, der Transit

Der Transport des Wassers von im Blatt endenden Xylem-Elementen durch das Mesophyll hindurch zum Wasserfilm des interzellulären Raums, findet im Symplasten und im Apoplasten statt (Campbell, 1997).

Der Protoplast der Mesophyllzellen (Teil des Symplasten) befindet sich nach dem Konzept des lokalen Gleichgewichts (Boyer, 1985) praktisch im Gleichgewicht mit seiner Zellwand, die Teil des angrenzenden Xylems (Teil des Apoplasten) ist, und zwar aus folgenden Gründen: „... die meisten Zellen eines typischen Blattes befinden sich innerhalb von 0,5 mm zu einem kleinen Gefäßelement“ (Taiz & Zeiger, 1998, aus dem Englischen übersetzt). Aufgrund des Konzepts vom lokalen Gleichgewicht entspricht der gemessene Blattfeuchtigkeitsgehalt ungefähr dem Xylem-Feuchtigkeitsgehalt des Blattes, das nicht gemessen wurde.

Deshalb können wir schließen, dass der Feuchtigkeitsgehalt des Blattes mit dem Feuchtigkeitsgehalt des Xylems korreliert.

Aus Messungen der tageszeitlichen Änderungen der Blattfeuchtigkeit verschiedener Pflanzenarten stellt Chandler (1983) fest, dass das tägliche Minimum des Blattes von *Pinus edulis* (feuchter Standort im Winter) 102% MC und das tägliche Maximum des Blattes von *Ilex glabra* (feuchter Standort im Sommer) 169% MC beträgt. Daraus kann geschlossen werden, dass der Feuchtigkeitsgehalt des Apoplasten oder des Xylems lebender Blätter, oberhalb von M_f im physiologischen Bereich liegt.

Wasserbewegung im holzigen Teil des Sprosses

Vom Mesophyll aus zum holzigen Teil des pflanzlichen Teils reicht das Xylem bis zum zentralen Zylinder der Wurzel. Seine Elemente stehen in gegenseitigem Kontakt und sind nach außen hin hermetisch abgeschlossen (Strasburger, 1893). Eisenhut (1988) untersuchte mit Hilfe von Absolutdrucksensoren an 14 Baumarten den Stamm-Innendruck. Der Vorteil von Absolutdruck-Sensoren gegenüber z.B. von Differenzdruck-Sensoren ist, dass sie nicht auf negative Werte führen können. Im Juli und August wurden z.B. bei Birke (*Betula pendula*) Werte von ca. 0,004 MPa bis etwa 0,8 MPa gemessen. Die niedrigen Werte traten selten auf (Eisenhut, 1991). Dass Werte niedriger als ca. 0,004 MPa nicht registriert wurden, kann daran liegen, dass Wasser unter diesem Druck bereits bei 29 °C Umgebungstemperatur siedet.

Während der Transpiration dehydriert der holzige Teil: „... das durch Transpiration entwickelte Sättigungsdefizit in den Blättern wird auf die Wurzeln übertragen, was eine beträchtliche Zeitdauer erfordert“ (Kramer, 1937, übersetzt aus dem Englischen). Der Wasserverlust während der Dehydrierung des Holzes wird auf die Wurzel übertragen. Wenn das Wasserdefizit die Wurzel erreicht, beginnt sie Wasser aufzunehmen. Der Wassermangel reagiert als Auslöser für die Bodenwasser Aufnahme der Wurzel (siehe Abb. 2, Kurve: „Wasseraufnahme“, 5. September).

Das Xylem entwickelt sich aus lebenden Zellen. Während seiner Differenzierung wird der Protoplast eliminiert bzw. durch Wasser ersetzt, die Zellwand bleibt bestehen. „So kann man das Xylem als ein um die Zellumina vergrößertes Wandsystem auffassen, ...“ (Hagemann, 1984). Der Protoplast lebender Zellen bleibt über seine Zellwände in Kontakt mit dem expandierten Wandsystem des Apoplasten. Letzterer ist in der Lage, Wasser in größerer Menge zu adsorbieren, zu speichern und zu bewegen und stellt so auch ein Wasserreservoir für den Protoplasten der lebenden Zellen dar.

REHYDRIERUNG, thermodynamisch ein exergonischer Prozess

Nach teilweiser Entwässerung kann das Holz während eines Rehydrierungsprozesses wieder Wasser adsorbieren. Dies geschieht hauptsächlich nach der Aufnahme von flüssigen Wassers über die Wurzel. Die Feuchtigkeit im Boden wird vom Protoplasten der Endodermiszellen und mit dem für das Gefäßbündel erforderlichen Energiebedarf aufgenommen (Hagemann, 1984). Während der Rehydrierung wird Wasser vom teilweise dehydrierten Holz aufgenommen, möglicherweise bis zum maximalen Wassergehalt M_{\max} und der Wassertransport erfolgt. Innerhalb der Pflanze ist das Wasser nicht gleichmäßig verteilt. „Im lebenden Baum schwankt der Feuchtigkeitsgehalt sowohl in der Stammlängs- wie in der Stammquerrichtung, nach Baumteilen, Jahreszeit und z.T. auch nach Himmelsrichtungen. Bei den Nadelbaumarten nimmt der Wassergehalt im Splint von der Wurzel zur Krone hin allgemein zu, ...“ (Knigge & Schulz, 1966).

Diese unregelmäßige Verteilung des Wassers kann durch einen chemischen Potentialgradienten $d\mu/dx$ für Wasser ausgedrückt werden. Letzterer ist eine Energiequelle was aus dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik hervorgeht. Sowohl das von der Wurzel absorbierte flüssige Wasser als auch das schwach adsorbierte Wasser des teilweise dehydrierten Holzes nähern sich während der Rehydrierung einem Gleichgewicht an. Im Prinzip sollten beide Prozesse, die sich dem Gleichgewicht nähern, Arbeit leisten können (Taiz & Zeiger, 1998), z. B. die Fähigkeit besitzen, von der Wurzel aufgenommenes Wasser zu transportieren.

Beweise für das Sorptions-Wassertransport Prinzip

Mit speziellen experimentellen Bedingungen kann man die De- und Rehydrierung intakter, lebender Pflanzen störungsfrei beobachten.

- Die bekannte zeitliche Verzögerung zwischen dem transpirationsbedingten Wasserverlust und der Wasseraufnahme (als kontinuierlicher Prozess) ist charakteristisch für einen ad- und desorptiven Wassertransport. „Das Nachhinken der Wasser-Absorption hinter der Transpiration beruht wahrscheinlich auf der Tatsache, dass die Transpirationsgeschwindigkeit sofort auf Änderungen der Umgebungsbedingungen reagiert, aber die Absorption nicht zunimmt, bis der Effekt des durch die Transpiration in den Blättern verursachten Sättigungsdefizits auf die Wurzeln übertragen wird“ (Kramer, 1937, aus dem Englischen übersetzt).

Mit Hilfe von Hydrokulturen gelingt es Braun (1983) den Transpirationsverlust und die Wasseraufnahme von Bäumen gleichzeitig und getrennt voneinander zu messen: Experimente an einer 3,12 m hohen Kanadischen Pappel (*Populus x canadensis*, Syn.: *P. x euamericana*) zeigen, dass erst fünf Stunden nach Transpirationsbeginn und erst nach einem Sättigungsdefizit von ca. 3 kg Wasser in der Pflanze, die Wasseraufnahme beginnt (siehe Abb. 2, Kurve: „Wasseraufnahme“, 5. September). Wenn

das Sättigungsdefizit die Wurzel erreicht, werden Wasseraufnahme und anschließender Wassertransport ausgelöst.

Die Gibbsche-Energie des vom Xylem adsorbierten Wassers ΔG_s wird größer 0 [J / mol].

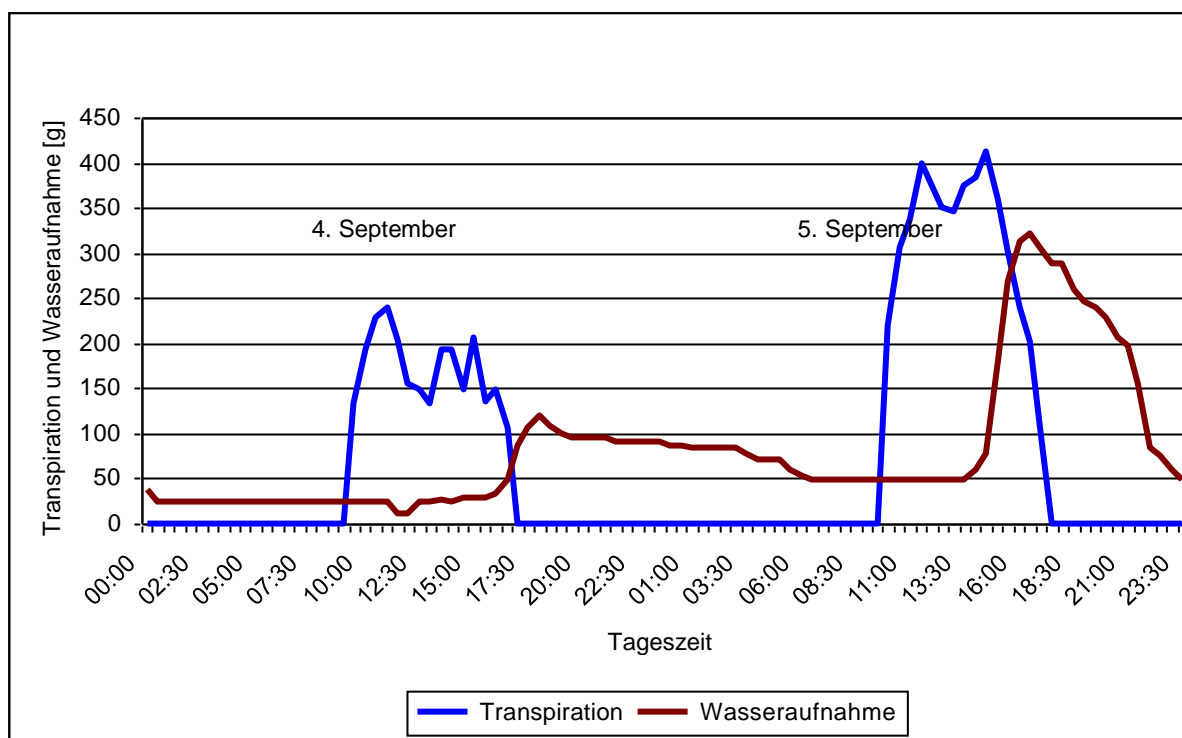


Abb. 2 Rhythmus der Transpiration und der Wasseraufnahme einer Kanadischen Pappel (*Populus x canadensis*) gemessen 1979. Nach Braun (1983)

- Versuche mit verdünntem, schwerem Wasser (Hübner, 1959/60).

Die Wurzeln von 12 bis 15 Tagen alten und bis zu 24 cm hohen Pflanzen von *Vicia faba* werden in normaler Nährlösung aufgezogen. Nach dem Austausch durch verdünntes, schweres Wasser (HDO) dauert es mehrere Stunden, bis das erste HDO im Transpirationswasser erscheint. Erst nachdem etwa 25% - 30% des gesamten Pflanzenwassers durch Transpiration verloren sind, ist schweres Wasser im Transpirationswasser nachweisbar.

Das Ergebnis zeigt, dass das wasserführende Gewebe mit dem Gesamtwasser im Diffusionsgleichgewicht steht.

Eine langsame Wasserverschiebung durch ständige De- und Resorption im Innern der Pflanze von der Wurzel zum Blatt wird sichtbar.

„Die vorliegenden Ergebnisse lassen es als wahrscheinlich erscheinen, dass dem Wasser in den parenchymatischen Geweben der Wurzel, des Stengels und des Blattes Zellwand, Protoplasma und Vakuole als Wege offenstehen. Das im faszikulären Teil befindliche Wasser steht mit dem Gesamtwasser der Pflanze in einem Diffusionsgleichgewicht“ (Hübner, 1959/60).

- Quellen und Schrumpfen des Stammes durch das Sorptions-Transportprinzip.

Kraus (1882) misst die Änderung des Stammdurchmessers eines eingetopften, trocken gehaltenen und mehrere Meter hohen *Acacia glauca*- Baums in Metern (über dem Boden) nach starker Bewässerung des Bodens.

Rehydrierung: Nach der Wasseraufnahme über die Wurzel und nach der Rehydrierung des Holzes schwillt der Stammdurchmesser an. „An der Stammschwellung nehmen der Regel nach Holz und Rinde Theil; erst schwillt immer das Holz, dann die Rinde“ (Kraus, 1882).

Nach etwas mehr als einer Stunde zeigt sich einen Meter über dem Boden am Messpunkt „... eine sehr deutliche Schwellung ...“.

In zwei Meter Höhe über dem Boden und etwa 95 Minuten nach der Bewässerung erscheint die Schwellung "schwach aber deutlich" (Kraus, 1882).

Dehydrierung: Bezüglich der Dehydrierung des Holzes merkt Kraus (1882) an: „Es ist sehr bemerkenswerth, dass die Abschwellung an der oberen Stelle schon nach 10 Minuten beginnt, während sich die Anschwellung an der unteren 50 Minuten hält; die Abschwellung oben ist auch gleich energischer. Das weist klar darauf hin, dass die Abschwellung durch die Thätigkeit der Krone veranlasst wird und sich demnach von Oben nach Unten allmählich fortpflanzt.“ (Kraus, 1882). Der

genannte Zeitraum von 10 Minuten für den Beginn der „Abschwellung an der oberen Stelle“ ist ab Messung der vorangegangenen Anschwellung an der gleichen Stelle gerechnet.

Die "Thätigkeit der Krone" bedeutet den Transpirationsverlust, der zur Dehydrierung des Holzes und damit zum Schrumpfen des Stammes führt.

MODELL

Hypothetisches Mehrschicht Modell der Wasserbewegung im Xylem

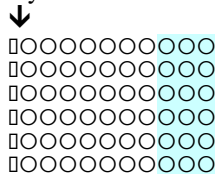
Um den Wassertransport von Pflanzen darzustellen, ist das folgende, hypothetische Mehrschicht-Modell der Flüssigkeitssorption im Xylem hilfreich. Kondensation in den Poren, die auftritt, wird im Modell nicht berücksichtigt. Skaar (1988) beschreibt einen ähnlichen, mehrschichtigen Vorgang bei sich ändernder Holzfeuchtigkeit.

In diesem Modell (Abb. 3) soll die Anzahl der gezeigten Kreise ungefähr dem vorhandenen Feuchtigkeitsgehalt MC des Holzes entsprechen. Auf diese Weise entsprechen 60 Kreise etwa 60% MC. Die Werte für den Feuchtigkeitsgehalt MC stammen aus den oben beschriebenen Messungen von Stone & Scallan (1967):

Zustand 1): Ausgangssituation mit ca. 60 % MC (gesättigt, M_{max}).

Für den Sättigungszustand werden 10 Schichten angenommen:

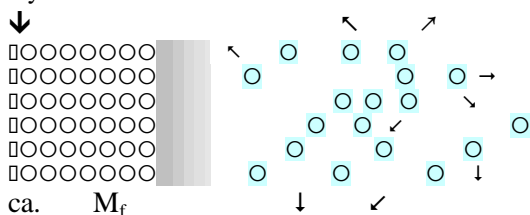
Xylem



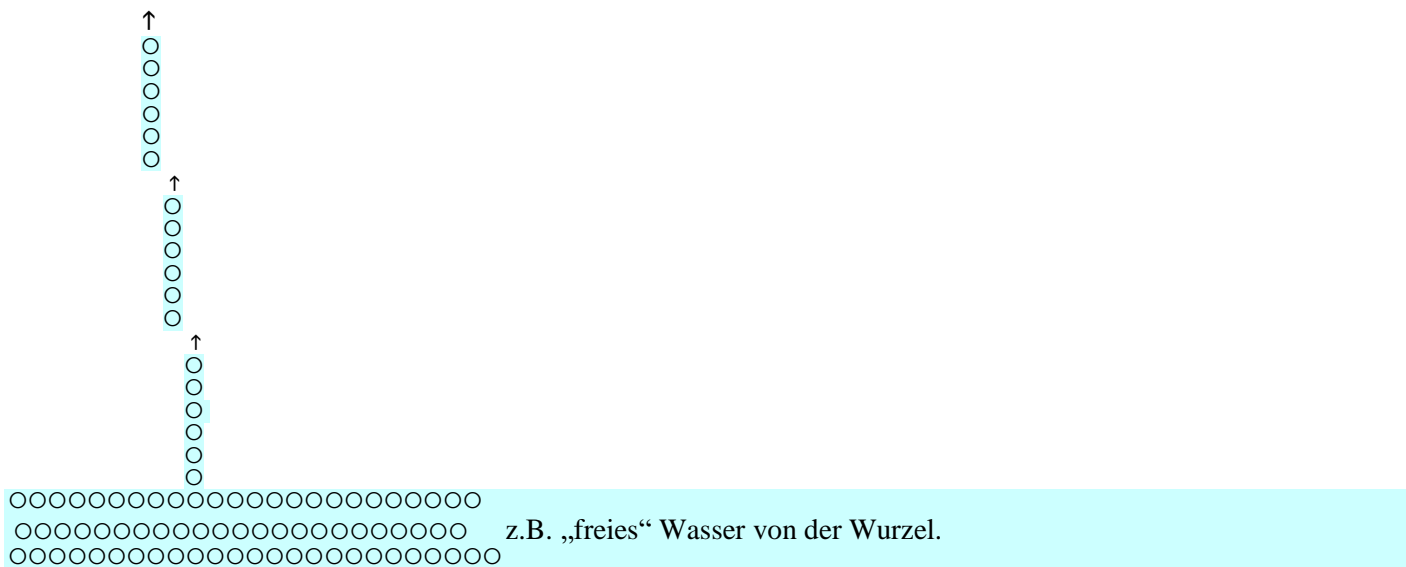
ca. M_f M_{max}

Zustand 2): Partielle Entwässerung. Eine mit Wasserdampf ungesättigte Atmosphäre: „... kann die Pflanze dehydrieren“ (Taiz & Zeiger, 1998, aus dem Englischen übersetzt). Aktiver Wassertransport findet statt. Partielle Entwässerung ist der Zustand am Ende der aktiven Desorption des Xylems während der Transpiration mit z.B. 40 % MC. Die 10., neunte und die achte Wasserschicht sollen im Modell durch Transpiration entfernt werden und es wird dadurch ein thermodynamisch instabiler Zustand im Xylem erreicht. Sieben verbleibende Schichten werden angenommen, das Xylem ist ungesättigt. Die von Wasserschichten freien Lagen sind grau hinterlegt

Xylem



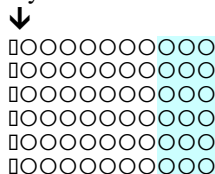
Zustand 3): Rehydrierung. Falls flüssiges Wasser z.B. von der Wurzel her verfügbar ist, tritt Schicht für Schicht eine passive Rehydrierung des Xylems auf. Die maximale Nicht-Expansionsarbeit $w_{max,s}$ (Gleichung 4) steht theoretisch für das Anheben des Wassers zur Verfügung. Es erfolgt Wassertransport vom zentralen Xylem Zylinder in der Wurzel aus bis zur Krone:



Zustand 4): Endzustand. Er entspricht der Ausgangssituation (Zustand 1) und es werden wieder ca. 60 % MC (gesättigt) erreicht. Es wird angenommen, dass dieser Zustand für das Wasser thermodynamisch stabil ist. Der Transportvorgang stagniert.

Xylem

Es werden 10 Schichten bei M_{max} angenommen.



ca. M_f M_{max}

Abb. 3 Hypothetisches Mehrschichtmodell des pflanzlichen Wasserferntransports.

Die obige Aufteilung in De- und Rehydrierung des Xylems dient zur Erläuterung des Transportprinzips. Bei ausreichender Wasserversorgung erfolgen De- und Rehydrierung kontinuierlich innerhalb des Systems.

Diskussion

Das Problem der Lehrmeinung vom pflanzlichen Wassertransport besteht darin, dass sie auf Experimenten mit abgeschnittenen Pflanzenteilen beruht [Hales (1726), Böhm (1893), Renner (1911), Dixon (1914), Scholander (1965)]. Experimente mit pflanzlichen Artefakten sollten nicht als Grundlage für die Lösung der Frage nach dem Wassertransportprinzip intakter, lebender Pflanzen dienen. Der tatsächliche Wasserferntransport wird angetrieben durch die atmosphärische, aktive Dehydrierung (Desorption) der Gefäße und der Tracheiden des Xylems. Ihre passive Rehydrierung (Adsorption) kann bei ausreichender Wasserversorgung von der Wurzel her erfolgen.

Innerhalb des Xylems findet ein thermodynamischer Wasser Adsorptions-/Desorptions-Vorgang statt. Mit Hilfe wechselnder adsorptiver Kräfte wird die Feuchtigkeit im Xylem gegen die Schwerkraft nahezu spannungslos gehalten und bewegt. Die Kräfte stammen von wechselnden Oberflächenspannungen die mit wechselndem Feuchtegehalt des Holzes wechseln.

Auf diese Weise, über abwechselnde Dehydrierungs- / Rehydrierungs- (Desorptions-/ Adsorptions-) Zyklen von beweglichem, „freiem“ Wasser entlang feststehender, apoplastischer Strukturen, wird die Feuchtigkeit angehoben.

Der pflanzliche Fern-Wassertransport läuft oberhalb der Fasersättigung M_f ab, wo lebende Pflanzen locker sorbiertes, „freies“ Wasser enthalten.

Der Wert des oben angegebenen Ergebnisses (ein thermodynamisches, sorptives Wassertransport - Prinzip) ist ein besseres Verständnis für die Feuchtigkeitsbewegung innerhalb intakter, bewurzelter Pflanzen und wird für die zukünftige Forschung an Pflanzen nützlich sein.

Anhang 1

Formen und Verteilung des Wassers in Holz.

Bei Temperaturen oberhalb des Schmelzpunktes T_m können drei Formen von Wasser im lebenden Holz nebeneinander existieren:

- 1.) sorbiertes Wasser in den Zellwänden,
- 2.) Wasser in den Zellenhohlräumen bei einem Feuchtigkeitsgehalt oberhalb der Fasersättigung M_f (manchmal als „freies“ Wasser bezeichnet) und
- 3.) Wasserdampf in den Zellhohlräumen, der bei allen Feuchtigkeitsgehalten vorhanden ist, ausgenommen im völlig mit Wasser gesättigten Holz (nach Skaar, 1988).

Die ubiquitär im Holz vorhandenen Wasserdampfblasen (Trendelenburg, zitiert nach Zimmermann M.H. & Brown, 1971, p. 211) erschweren aus Sicht der Kohäsionstheorie, z.B. als „Embolien“, den Wassertransport. Das steht im Gegensatz zur hier entwickelten Sorptionstheorie, wo Dampf- bzw. Gasblasen den Transportvorgang nicht stören.

Anhang 2

Affinität von Holz und Wasser

Holz hat aufgrund seiner *chemischen Zusammensetzung* und seiner *porösen Struktur* eine hohe Affinität für Wasser. Deshalb besitzt Holz keine Eigenschaft idealer Kapillaren, die nach Poiseuille und nach dem Transportprinzip der Kohäsionstheorie für einen vermuteten, gezogenen Volumenstrom des Wassers erforderlich sind.

Chemische Zusammensetzung von Holz:

Die chemischen Hauptkomponenten von Holz sind Hemizellulose, Zellulose und Lignin.

Hemizellulose ist einerseits der am stärksten hygroskopische, während Lignin andererseits der am wenigsten hygroskopische Holzbestandteil ist.

Mit Hilfe der Gesamt-Benetzungswärme W_0 (Tabelle 3) ist es möglich, die hygroskopische Kraft von Holz und seiner chemischen Bestandteile zu quantifizieren.

Die Gesamt-Benetzungswärme W_0 ist definiert als die pro Gramm Holz (mit anfänglichem Feuchtigkeitsgehalt MC gleich Null) erzeugte Wärme, wenn das fein zerkleinerte Holz im Überschuss mit flüssigem Wasser durchnässt wird, so dass der Wassergehalt MC des feuchten Holzes ausreichend oberhalb der Fasersättigung M_f liegt (Skaar, 1988).

Tabelle 3 Gesamt-Benetzungswärme W_0 [J/g Holz]. Nach Skaar (1988)

Stoff	Gesamt-Benetzungswärme W_0 [J/g Holz]
Lignin	60
Zellulose	80
Hemizellulose	115
Splintholz (Werte aus 30 verschiedenen Holzarten)	70 - 110

„Die Gesamt-Benetzungswärme W_0 ... wird gedeutet als proportional zur Gesamtzahl der für die Sorption von Wasser zur Verfügung stehenden Adsorptionsstellen im Holz zu sein“ und: „Trockneres Holz enthält mehr niedrigenergetische (Adsorptions-) Stellen als feuchtes Holz...“ (Skaar, 1988, aus dem Englischen übersetzt).

Poröse Struktur des Holzes:

Aufgrund der porösen und filamentartigen Struktur besitzt Holz eine enorme innere Oberfläche, was zu einem erheblichen hygroskopischen Potenzial führt. Man kann daher davon ausgehen, dass ein Stück Holz von 1 cm³ Volumen eine Oberfläche aus porösen, hohlen Zellräumen von etwa 1000 cm² besteht und dass die beträchtliche innere Oberfläche der Mizellen- und Fibrillenstrukturelemente der Zellwand $2 \cdot 10^6$ cm² / g Holz beträgt (Knigge Schulz, 1966).

Referenzen:

- Atkins, P.W. 2006. *Atkin's physical chemistry*. 8 nd. edn. Oxford Univ. Press
- Böhm, J. 1893. *Capillarität und Saftsteigen*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 11, 203 – 212
- Boyer, J.S. 1985. *Water Transport*. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 473 – 516
- Braun, H. J. 1983. *Zur Dynamik des Wassertransportes in Bäumen*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 96, 29 – 47
- Bresinsky, A., Körner, C., Kadereit, J. W., Neuhaus, G., Sonnewald, U. 2008. *Lehrbuch der Botanik*. Spektrum Akadem. Verl. Heidelberg
- Breuer, H. 1987. *dtv-Atlas zur Physik Bd. 1*. Deutscher Taschenbuch Verlag, München
- Campbell, N. A. 1997. *Biologie*. Spektrum Akadem. Verl. Heidelberg
- Chandler, C. et al. 1983. *Fire in Forestry*. Vol. I, John Wiley & Sons, New York, Chichester
- Dixon, H. H. 1914. *Transpiration and the ascent of sap in plants*. MacMillan, London
- Eisenhut, G. 1988. *Neue Erkenntnisse über den Wassertransport in Bäumen*. Holz-Zentralblatt 55: 851 – 853
- Eisenhut, G. 1991. Guttation. Allg. Forst Zeitschr. 15: 776 - 781
- Görling, P. 1956. *Untersuchungen zur Aufklärung des Trocknungsverhaltens pflanzlicher Stoffe*. VDI-Forschungsheft 458, Düsseldorf
- Hagemann, W. 1984, *Die Baupläne der Pflanzen*. Skriptum, Uni Heidelberg
- Hahn, K. 1993. *Der Wasserfernttransport in Bäumen*. Allg. Forst Zeitschr. 22: 1143 – 1150
- Hales, S. 1726. *Statical essays*. Roy. Soc. London, 1st ed.
- Hübner, G. 1959 / 60. *Zum Wassertransport in Vicia faba*. Flora 148. p. 549 – 594
- Kast, W., Jokisch, F. 1972. *Überlegungen zum Verlauf von Sorptionsisothermen und zur Sorptionskinetik an porösen Feststoffen*. Chemie-Ing.-Techn. 44
- Kneule, F. 1975. *Das Trocknen*. 3. Aufl. Sauerländer, Aarau, Schweiz
- Knigge, W., Schulz, H. 1966. *Grundriss der Forstbenutzung*. Parey, Hamburg
- Kramer, P. J. 1937. *The relation between rate of transpiration and rate of absorption of water in plants*. Amer. Jour. Bot. 24: 10 -15
- Kraus, G. 1882. *Über die Wasservertheilung in der Pflanze III. Die tägliche Schwellungsperiode der Pflanzen*. Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle, 15, p. 232- 319
- Laschimke, R. 1990. *Die Kohäsionstheorie des Wasserfernttransportes*. Allgem. Forst Zeitschr. 45: 993 – 997
- Nobel, P. S. 1970. *Plant cell physiology*. Freeman and Company, San Francisco
- Nultsch, W. 1996. *Allgemeine Botanik*. 10. Aufl. Thieme Verlag. Stuttgart

- Renner, O. 1911. *Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung*. Flora 103, 173 – 247
- Richter, G. 1997. *Stoffwechselfysiologie der Pflanzen*. 6. Aufl. Thieme Verlag. Stuttgart
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Brandstreer, E.D., Hemmingsen, E.A. 1965. *Sap pressure in vascular plants*. Science 148 p. 339 – 346
- Skaar, C. 1988. *Wood-water relations*. Springer Verlag, Berlin
- Slatyer, R. O. 1967. *Plant water relations*. Academic Press, London
- Stone, J. E., Scallan, A. M. 1967. *The effect of component removal upon the porous structure of the cell wall of wood. II. Swelling in water and the fiber saturation point*. Journal of the Technical Association of the Pulp and Paper Industry. Vol 50, 10
- Strasburger, E. 1893. *Histologische Beiträge*. Heft V. Ueber das Saftsteigen, Gustav Fischer Verlag, Jena
- Sutera, P.S., Skalak, R. 1993. *The History of Poiseuille's Law*. Annu. Rev. Fluid Mech. 25: 1 – 19
- Taiz, L., Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. 2nd edn. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA.
- Time, B. 1998. *Hygroscopic Moisture Transport in Wood*. Dr. Ing. Thesis. Norwegian University of Science and Technology
- Trendelenburg, R. 1955. *Das Holz als Rohstoff*. Carl Hanser Verlag, München
- Zimmermann, M.H., Brown, C.L. 1971. *Trees. Structure and function*. Springer, New York, Heidelberg, Berlin
- Zimmermann, U., Schneider, H., Wegner, L. H., Haase, A. 2004. *Water ascent in tall trees: does evolution of land plants rely on a highly metastable state?* New Phytologist 162: 575 – 615