

GÖTTINGER
BODENKUNDLICHE
BERICHTE

35

Christian Baetge:

**Wechselbeziehungen zwischen Boden
und Pflanze in der ökophysiologischen
Deutung staunasser Standorte**

1975

Baetge, Ch.:

**Wechselbeziehungen zwischen Boden
und Pflanze in der ökophysiologischen
Deutung staunasser Standorte**

**Göttinger Bodenkundliche Berichte 35, 1 - 180
(1975)**

<u>1</u>	<u>BINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG</u>	
<u>2</u>	<u>THEORETISCHER TEIL</u>	5
2.1	Stauanasse Standorte	6
2.1.1	Pedologische und klimatische Voraussetzungen	6
2.1.2	Wasser-Luft-Haushalt staunasser Böden und ihre Dynamik	7
2.1.3	Erscheinungsformen	11
2.1.4	Der Wasserhaushalt der Pflanze	16
2.1.5	Pflanzenphysiologische Auswirkungen der Wasser-, Luft- und Nährstoffdynamik	21
2.1.5.1	Kohlenhydrathaushalt	27
2.1.5.2	Carbonsäurehaushalt	31
2.1.5.3	Aminosäurehaushalt	32
2.1.5.4	Schwermetallhaushalt	36
2.1.6	Standortwert und Verbesserung	40
<u>3</u>	<u>GRUNDUNTERSUCHUNGEN</u>	39
3.1	Bodenphysikalische Untersuchungen	45
3.2	Bodenchemische Untersuchungen	45
3.3	Pflanzensoziologische Untersuchungen	45
<u>4</u>	<u>BESCHREIBUNG DER VERSUCHSSTÄNDE</u>	45
4.1	Freilandversuche	46
4.2	Modellversuche	54
<u>5</u>	<u>VERSUCHSDURCHFÜHRUNG</u>	61
5.1	Bodenuntersuchungen	61
5.1.1	Wasserhaushaltsuntersuchungen	61
5.1.2	Schwermetalluntersuchungen	64
5.2	Pflanzenphysiologische Untersuchungen an Zeiger- und Testpflanzen	64
5.2.1	Hydratur	68
5.2.2	Zucker	70
5.2.3	Carbonsäuren	71
5.2.4	Freie Aminosäuren	71
5.2.5	Eisen und Mangan	72
5.3	Anbau der Testpflanzen	73

<u>6</u>	<u>ERGEBNISSE</u>	Seite
		74
6.1	Beschreibung des Pflanzenaufwuchses	74
6.2	Wasserdynamik der Versuchsböden	75
6.3	Stoffwechselfynamik der Versuchspflanzen	91
6.3.1	Die Hydratur der Pflanzen	91
6.3.1.1	Der Tagesgang des osmotischen Wertes	91
6.3.1.2	Der osmotische Wert in Abhängigkeit von der physiologischen Reife	96
6.3.1.3	Der osmotische Wert in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte	96
6.3.1.4	Der osmotische Wert verschiedener Pflanzenarten	98
6.3.2	Das Verhalten wichtiger Metabolite in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte	99
6.3.2.1	Der Gehalt an Zuckern	99
6.3.2.2	Der Gehalt an Carbonsäuren	103
6.3.2.3	Der Gehalt an freien Aminosäuren	103
6.3.3	Der Eisen- und Mangan-gehalt in Boden und Pflanze	115
6.3.3.1	Der Eisengehalt von <i>Deschampsia caespitosa</i> in Abhängigkeit vom Gehalt an Aluminiumchlorid-löslichen Eisen des Bodens	115
6.3.3.2	Der Mangan-gehalt von <i>Deschampsia caespitosa</i> in Abhängigkeit vom Aktivmangan-gehalt des Bodens	119
<u>7</u>	<u>DISKUSSION</u>	119
<u>8</u>	<u>ZUSAMMENFASSUNG</u>	156
<u>9</u>	<u>LITERATUR</u>	158
<u>10</u>	<u>TABELLENANHANG</u>	175

1 EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Staunasse Böden sind durch periodisch auftretende Vernässung und Austrocknung im Wurzelraum der Pflanze gekennzeichnet. Beide Erscheinungen werden durch die gleichen Bodeneigenschaften, wie geringe nutzbare Wasserkapazität sowie begrenzte, hydraulische Leitfähigkeit hervorgerufen und wechseln in Abhängigkeit von der klimatischen Wasserbilanz (14, 61, 65, 66, 101, 111, 118, 119, 120, 122, 140, 141, 144, 149, 154, 184, 185, 186).

Staunasse Standorte leiden in niederschlagsarmen Perioden unter Mangel an pflanzenverfügbarem Wasser, in niederschlagsreichen Perioden dagegen tritt pflanzenschädigende Nässe auf. Erschwerte Bodenbearbeitung und Ertragsunsicherheit sind die Folgen.

Der Standortwert derartiger Böden wird entscheidend durch Dauer und Häufigkeit des Wechsels von Nässe- und Trockenperioden (Bodenwechselklima) bestimmt. Dieses Bodenwechselklima prägt den Staunässegrad, der zur Beurteilung des Standortwertes dient.

Der Staunässegrad kann mit Hilfe profilmorphologischer, bodenphysikalischer, bodenchemischer und pflanzensoziologischer Kriterien erfaßt werden (14, 18, 65, 137, 180, 181, 184). Die morphologischen Merkmale stützen sich auf eine Klassifizierung der Ausprägung von Gefüge sowie Marmorierung und Konkretionsbildung (Zeichen der Eisen und Mangandynamik infolge Austrocknung und Vernässung) (18). Der Aussagewert dieser Methode ist dadurch begrenzt, daß sich die Böden in Abhängigkeit vom Ausgangsmaterial und Zeitpunkt der Kartierung als unterschiedliche "Zeichner" präsentieren (89, 184). Zu berücksichtigen ist ebenfalls, inwieweit aktuelle Faktoren und nicht bereits vergangene Faktorenkombinationen für die vorliegende Ausprägung der morphologischen Merkmale verantwortlich sind (rezente Böden - fossile bzw. Reliktböden) (89).

Die gleichen Bedenken gelten bei der Interpretation bodenchemischer Kenndaten (pH, rH, Fe^{2+} und Mn^{2+} -Gehalt), die eine quantitative Aussage über die qualitativ morphologisch erfaßten Werte ermöglichen (r_t , k_f , k_u , pF)⁺.

+ Abkürzungen und Symbole siehe Tabellenanhang

Mit Hilfe bodenphysikalischer Merkmale können relativ eindeutige Aussagen über die Ursachen von Staunässe gemacht werden (14, 15, 18, 65, 137, 184). Eine Aussage über den aktuellen Grad der Vernässung und ihre Auswirkung auf die Pflanze lassen diese Methoden noch nicht zu.

Die verschiedenen Verfahren der Bodenfeuchtemessung erfassen wohl die aktuelle Vernässung, gestatten jedoch nur indirekt über korrespondierende Ertragsmessungen Rückschlüsse auf das Ausmaß der pflanzenschädigenden Wirkung. (63)

Die pflanzensoziologische Methode bedient sich bei der Charakterisierung eines Standortes der Reaktion der Pflanzen. Typische Pflanzengesellschaften und Zeigerpflanzen werden hierbei zur Beurteilung mit herangezogen (40, 41, 42, 83, 85, 128). Der Aussagewert der Pflanzenphysiologie wird dadurch begrenzt, daß die Verbreitung einer Art nur in Reinkultur durch ihre physiologischen Ansprüche gekennzeichnet wird. Hier gilt: physiologisches Optimum = ökologisches Optimum. In einer Pflanzengesellschaft muß aber der Konkurrenzfaktor berücksichtigt werden, so daß die Verbreitung nur indirekt über die Wettbewerbsfähigkeit durch die Standortfaktoren beeinflusst wird (83, 172). Die Entwicklung in der Pflanzenproduktion (leistungsfähige Sorten, verbesserte Anbautechnik, hohe Mineraldüngergaben und Herbizidanwendung) bewirkt eine Veränderung bzw. Verminderung der Artenkombination selbst auf Grünland, wodurch der Aussagewert der pflanzensoziologischen Methode zusätzlich eingeschränkt wird.

Mit Hilfe der genannten Kriterien können auch bei kombinierter Anwendung eindeutige Aussagen nur über die potentielle Neigung eines Standortes zur Staunässe bzw. die aktuelle Bodenfeuchte gemacht werden, das Ausmaß der aktuell pflanzenschädigenden Vernässung kann jedoch nicht eindeutig erfaßt werden. Der begrenzte Aussagewert dieser Merkmale erklärt sich aus der Komplexität des Pflanze und Boden gleichermaßen umfassenden Phänomens Staunässe. Das Pflanzenwachstum wird dabei weniger direkt durch den hohen Wassergehalt des Bodens als durch seine Auswirkungen auf die Durchwurzelung (172) sowie auf den Wärme-, Nährstoff- und Lufthaushalt beeinträchtigt (101, 113, 122, 137, 149).

In dieser Arbeit soll der Versuch gemacht werden, die in einigen Fällen beobachtete biochemische Anpassung von Pflanzen an extreme Standortbedingungen (Streuadaptation) auch für staunasse Standorte zu untersuchen (31 -37, 130-131, 167, 188, 196).

In Freiland- und Modellversuchen soll geklärt werden, welchen Einfluß wechselndes, genau definiertes Wasserangebot bei sonst gleichen Bedingungen auf den Stoffwechsel der Pflanzen hat. Sollte es gelingen, Korrelationen zwischen Bodenfeuchte und dem durch sie beeinflussten Wasserhaushalt (Hydratur) und Stoffwechsel der Pflanze (spezifische Anreicherung oder Verminderung von Metaboliten) herzustellen, so können durch Versuchsreihen brauchbare Kenndaten für Rückschlüsse über den aktuellen Grad der verursachenden Staunässe gewonnen werden. Ein derartiger physiologischer Indikator erschließt nicht nur neue Möglichkeiten zur besseren Standortbeurteilung, sondern ist dann auch in der Bodensystematik zur eindeutigen Definition von Merkmalen bzw. zur Bestimmung bodengenetischer und -dynamischer Prozesse zu verwenden. Eine scharfe Differenzierung der Bodentypen ist z.B. Voraussetzung gezielter Meliorationsmaßnahmen zur Standortverbesserung staunasser Standorte (17, 137, 151).

Mit Hilfe eines pflanzenspezifischen Parameters für die Wasserversorgung läßt sich dann Zeitpunkt und Menge des Wasserbedarfs ermitteln und damit eine ökonomisch und physiologisch optimale Dosierung des Wasserangebotes (z.B. durch Meliorationen) erreichen (95, 176).

Staunässeadaptation kann auch als Ausgangspunkt pflanzenzüchterischer Maßnahmen betrachtet werden, mit dem Ziel leistungsfähige, staunäsetolerante Nutzpflanzenarten zu selektieren, um bei veränderten ökonomischen Ansprüchen an den Standort die nicht mehr anbauwürdigen Arten zu ersetzen.

2 THEORETISCHER TEIL

Es soll versucht werden, neben kurzen Definitionen eine zusammengefaßte Darstellung vom aktuellen Wissensstand des Problemkreises "Staunasse Böden - Pflanze" zu geben, soweit dieses für die nachfolgenden Untersuchungen (Kap. 5) von Bedeutung ist.

2.1 Staunasse Standorte

Die Darstellung der Problematik staunasser Böden erfolgt in der Reihenfolge der Kausalkette "Faktor - Prozeß - Erscheinungsbild - ökologische Auswirkung"

2.1.1 Pedologische und klimatische Voraussetzungen

Staunässe wird durch eine Reihe von Faktoren und ihren Wechselwirkungen verursacht. Es ist dabei zwischen konstanten und variablen Faktoren zu unterscheiden (81).

Konstante Faktoren:

a) Boden

Hydraulische Leitfähigkeit (k_f , k_u),

nutzbare Wasserkapazität (nWK) und

Feldkapazität(137)

soweit sie durch Textur (r_t , GPV, Porengrößenverteilung, Kontinuität der Poren in den Horizonten) und Mächtigkeit von Schichten bzw. Horizonten bestimmt werden.

b) Geländemorphologie (Relief)

Inklination (Ebene - Wasserstau; Oberhang - Wasserabfluß; Unterhang, Mulde - Wasserzufluß)

Exposition (Nordhang geringere Erwärmung - geringere Verdunstung als Südhang)

Variable Faktoren:

a) Boden

Hydraulische Leitfähigkeit (k_f , k_u),

nutzbare Wasserkapazität (nWK) und

Feldkapazität soweit sie durch die Gefügedynamik beeinflußt werden

b) Witterung

Menge und Verteilung der Jahresniederschläge

Temperaturverlauf

Luftfeuchtigkeit und

Evapotranspiration (E)

c) Vegetation

Vegetationsdauer

Kulturart (Evapotranspiration, Interception, Versickerung und Wasserabfluß)

Stau­näs­se tritt auf, wenn folgende Faktorenkombination besteht (18):

$$B + N + Z - I - V - A_u - A_o > GPV \text{ mm} = \text{Vol}\%$$

B = Bodenwasser, aktuelle Bodenfeuchte (mm)

N = Niederschlag (mm)

Z = Grund- bzw. Hangwasserzufluß (mm)

I = Interception (mm)

V = Evapotranspiration (mm)

A_u = Versickerung (mm)

A_o = Oberflächenabfluß (mm)

oder wenn eine positive klimatische Wasserbilanz nach Korte vorliegt d.h. Niederschlagsüberschuß, der größer ist als die aktuelle Speicherkapazität ($R - B$) (5, 90).

Stau­näs­se ist möglich, wenn der Regenfaktor nach Lang (144, 184) $\frac{N}{T} \geq 60 \text{ mm}/^\circ\text{C}$ ist.

N = mittlere Jahresniederschlagshöhe (mm)

T = mittlere frostfreie Jahrestemperatur $^\circ\text{C}$

Hohe Lagerungsdichte und geringer Makroporengehalt im gesamten Wurzelraum oder in den einzelnen Bodenhorizonten bzw. -schichten beeinträchtigen nWK und k_f wie k_u (die entsprechenden bodenphysikalischen Kennwerte sind in Tab. 1 Kap. 2.1.3 aufgeführt) und führen bei positiver klimatischer Wasserbilanz zu gehemmter Versickerung (Vernässung), bei negativer klimatischer Wasserbilanz zu gestörter Wassernachlieferung aus tieferen Bodenschichten (Austrocknung).

Stau­näs­se tritt mithin nur im humiden - semihumiden Klima auf, wenn verdichtete bzw. schlecht durchlässige Bodenschichten trotz Grundwasserferne und guter Vorflut in Abhängigkeit von Niederschlagshöhe und -verteilung sowie Verdunstung eine Speicherung oder Versickerung des überschüssigen, pflanzen­schädigenden Wassers beeinträchtigen.

2.1.2 Wasser-Luft-Haushalt staunasser Böden und ihre Dynamik
Wasser- und Luftvolumen eines Bodens sind Komplementärgrößen (149) ($GPV = WV + LV$). Intensität und Ausmaß der Vernässung bzw. Austrocknung sind von der Porengrößenverteilung abhängig.

Der Wechsel von Wassersättigung und Austrocknung (Bodenwechselklima) beeinträchtigt vor allem den Gasaustausch zwischen Atmosphäre und Bodenluft (54, 53, 87, 88, 18).

Mit zunehmender Vernässung wird die Luft aus den Poren verdrängt. Bei einem Luftvolumen < 10 Vol% kommt der Gasaustausch zwischen Boden und Atmosphäre infolge stark verringerter Diffusionsrate (nach Grable (52) Diffusionskoeffizient für O_2 und CO_2 in Wasser um den Faktor 10^4 gegenüber Luft eingeschränkt) zum Erliegen. Wurzelatmung der Pflanzen und Mikroorganismenaktivität bewirken eine Anreicherung von CO_2 bei gleichzeitigem Verbrauch von O_2 (24,52, 53, 129) in der Stauzone. Mit dem Niederschlagswasser (Sickerwasser) gelangen weiter CO_2 -Mengen (gelöst als HCO_3^-) und auch O_2 sowie je nach Vegetation und Qualität der Humusaufgabe wasserlösliche, niedermolekulare, organische Verbindungen in den Boden. Die Anreicherung mit CO_2 , organischen Verbindungen aus dem Humus und Ausscheidung von organischen Stoffwechselprodukten der Pflanzen in der Rhizosphäre schaffen in der betroffenen Bodenschicht reduzierende Bedingungen (145). Mit beginnender Austrocknung wird der Boden erneut mit Luft durchsetzt. Es stellen sich dann wieder oxidierende Bedingungen ein.

Die reduzierende bzw. oxidierende Kraft eines Systems wird als Redox-Potential (ROP) bezeichnet d.h. das ROP ist ein quantitatives Maß für die Tendenz von Verbindungen (Systemen) Elektronen abzugeben oder aufzunehmen. Das ROP ist stark pH-abhängig d.h. es fällt bei pH-Anstieg.

Die Redox-Potentiale der verschiedenen Böden variieren zwischen Werten von $-200mV$ (stark reduzierend, potentialerniedrigend) und $700mV$ (stark oxidierend, potentialerhöhend). Böden mit hohen Gehalten an oxidierbarer, organischer Substanz und reduzierbaren Oxidverbindungen haben ein besseres Beharrungsvermögen (Pufferwirkung, Beschwerung) gegenüber extremen ROP-Veränderungen als Böden mit geringeren Gehalten (5, 144, 156). Das Absinken des Redox-Potentials nach Wassersättigung wird durch Mikroorganismen induziert. Die Intensität der Potentialerniedrigung wird durch den Gehalt an zersetzbarer org. Substanz und mikrobielle Aktivität bestimmt. Mikrobiell produzierte, reduzierend wirkende Stoffwechsel-

produkte verstärken die Potentialerniedrigung und führen bei bestimmten Werten zur Reduktion von Mn-Oxiden bzw.-Hydroxiden zu Mn^{2+} (400mV bei pH7), FeIII-Hydroxiden zu Fe^{2+} (200mV bei pH5,8) und SO_4^{2-} zu S^{2-} (30 mV bei pH 6,3) (24, 129). Der Wechsel von Reduktions- und Oxidations-Bedingungen führt zu einer Mobilisierung, Umlagerung und Neuausfällung Redox-abhängiger Substanzen (Dynamik, Genetik).

Mangan:

Die Mangandynamik ist sehr stark vom Bodenwechselklima und vom Ausgangsgestein abhängig (lithogenes Element). Unter anaeroben Bedingungen werden die durch Verwitterung manganreicher Mineralien entstehenden MnII-Ionen zu wasserlöslichem, amorphen $Mn_2O \cdot nH_2O$ oxidiert, welches durch Kristallisation in schwer lösliches β - MnO_2 (Pyrolusit, Braunstein) umgewandelt wird. Unter bestimmten Verhältnissen verläuft die Oxidation über die IIIwertige Stufe Mn_2O_3 bzw. $MnOOH$. Weitere Formen des Mangans im Boden sind freie oder austauschbare Mn^{2+} -Ionen, Manganaquoxide (leicht reduzierbar) und organisch gebundenes Mangan. Mangan in dieser Form ist pflanzenverfügbar und wird deshalb als aktives Mangan bezeichnet. Staunasse Standorte zeichnen sich durch ihren relativ hohen Aktivmangangehalt aus (115, 144, 156).

Eisen:

Bei der Verwitterung Fe-haltiger Silikate wird Eisen frei. Dieses wird aber sofort in sekundäre Fe-Minerale umgesetzt. Als Vorstufe bildet sich zunächst amorphes Eisenhydroxid bzw. -oxid, das je nach Acidität, CO_2 -Gehalt und Oxidationsgeschwindigkeit (Temperatur, Art und Konzentration der Begleitstoffe) allmählich zu Goethit, Hämatit oder Lepidokrokit auskristallisiert. Unter stark reduzierenden Bedingungen (Stau-nässe) kann $FeCO_3$, $Fe_3(PO_4)_2$ und FeS gebildet werden.

Typisches Mineral der staunassen Böden ist der Lepidokrokit (149), der durch Oxidation von $FeII(OH)$ bzw. FeS bei geringem CO_2 -Partialdruck gebildet wird und leicht in Goethit überführt werden kann (156).

Schwefel:

Schwefel wird im Boden bei der Verwitterung schwefelhaltiger Minerale (Sulfide, Sulfate) frei und durch Oxidation zu Sulfat

wieder festgelegt, oder in der organischen Substanz fixiert. Auf staunassen Böden kommt es zur mikrobiellen und chemischen Reduktion des SO_4^{2-} zu H_2S welches u.a. mit Fe^{2+} zu FeS bzw. FeS_2 (Pyrit) reagiert (24, 156).

Stickstoff:

Der N-Gehalt der Ausgangsgesteine ist sehr gering. Deshalb sind die im Boden enthaltenen Mengen ausschließlich durch Niederschläge, mikrobielle und pflanzliche N_2 -Fixierung sowie Düngung entstanden. Mineralisation, Nitrifikation, Denitrifikation und Fixierung bestimmen die N-Dynamik eines Bodens. Auf staunassen Böden ist die Mineralisation und Nitrifikation gehemmt, während die Denitrifikation besonders bei hohen Wassergehalten und hohen Gehalten an leicht zersetzlicher organischer Substanz gefördert wird (24, 129, 149).

Phosphor:

Verwitterung phosphorhaltiger Mineralien und Düngung sind die Quellen der PO_4^{3-} -Ionen im Boden. Diese werden pH-abhängig in mehr oder minder schwer löslicher Form als Phosphat oder in der organischen Substanz festgelegt. Im alkalischen Bereich kommt es zur Bildung von schwer löslichen Ca- bzw. Mg-Phosphaten, die langsam in Apatit übergehen. Im schwach alkalischen bis schwach sauren Bereich bilden sich Ca- und Mg-Hydrogenphosphate, die sich langsam in schwer lösliche Fe-, Al- und Ca-Phosphate umwandeln. In stark sauren Mineralböden erfolgt eine unmittelbare Bildung von Fe-, Al-Phosphaten, die zu unlöslichen Formen altern (115, 144).

In der Feucht- und Naßphase vollzieht sich eine intensive laterale Verteilung der gelösten Substanzen durch Massenfluß, (Strömung) Diffusion und Osmose. Diese Vorgänge setzen zunächst in unmittelbarer Nähe der Makroporen ein, weil diese sich zuerst mit Wasser füllen und sich dabei reduzierende Bedingungen einstellen. Organische Stoffwechselprodukte der nur in diesen Poren vorhandenen Pflanzenwurzeln (eine Durchwurzelung ist nur bis zu einem Porendurchmesser $> 50 \mu$ möglich (18) sowie ein von Kolloidsorption unbeeinflusster rascher Transport der organischen Abbauprodukte der Streu durch das Sickerwasser sind dafür verantwortlich.

Die gelösten, meist in komplexer Form vorliegenden Stoffe verteilen sich durch Diffusion ungerichtet oder an einem E_h -, pH-, rH- bzw. Partialdruckgradienten gerichtet im Boden. Häufig setzt eine Wanderung in das Innere von Aggregaten ein (matrixorientiert), wo es dann durch eingeschlossenen Sauerstoff bereits zur teilweisen Ausfällung von Oxiden bzw. Hydroxiden der gelösten Stoffe kommt. Tritt nun Austrocknung ein, ebenfalls von den Makroporen ausgehend, setzt an den umgekehrten Gradienten eine Rückwanderung der gelösten Verbindungen in Richtung der Makroporen ein. Gleichzeitig gelangt Sauerstoff entlang dem Partialdruckgefälle durch die Makroporen in die Aggregate und führt zur Oxidation und Ausfällung.

In makroporenrreichen Substraten kommt es deswegen häufig noch in den Aggregaten zur totalen Ausfällung der gelösten Stoffe in Form von Konkretionen.

In feinporigem Substrat, in dem sich die Wiederbelüftung sehr langsam vollzieht, verteilen sich die Fällungsprodukte über einen größeren Bereich. In diesem Falle handelt es sich um Rostfleckenbildung oder Marmorierung. Die Marmorierung ist danach als eine unvollständige Konkretionsbildung aufzufassen (18).

Mit dieser Theorie läßt sich auch der zwiebelschalige Aufbau der Konkretionen erklären, der vom Kern her eine Anreicherung der mobilen Stoffe in der Reihenfolge ihrer Löslichkeit zeigt (18).

2.1.3 Erscheinungsformen

Als Folge der beschriebenen bodendynamischen und genetischen Prozesse stellen sich folgende Erscheinungen ein.

- a) Bildung von Verarmungszonen und Konkretionen im makroporenrreichen Substrat.
Bildung von diffuser Marmorierung im makroporenrarmen Substrat.
Naßbleichung bei langer Naßphase (Stagnogley).
- b) Akkumulation von Rohhumus (Anmoor, Torf) infolge gehemmter Mineralisation und biologischer Humifizierung bei langer Naßphase.
- c) Schwache Ausprägung eines pedogenen Gefüges (gehemmte Aggregatbildung).

Je nach Erscheinungsform der Staunässe (Merkmalseinteilung, Wasser bei hydromorphen Böden bodeneignes Merkmal) läßt sich zwischen drei Arten staunasser Böden unterscheiden.(123)

Staunässe kann häufig durch Verdichtung im Unterboden, die geologischen, pedogenetischen und auch mechanischen Ursprungs sein kann, hervorgerufen werden. Ein Staukörper verhindert hierbei das Versickern des überschüssigen Niederschlagswassers, was in Oberflächennähe (< 13 dm u. GOF-Stauzone) zur Anreicherung von freiem Bodenwasser führt (Stauwasser). Böden dieser Art werden als Stauwasser-Pseudogleye (122) bezeichnet und sind durch die Horizontabfolge $A_h - S_w - S_d$ gekennzeichnet.(139) Infolge einer Lagerungsdichte von $< 1,75$ g/ccm zeigen die $A_h - S_w$ - Horizonte einen Gehalt von > 8 Vol% an Makroporen (> 50), woraus ihre gute Durchlässigkeit für freies Wasser resultiert (K_f). Die Vernässung auf derartigen Standorten ist sehr stark von der Niederschlagsmenge, der Tiefenlage sowie der Durchlässigkeit des Staukörpers abhängig (Speicherungsvermögen in mm = Makroporengehalt in Vol% X Tiefenlage des Staukörpers in dm).

Die wichtigsten Merkmale sind aus Tab. 1 zu entnehmen.

Tab. 1

Übersicht der wichtigsten morphologischen und physikalischen Eigenschaften von Staunässeböden (In Anlehnung an W. Müller 122)

	Staunässe		
	Stauwasser		Haftnässe
Normaltyp	Stauwasser-Pseudogley	Stauwasser-Haftnässe-Pseudogley	Haftnässe-Pseudogley
Horizontfolge	A _h - S _w - S _d	A _h - S _{wk} - S _d	A _h - S _k - S _k - IIC
r _t	g-m, g-m, h	m, m-h, h	m, m-h, m-h, m
> 50μ	sh, m-h, sg	g-m, g, sg	g-m, sg, g, h-sh
k _f	m-sh, m-sh, sg	m-sh, m-sh, sg	m-sh, g-m, g-m, h-sh
k _u	g-m, g-m, g	m-h, m-h, g	m-h, h, h, g
Beispiele	Podsol mit Ortstein, pedogen. Braunerde bzw. Parabraunerde (Decksand bzw. Flottsand) über Geschiebelehm, geogen.	Pelosol-Pseudogley, pedogen. Rot-, Grau-, Braun- (Kalkstein) lehme, fossil pedogen.	Schwemmlöß (Hochflutlehm) über Terrassenkiesen, geogen. Moormarsch (Schlick über Niedermoor), geogen. Hochmoor-Sanddeckkultur, anthropogen - pedogen.

Parabraunerden sind je nach Entwicklungsstand (Grad der Tondurchschlammung) in allen Typen als Pseudogley-Parabraunerde bzw. Parabraunerde-Pseudogley zu beobachten.

r_t = Rohdichte, trocken (g/cm^3)

gering: < 1,4; mittel: 1,4-1,7; hoch > 1,7

> 50% = Makroporengehalt (Vol%)

sehr gering: 4%; gering: 4-8; mittel: 8-12; hoch bis
sehr hoch > 12

hydraulische Leitfähigkeit (cm/d)

k_f = gesättigt

sehr gering: 6; gering: 16; mittel: 16-40; hoch bis
sehr hoch > 40

k_u = ungesättigt

gering: < 0,1; mittel: 0,1-1; hoch > 1

Wird das Niederschlagswasser bereits in den aus einem feinkörnigen, engporigen Substrat bestehenden oberen Bodenhorizonten festgehalten (geringer Makroporenanteil - beeinträchtigte kapillare Leitfähigkeit), so handelt es sich um Haftnässe. Diese Böden werden als Haftnässe - Pseudogleye bezeichnet und zeigen im allgemeinen die Horizontfolge $A_h - S_k - S_d$. Der S_k -Horizont unterscheidet sich vom S_w -Horizont des Stauwasser - Pseudogleys durch eine höhere Lagerungsdichte. Der Makroporengehalt liegt deshalb niedriger. Geringe Wasserleitfähigkeit im gesättigten Zustand, höhere im ungesättigten sind die Folgen. Mit abnehmendem Makroporengehalt wächst die Neigung zur Vernässung. Treten bei diesen Böden im Untergrund grobporenreiche Bodenschichten auf (Kies, Grobsand, Torf) wirken diese als Staukörper, da deren Wasserleitfähigkeit im ungesättigten Zustand geringer ist, als die des feinkörnigen Substrates im Hangenden. Es kann deshalb auf solchen Böden schon bei mittleren Makroporengehalten in der Stauzone zur Vernässung kommen (Kapillar bedingte Haftnässe)

In tonreichen Böden treten häufig beide Stauwasserformen nebeneinander auf. Die Werte der Lagerungsdichte, des Makroporenanteils und der kapillaren Leitfähigkeit im gesättigten und ungesättigten Zustand nehmen eine Zwischenstellung zwischen Stauwasser- Haftnässe-Pseudogleye ein. Solche Böden werden deshalb als Stauwasser- Haftnässe-Pseudogleye bezeichnet und zeigen die Horizontfolge $A_h - S_{wk} - S_d$.

Nach ihrer Ursache können primäre und sekundäre Pseudogleye unterschieden werden (80, 100, 101, 144).

Primäre Pseudogleye bilden sich bei positiver klimatischer Wasserbilanz in folgenden Fällen unmittelbar aus dem Ausgangsgestein:

- a) bei primärer geologischer Schichtung (Sand/Ton, Schlick/Niedermoor
- b) bei einem bis zur Oberfläche anstehendem, engporigen Substrat

Von sekundärer Pseudovergleyung wird gesprochen, wenn

- a) bodengenetische Prozesse (Tonverlagerung, Podsolierung, Verdichtungshorizonte in Sanddeckkulturen durch Mineralisierung, Entwicklung eines entwässerten Gleys) oder
- b) mechanische Verdichtungen durch unsachgemäße Bodenbearbeitung oder Sackung nach Entwässerung zur Störung der Wasser-Luftdynamik im Wurzelraum der Pflanze führen.

Dem sekundären Pseudogley geht in seiner Entwicklung stets ein anderer Bodentyp voraus.

In Abhängigkeit von Ausgangsgestein und Klima sind Übergangsbildungen zwischen den einzelnen Typen möglich. Eine genaue Einordnung ist nur nach Kenntnis aller Merkmale möglich, die als Ergebnis von durch eine bestimmte Faktorkombination ausgelösten bodengenetischen Prozessen aufzufassen sind (154).

Das morphologische Erscheinungsbild der Pseudogleye wird sehr stark von der Art der Ausgangsgesteine und dem Bodenwechselklima geprägt. Böden mit langer Trocken- und kurzer Naßphase zeigen eine intensivere Profildifferenzierung als Böden mit langer Naß- bzw. Feuchtphase.

Böden mit einem höheren Schwermetallgehalt "zeichnen" bei vergleichbarem Bodenwechselklima stärker als Böden mit geringeren Gehalten.

Stark tonhaltige Böden reagieren auf Veränderungen der bodenbildenden Faktoren nur langsam bzw. schwächen die Merkmalsausprägung durch Pufferung ab (fossile Pseudogleye) (89). Das führt zu den in Kap. 1 bereits dargestellten Schwierigkeiten bei der Ermittlung des Standortwertes mit Hilfe des Staunässegrades.

2.1.4. Der Wasserhaushalt der Pflanze

Grundvorgänge des Wasserhaushaltes eines jeden wasserenthaltenden Systems sind die physiologischen Teilprozesse Wasseraufnahme, Wasserleitung, Wasserspeicherung und Wasserabgabe. Die wechselnde Intensität dieser Teilprozesse in Abhängigkeit von den äußeren Einflüssen (erschwerete Wasseraufnahme durch zu geringes Wasserangebot, erhöhte Verdunstung infolge geringer rel. Luftfeuchte) kommt in der Wasserbilanz zum Ausdruck. Sie beeinflusst den Feuchtigkeitsgrad (Feuchtezustand) der sich auf Grund von Wasseraufnahme und Wasserabgabe zu einem bestimmten Zeitpunkt einstellt. Da in Abhängigkeit vom System gleiche Wassergehalte unterschiedliche Wirkungen hervorrufen können, ist für diesen Feuchtezustand nicht so sehr der absolute Wassergehalt als dessen entsprechende Aktivität (Potential) entscheidend (94, 95, 104, 171 - 173). Diesen durch die relative Aktivität gekennzeichneten Feuchtezustand der Pflanze nennt Walter (171, 172, 173) Hydratur. Der Begriff wurde in Anlehnung an die Temperatur gebildet, die einen bestimmten Wärmezustand im Wärmehaushalt eines Systems kennzeichnet (115, 173).

Die Hydratur kann zur Erfassung des Feuchtezustandes aller wasserenthaltenden Systeme benutzt werden. So kann von der Hydratur einer Lösung, gekennzeichnet durch ihren osmotischen Druck; eines Quellkörpers, bestimmt durch den Quellungsgrad (Hydratationsgrad); der Luft, ausgedrückt durch die rel. Luftfeuchte; eines Bodens, gemessen durch die Saugspannung (p_F), gesprochen werden. Gemeinsames Maß dieser verschiedenen Erscheinungsformen der relativen Wasseraktivität ist die relative Dampfspannung $\frac{p}{p_0}$.

p = aktuelle Dampfspannung; p_0 = Sättigungsspannung

Der Wasserhaushalt von Pflanzen, bestimmt von vorherrschender Wasseraufnahme aus dem Boden und Wasserabgabe an die Luft (Transpiration, Guttation) wird durch den Bilanzquotienten $\frac{T}{R}$ charakterisiert (172).

R = innerhalb eines bestimmten Zeitraumes aufgenommene Wassermenge (Respiration),

T = innerhalb des gleichen Zeitraumes abgegebene Wassermenge (Transpiration).

$\frac{T}{R} = 1$ optimales Wachstum,

$\frac{T}{R} > 1$ Welke

$\frac{T}{R} < 1$ Erholung nach Welke

Die Wasserbewegung von der Wurzel über Sproß zum Blatt ist als gerichtete Wanderung von Wassermolekülen in den Einzelzellen und Leitgefäßen entlang einem Dampfspannungsgradienten zu verstehen (Hydraturgefälle) (172).

Adhäsions- und Kohäsionskräfte ermöglichen den Transport in Leitgefäßen über große Entfernungen (Kohäsionstheorie) (172).

Für die Betrachtung des Wasserhaushaltes von Pflanzen ist deshalb die Kenntnis des Wasserhaushaltes der Einzelzelle erforderlich. Von daher betrachtet, gliedert sich die Zelle in Vakuole, Plasma und Zellwand. Das Plasma wird von der inneren Plasmahaut (Tonoplast) gegen die mit einer wässrigen Lösung gefüllten Vakuole und von der äußeren Plasmahaut (Plasmalemma) gegen die Zellwand abgegrenzt.

Die Plasmahäute sind semipermeabel. Das Plasma als hydrophiles Kolloid (Quellkörper) ist als ein Sonderfall einer wässrigen Lösung aufzufassen, da zwischen Lösungs- und Quellvorgängen keine prinzipiellen Unterschiede bestehen. Es ist permeabel.

Zwischen Vakuole und Plasma besteht ein Hydraturgleichgewicht. Bei älteren Zellen mit verminderter Stoffwechselaktivität füllt die Vakuole nahezu die gesamte Zelle aus und drängt das Plasma als schlauchartiges Gebilde an die Zellwand.

Der Wasserhaushalt einer Pflanzenzelle ist mit dem zweier durch eine semipermeable Membran voneinander getrennter Lösungen unterschiedlicher Konzentration zu vergleichen. Diffusion und gerichtete Wanderung der Wassermoleküle entlang dem Konzentrationsgefälle durch eine semipermeable Membran (Osmose) führen zum Konzentrationsausgleich.

Diffusion beruht auf der Eigenbeweglichkeit der Moleküle (Brownsche Molekularbewegung). Die gerichtete Wanderung entlang dem Konzentrationsgefälle läßt sich folgendermaßen erklären: Beim Lösungsvorgang eines festen hydrophilen Stoffes im Wasser lagern sich Wassermoleküle auf Grund ihrer Dipoleigenschaften an die Moleküle des zu lösenden Stoffes an (**Hydratation**). Es bilden sich Komplexe aus Wasser- und Substratmolekülen. Eine Aufweitung des festen Stoffes (Volumenzunahme) ist die Folge. Lösung tritt ein, wenn sich die Substratmoleküle ganz mit **Hydratationswasser** umhüllen und den Molekülverband zerstören (**Hydratationsenergie** > Bindungsenergie). Bleibt der Molekülverband infolge verstärkter Bindungsenergie (Nebervalenzen, Seitenketten) erhalten und tritt nur eine Aufweitung ein, handelt es sich um Quellung (172).

Das Vorhandensein derartiger komplexer Moleküle schränkt die freie Oberfläche des Wassers ein. Hydratationswasser ist in Abhängigkeit von Ionenladung und -radius relativ stark gebunden. Beide Tatsachen führen zu einer Verminderung der relativen Dampfspannung in der Lösung. Mit zunehmender Konzentration einer Lösung sinkt deren relative Dampfspannung. In einer Lösung, die durch eine semipermeable Membran von einem Lösungsmittel (z.B. Wasser) getrennt ist, werden infolge verminderter Dampfspannung Wassermoleküle hineingesaugt. Dadurch entsteht ein hydrostatischer Überdruck, der osmotische Druck P . Der osmotische Druck wird solange ansteigen, bis er durch die Sättigungsdampfspannung p_0 der Lösung kompensiert ist. Dieser Fall tritt ein, wenn $P + \text{rel. Dampfspannung der Lösung}$ gleich der rel. Dampfspannung des Lösungsmittels sind. Die Saugwirkung einer Lösung kann somit durch den maximalen osmotischen Druck bestimmt werden. Sie wird als osmotischer Wert W bzw. als potentieller osmotischer Druck π_0 bezeichnet (95, 172). Zu dem Zeitpunkt, zu dem noch keine Wassermoleküle in die Lösung eingedrungen sind d.h. $P=0$ äußert sich dieser osmotische Wert als Saugspannung S . Zwischen diesen Größen gilt folgende Beziehung (osmotische Zustandsgleichung)

$$S = W - P$$

d.h. die Saugspannung wird um das gleiche Maß geringer wie der osmotische Druck zunimmt.

Bringt man eine in eine semipermeable Membran eingeschlossene Lösung (Innenlösung) in eine Umgebung geringerer Konzentration (Außenlösung), so spricht man von einem hypotonischen System. Bringt man die gleiche Lösung in eine Umgebung höherer Konzentration, spricht man von einem hypertotonischen System. Haben Innen- und Außenlösung die gleiche Konzentration, handelt es

sich um ein isotonisches System. Die Zellen eigenfeuchter Pflanzen (homoiohydre Pflanzen) befinden sich bei ungestörtem Wachstum in einem hypotonischen System. Der osmotische Druck P wird in Pflanzen weitgehend durch das Dehnungsvermögen der Zellwand bestimmt und deshalb als Turgor A bezeichnet. Der Turgor wird verstärkt durch den Außendruck der angrenzenden Zellen. Die osmotische Zustandsgleichung für pflanzliche Zellen wird deshalb folgendermaßen formuliert:

$$S = W - (P+A)$$

In einer Darstellung (osmotisches Zustandsdiagramm) sollen die Wechselwirkungen (95, 172/173) der drei osmotischen Zustandsgrößen in Abhängigkeit von der Wasseraufnahme dargestellt werden, Abb. 4.

Betrachtet man die Pflanzenzelle im hypotonischen System (III: turgeszenter Zustand), so wird solange Wasser in die Zelle gesaugt, bis der Gegendruck der im zunehmenden Maße gedehnten Zellwand, der sich als hydrostatischer Druck im Zellinneren äußert, gleich dem osmotischen Wert ist. Die Saugspannung ist zu diesem Zeitpunkt gleich Null (IV).

Im hypertonischen System wird der Vakuole Wasser entzogen. Das Volumen verringert sich. Es kann zur Ablösung des Plasma-schlauches von der Zellwand kommen (Plasmolyse). Der Turgor ist zu diesem Zeitpunkt < 0 . Die Saugspannung S ist jetzt als Summe $W+P$ aufzufassen (I). Im isotonischen System (II) ist der Turgor $P=0$ d.h. $W=S$.

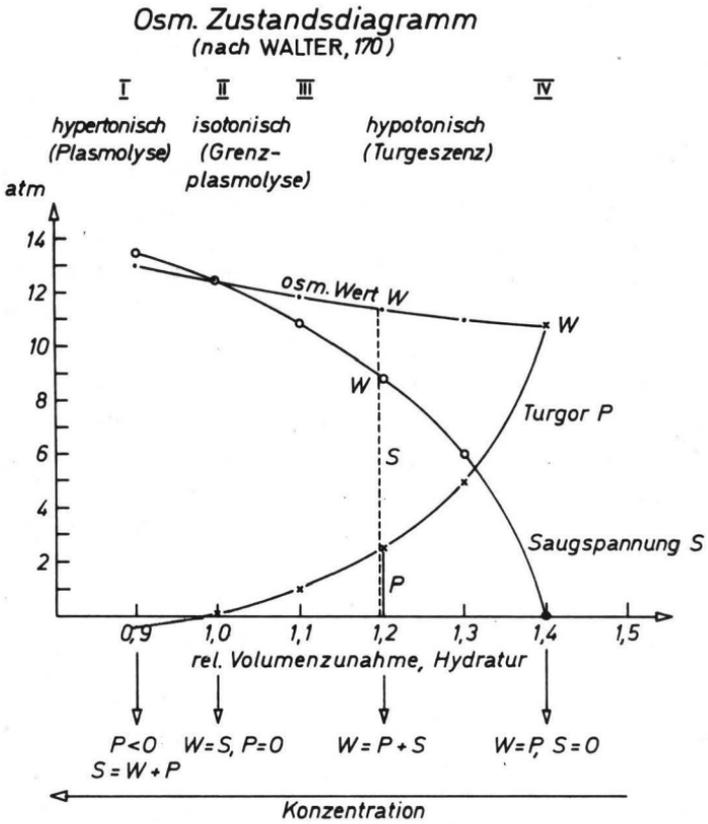
Jede Wassergehaltsänderung der Zelle beeinflusst Turgor, Saugspannung und osmotischen Wert. Saugspannung und Turgor sind einander umgekehrt proportional. Das Maß ihrer gegenseitigen Beeinflussung (Steigungsmaß der Kurven) wird durch die Elastizität der Zellwand bestimmt.

Der osmotische Wert wird durch Saugspannung und Turgor nicht direkt beeinflusst. Er ist der Wassergehaltsänderung (Konzentration) direkt proportional.

Mit zunehmender Konzentration steigt der osmotische Wert des Zellsaftes, die Hydratur nimmt ab.

Saugspannung und osmotischer Wert sind experimentell gut bestimmbar. Der Turgor kann aus beiden Werten errechnet werden. Nach Walter (172, 173) entspricht die Saugspannung der Hydratur

Abb.: 1



an der Zelloberfläche. Sie ist Maß für die Wasseraufnahme und dient dazu, Aussagen über die Wasserbewegung in der Pflanze zu machen. Als physiologischer Indikator für die Wasserversorgung sind die Saugspannungswerte nur begrenzt verwendbar, da diese nicht nur von der Veränderung der Zellsaftkonzentration, sondern auch von der Turgoränderung beeinflusst werden. Nur junge Pflanzen (kleine Vakuole, hohe Hydratur) zeigen eine gute Korrelation zwischen Wasserversorgung (Bodenfeuchte) und der Saugspannung $S(13)$. Dies wird durch Beobachtungen von Kreeb (95) bestätigt, wonach der osm. Wert nach Störung und Wiederherstellung der optimalen Wasserverhältnisse das durch die Störung verursachte Niveau auch später beibehält; die Saugspannungswerte das alte Niveau aber wieder erreichen und unterschreiten können. Sonnenblätter zeigen danach bei gleichen Saugspannungswerten ein niedrigeres Hydraturniveau als Schattenblätter. Es ist deshalb zweckmäßig die Hydratur im Zellinneren, gekennzeichnet durch den osm. Wert, selbst als Indikator für Änderungen im Wasserhaushalt der Pflanze heranzuziehen. Der Quellungsgrad des Plasmas, Ort aller Stoffwechselforgänge, wird unmittelbar durch den osm. Wert beeinflusst. Nach Walter (173) stellt die Vakuole für das Plasma hinsichtlich der Feuchtigkeit eine Art Klimakammer dar, bei der die Feuchtigkeit in der Kammer (osm. Wert W) und nicht außerhalb entscheidend ist.

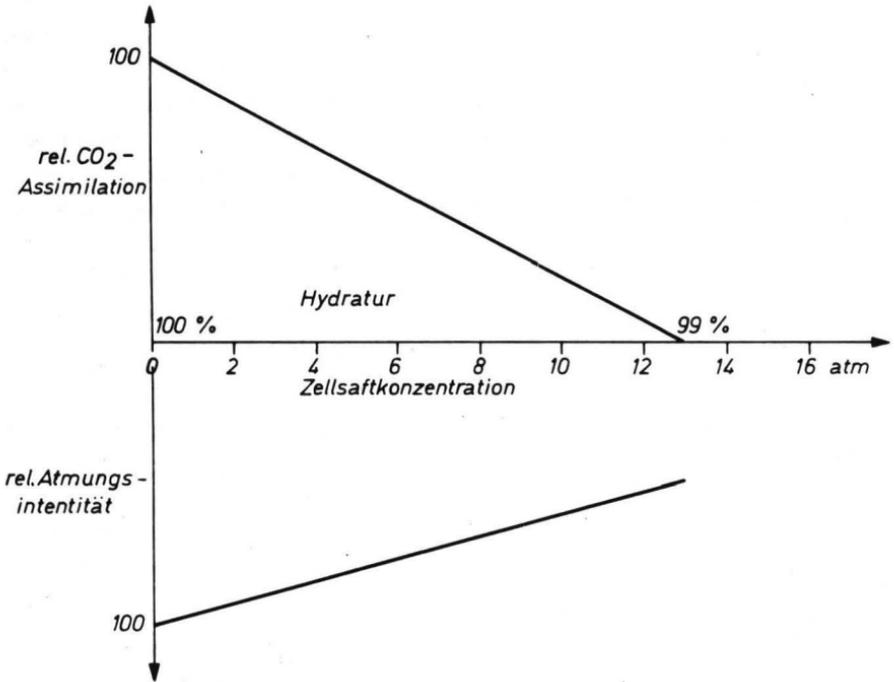
Hydraturabnahme bewirkt eine deutliche Einschränkung der Photosyntheserate (Nettoassimilation). Abnehmende Hydratur vermindert auch die Atmungsintensität, jedoch rel. weniger als die Assimilation (172), Abb. 2. Länger anhaltende oder häufig wiederkehrende ungünstige Hydraturverhältnisse (Trockenperioden) haben Mindererträge zur Folge (8).

Eingeschränkte Assimilation und Atmung bei Hydraturabnahme beeinträchtigen Sproß- und Wurzelwachstum in unterschiedlicher Weise (109, 172). Das Sproßwachstum zeigt eine unmittelbare Hemmung, während das Wurzelwachstum zunächst einem Optimum zustrebt und erst dann abfällt. Höhere Pflanzen zeigen deshalb nachts (volle Sättigung) ein intensiveres Wachstum als am Tage (Wachstumskurve ist dem Verlauf der osm. Werte entgegengesetzt) (95, 109, 173).

Anhaltende ungünstige Hydraturverhältnisse verursachen bei höheren Pflanzen nicht nur quantitative, sondern auch qualitative Wachstumsänderungen (morphologische Veränderungen, Adaptation).

Abb. 2

Abhängigkeit der CO_2 -Assimilation und Atmung
von der Hydratur des Plasmas
(nach WALTER, 170)



Pflanzen trockener Standorte unterscheiden sich in ihrem Habitus von denen feuchter (phänotypische Modifikationen: Sonnenblätter < Schattenblätter, Verholzung, Behaarung) (43).

Nach Walter (172, 173) gilt folgende Kausalkette:

Gestörte Wasserversorgung - Erhöhung des osm. Wertes - Hydraturabnahme - Eingeschränkte Stoffwechselaktivität - Welke - Welketod oder Änderung der Plasmastruktur - Morphologische Änderungen - Dürreresistenz.

Als Maß für die Hydratur des Zellsaftes und des Plasmas dient die relative Dampfspannung. Bei geringer Konzentration des Zellsaftes ist es jedoch schwierig diese exakt zu bestimmen, Abb. 3. Man bedient sich deshalb des osmotischen Wertes. Zwischen beiden besteht folgender mathematischer Zusammenhang

$$W = \frac{1000RTs}{M} \cdot \ln \frac{p}{p_0} \text{ (at)}$$

W = osm. Wert

R = Gaskonstante

T = absolute Temperatur (° Kelvin)

s = spezifisches Gewicht

M = Molekulargewicht

$\frac{p}{p_0}$ = rel. Dampfspannung

Der osmotische Wert kann auf verschiedene Weise bestimmt werden (95, 171, 172). Für höhere Pflanzen kommt in erster Linie die kryoskopische Methode in Frage (95, 171, 172, 173).

Der osmotische Wert zeigt in Abhängigkeit von einigen Standortfaktoren und der physiologischen Alterung folgendes Verhalten:

- a) Anstieg mit zunehmender Wuchshöhe (osm. Wert Wurzel < Sproß < Blatt, Hydraturgefälle) (173, 193)
- b) Abnahme von den stoffezeugenden zu den wachsenden und stoffverbrauchenden Organen (173)
- c) Vergleichbare Proben zeigen einen Tagesgang. Die höchsten osm. Werte werden am Nachmittag, die niedrigsten bei Sonnenaufgang gemessen. Steigende Temperatur und zunehmende Strahlungsintensität verursachen eine intensive CO₂-Assimilation. Cuticulare und stomatäre Transpiration (163) übersteigen die Wassernachlieferung. $\frac{T}{R} > 1$, der osm. Wert nimmt dann zu. Die Anreicherung osmotisch wirksamer Substanzen in den Zellen durch Photosynthese verstärkt diesen Effekt.

Mit abnehmender Temperatur und Strahlungsintensität verringert sich die Transpirationsrate. $\frac{T}{R} = 1$, der osm. Wert sinkt wieder ab. Das Absinken wird verstärkt durch Umwandlung und Veratmung osmotisch wirksamer Substanzen während der Nacht.

d) Der osm. Wert unterliegt im Ablauf des Jahres in Abhängigkeit von den Wasserverhältnissen eines Standortes analog dem Tagesgang Schwankungen. In Perioden der Wasserverknappung ist nach Baumann (8) mit einer Veränderung der Hydratur (Anstieg des osm. Wertes) in verschiedenen Phasen zu rechnen, Abb. 3.(135)

A: Phase optimaler Hydratur (W_{opt})

B: Phase der wenig abnehmenden Hydratur (Stoffproduktion und Wachstum werden reduziert)

C: Phase der stärkeren Hydraturabnahme (das Wachstum wird fast eingestellt, erste Welke-Symptome)

D: Phase der starken Hydraturabnahme, das Wachstum ist ganz eingestellt, irreversible Veränderungen im Plasma treten ein (irreversible Welke PWP)

E: Phase geringer Hydraturabnahme, es tritt Stoffverlust ein, die Pflanze stirbt ab (Welketod).

Tritt während Phase D rechtzeitig Wiederbefeuchtung ein, setzen die Stoffwechselforgänge langsam wieder ein. Die Hydratur steigt jedoch von dem einmal erreichten Tiefstwert nur geringfügig wieder an.

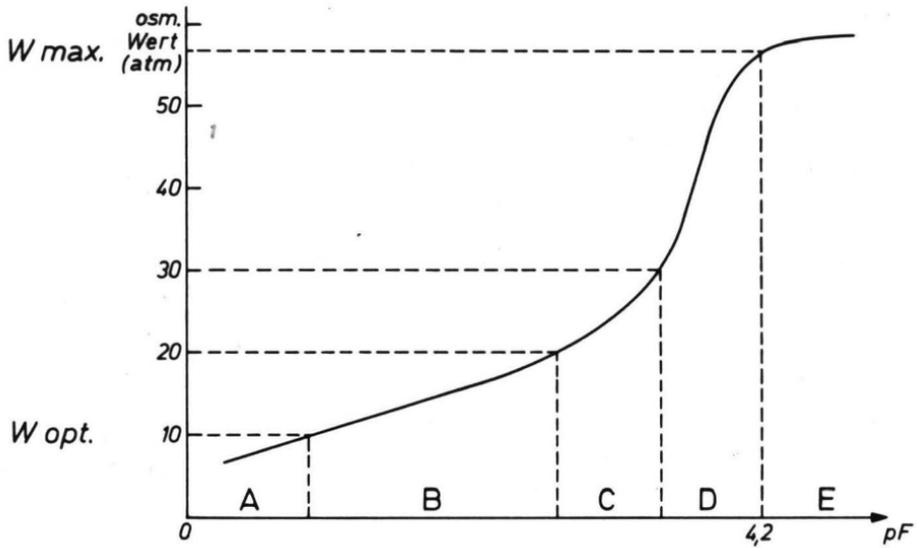
Wiederbefeuchtung während der Phasen A-C verhindert größere Schäden, aber auch hier erreicht die Hydratur ihren Ausgangswert nicht wieder. Hier liegt die große Problematik des Bemessungszeitpunktes einer Bewässerung.

Die Differenzen zwischen W_{opt} und W_{max} , sowie die absoluten Werte können bei den einzelnen Arten sehr verschieden sein. Arten mit geringer Differenz $W_{max} - W_{opt}$ werden als stenohydre, Arten mit hoher Differenz als euryhydre Pflanzen bezeichnet.

Die meisten Niedermoorpflanzen sind stenohydre Arten mit einem Schwankungsbereich von W_{opt} um 5 atm - W_{max} um 12 atm. Ausnahmen bilden die großen Seggen, Rohrglanzgras und Schilfrohr ($W_{max} > 16$ atm).

Abb. 3

Der Anstieg der osm. Werte bei Austrocknung
(nach BAUMANN, 8)



Hochmoorpflanzen zeigen den häufigsten Schwankungsbereich zwischen 6-19 atm.

Die Wiesenpflanzen sind ebenfalls stenohydre Arten mit einem Schwankungsbereich um 7-16 atm.

Die meisten Gemüse- und Ackerpflanzen zeigen einen optimalen osm. Wert bei 8 atm.

W_{\max} schwankt in Abhängigkeit von physiologischen und morphologischen Eigenschaften stark.

Geringe Überschreitungen haben Ertragsminderungen zur Folge (8, 38, 41).

2.1.5 Pflanzenphysiologische Auswirkungen der Wasser-, Luft- und Nährstoffdynamik

Zunächst wird ein kurzer Überblick über die wichtigsten Stoffwechselfvorgänge in der Pflanze gegeben.

Die lebende Pflanzenzelle stellt einen im höchsten Maße geordneten Energie- und Materiezustand dar, zu dessen Aufbau und Erhaltung ständig neue Energie und Zellbausteine (Monomere) bereitgestellt werden müssen. Abbauende, energieliefernde Prozesse des Stoffwechsels (Katabolismus) liefern hierbei Monomere, die über den Intermediärstoffwechsel (Amphibolismus) für die verschiedenen Synthesen (Anabolismus) aufbereitet werden. Die freiwerdende Energie wird über energiereiche Bindungen (Gruppenübertragungspotential: $ADP+P \rightleftharpoons ATP$; siehe Abkürzungstabelle) oder Elektronentransportsysteme (Reduktionspotential: $NAD^++H_2 \rightleftharpoons NADH_2$) gespeichert bzw. übertragen (59, 79, 125, 147).

Grundvorgänge des Stoffwechsels sind Photosynthese, CO_2 -Assimilation, die Synthese von Bau- und Reservestoffen sowie die Atmung (Dissimilation), Abb. 4. Als Photosynthese wird der Prozess bezeichnet, bei dem Pigmentsysteme, lokalisiert in den Thylakoiden der Chloroplasten (Grana), Lichtquanten absorbieren und in biochemisch verwertbare Energie (ATP, $NADH_2$) umwandeln (Lichtreaktion), welche dann zur Synthese von Kohlenhydraten aus CO_2 und H_2O verwendet wird (Dunkelreaktion (69, 152).

Mit Hilfe dieser Energie ist es möglich, CO_2 zu Kohlenhydraten zu reduzieren. Die Inkorporierung von CO_2 und H_2O findet in gemäßigtem Klimabereich vorwiegend über den reduktiven Pentosephosphatzyklus statt (104). Ein geordneter Multienzymkomplex, lokalisiert in den Stroma der Chloroplasten (69), katalysiert die zusammenhängenden Reaktionsschritte (104).

CO_2 wird hierbei an Ribulose 1,5 diphosphat (C_5 -Körper) angelagert. Die Carboxylierung führt zu einem bisher nicht identifizierten C_6 -Körper, der unter Wasseraufnahme sofort in zwei C_3 -Körper (PGS) zerfällt. Der eigentliche Energiehub in diesem Zyklus erfolgt bei der Reduktion von PGS zu GAP (PGA) unter Verbrauch von ATP und NADH_2 (59, 79, 147, 152).

Das energiereiche GAP kann als Ausgangssubstanz der Kohlehydratsynthese betrachtet werden. GAP bildet über Hexosemoleküle (C_6 -Körper, $\text{FDP} \rightarrow \text{F6P} \rightarrow \text{G6P}$) Zucker und Stärke sowie über komplizierte Zwischenstufen Pentosemoleküle zur Regeneration des RDP.

Stoffwechselaktive Form der Glukose ist Glukose-6-Phosphat (G6P). Es ist Ausgangspunkt des Abbaus zur Energie- und Bausteingewinnung. Der Abbau wird ebenfalls durch Multienzymkomplexe gesteuert. Je nach Enzymausstattung wird G6P auf verschiedene Weise abgebaut.

Werden die Kohlehydrate über die Oxidationsstufen des Zuckers (F6P, FDP, GAP) und der organischen Säuren DPGS, 3PGS, 2PGS, PEP) zu Pyruvat (BTS) abgebaut, handelt es sich um den glykolytischen Weg (FDP-Weg). Die Glykolyse ist bis auf ihren letzten Schritt (PEP-BTS) reversibel, was für die Kohlehydratsynthese aus anderen Stoffwechselprodukten von Bedeutung ist.

Neben dem anaeroben, glykolytischen Abbau bedienen sich höhere Pflanzen eines zweiten Abbauweges, des oxidativen Pentosephosphat-Zyklus bzw. der direkten Glukoseoxidation (Umkehrung des reduktiven Pentosephosphatzyklus).

Dieser Abbauweg dient weniger der Energiegewinnung als der Gewinnung von Ausgangssubstanzen für weitere Syntheseprozesse (anaplerotische Sequenzen) (79, 147).

Der im Anschluß an die Glykolyse ablaufende oxidative Abbau des Pyruvats in den Mitochondrien wird als Tricarbonsäurezyklus bezeichnet (TCC). Pyruvat wird durch Decarboxylierung und Bindung an Coenzym A (Co A) zu Acetylcoenzym A (AcCo A). AcCo A kondensiert mit Oxalacetat zu Citrat. Aus Citrat entsteht durch Wasserabspaltung Akonitat, durch erneute Wasseranlagerung an anderer Stelle Isocitrat, welches über die Reaktionsstufen

von Oxalsuccinat sowie α -Ketoglutarat, Fumarat und Malat wieder in Oxalacetat regeneriert wird. Auch diese Reaktionsschritte werden durch Enzyme katalysiert und sind reversibel. Die freiwerdenden H^+ -Ionen werden von Coenzymen (NAD^+) auf eine Elektronentransportkette übertragen (analog der Photosynthese) und unter Bildung von ATP stufenweise zu H_2O oxidiert ($1 \text{ Mol } H_2 = 3 \text{ Mol ATP}$).

Die Bedeutung des TCC neben der Energiegewinnung besteht in der Bereitstellung von Ausgangssubstanzen für andere Stoffwechsellvorgänge. Die Ketosäuren (BTS, α -Ketoglutar Säure, Oxalacetat) liefern die für die Aminosäuresynthese notwendigen Kohlenstoffskellette. NH_3 wird hierbei enzymatisch direkt an die Ketosäure angelagert.

Die Verknüpfung der einzelnen Synthesewege und die teilweise Reversibilität der einzelnen Reaktionsschritte machen den TCC bei entsprechenden Reaktionsgleichgewichten zu einer zentralen Schaltstelle zwischen Katabolismus und Anabolismus.

Die den Reaktionsablauf katalysierenden Enzyme werden in der Regel durch Schwermetallionen aktiviert (91, 106, 115, 147), sodaß ungestörtes Wachstum von der Versorgung mit Spurenelementen abhängig ist.

Der Stoffwechsel verläuft nur bei neutraler Reaktion des wässrigen Milieus (Plasma und Vakuole) optimal, Störungen in der Wasserversorgung führen wegen des Konzentrationsanstieges der Stoffwechselprodukte (pH-Änderung) zur Beeinträchtigung der Stoffwechselaktivität.

2.1.5.1 Kohlenhydrathaushalt

Der Glucoseabbau bis zum Pyruvat verläuft unter aeroben und anaeroben Bedingungen in gleicher Weise ab (Glycolyse). Qualitative Unterschiede bestehen nicht, wohl aber sind quantitative Abweichungen festzustellen. Die Ursachen dafür sind in dem unterschiedlichen Energiegewinn beider Abbauewege zu suchen.

Bei der Veratmung von 1 Mol Hexose unter aeroben Bedingungen (Glycolyse, oxidative Decarboxylierung, TCC und Atmungskette) dient O_2 als H-Akzeptor. Hierbei werden 38 ATP freigesetzt. Unter anaeroben Bedingungen endet der Glucoseabbau bei BTS. Dieses dient nun als Akzeptor für den bei der Glycolyse zwangsläufig anfallenden H_2 ($NADH_2$) d.h. zur gleichzeitigen Regeneration des für den ungestörten Glycolyseablauf erforderlichen NAD^+ (79, 147).

Bei der Äthanolbildung wird Pyruvat zwar zu Acetaldehyd decarboxyliert, dann aber durch Alkoholdehydrogenase (ADH) und $NADH_2$, welches bei der Triosephosphat - Dehydrogenierung anfällt, hydriert. Die Bildung von ADH wird bei O_2 - Mangel durch Acetaldehyd induziert (31).

Um den erforderlichen Energiebedarf zu decken, reagiert die Zelle mit einem gesteigerten Hexoseumsatz. Da ADP und P zur Oxidation von PGA in ausreichendem Maße zur Verfügung stehen, weil die unter aeroben Bedingungen konkurrierende Atmungskettenphosphoryllierung (Pasteureffekt) ausfällt, ist eine gesteigerte Glycolyseintensität bei gleichzeitiger gesteigerter CO_2 - und At-Bildung sowie eingeschränktem Wachstum zu verzeichnen.

Primäre ökologische Folge zeitweilig gestauten Wassers im Boden ist der Luftmangel. Bodenkundlich und pflanzenphysiologisch wichtigste **Eigenschaft** der Bodenluft ist ihr O_2 - und CO_2 -Gehalt. Beide verhalten sich reziprok zueinander (52, 53, 54, 116, 149). Als Grenzwerte für ein ungestörtes Wachstum gelten ein O_2 -Gehalt von $\sim 10\%$, ein CO_2 - Gehalt von $\sim 2\%$ (53, 54, 62).

Gehemmte exogene Sauerstoffversorgung der Wurzel gleicht die Pflanze über interne Verteilungssysteme bis zu einem bestimmten Grade aus. Der Transport kann hierbei in Abhängigkeit von der Photosynthese aktiv (53) oder passiv durch Diffusion in kontinuierlich verbundenen Interzellularen (Aerenchym) bis in die Wurzelspitzen erfolgen (41, 53, 76, 107, 183). Dabei treten neben art- und sortenspezifischen Unterschieden auch innerhalb einer Art bzw. Sorte Adaptationen auf (183).

Die Leistungsfähigkeit des Aerenchyms ist abgesehen von einigen Ausnahmen (Sumpfpflanzen) (41) **relativ begrenzt**.

Seine Bedeutung liegt weitgehend darin, die Pflanzen in Perioden vorübergehenden O_2 -Mangels am Leben zu erhalten. Während einer längeren O_2 -Mangelperiode kann ein optimales Wachstum nicht auf

+ z.B. bei Überflutung

recht erhalten werden (31, 53). Anhaltender Luftmangel im Boden bedeutet O_2 -Mangel in der Pflanze.

O_2 -Mangel in der Pflanze läßt eine gesteigerte Stoffwechselaktivität erwarten. Veränderungen im Kohlenhydrathaushalt bzw. At-Anreicherung in O_2 -Mangelpflanzen gegenüber ausreichend mit Sauerstoff versorgten können dann bestimmt werden. Für Überflutungsintolerante Pflanzen auf überfluteten Böden wird von Crawford (34-36) eine At-Anreicherung bestätigt.

Mit Hilfe von Grundwasserlysimetern soll in den folgenden Untersuchungen festgestellt werden, welchen Einfluß unterschiedliche Stau- bzw. Grundwasservernässung des Bodens auf den Kohlenhydratstoffwechsel der Pflanzen hat.

2.1.5.2 Carbonsäurehaushalt

Bei dem durch gehemmten Gasaustausch in Nässeperioden in Überflutungsintoleranten Pflanzen verursachten anaeroben Glucoseabbau kommt es zur Anreicherung relativ energiereicher, unverwertbarer, toxischer Abbauprodukte.

Untersuchungen von Crawford (31-37) zeigen, daß Überflutungstolerante Arten über eine spezifische Enzymausstattung verfügen, die es ermöglicht, eine Anreicherung der toxischen Metabolite zu vermeiden.

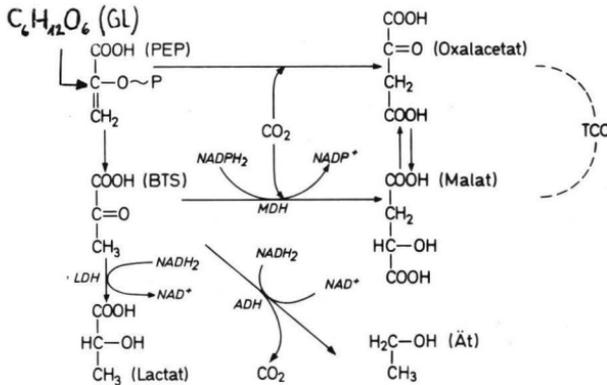
In einigen dieser Pflanzen ist bei Sauerstoffverknappung eine gesteigerte Aktivität von Laktat- oder Malatdehydrogenase festzustellen. Im ersten Fall wird BTS unter Einwirkung von LDH und $NADH_2$ in Lactat überführt, Abb. 4 + 5.

Zur Bildung von Apfelsäure kommt es, wenn neben O_2 -Mangel in der Pflanze freies CO_2 (aufgenommen als HCO_3) (9, 10, 72) vorliegt. Je nach Enzymausstattung tritt dabei eine Carboxylierung von BTS (Malic-Enzym) oder PEP (PEP-Carboxylase) zu Malat bzw. Oxalacetat ein. Zwischen Malat und Oxalacetat besteht eine Gleichgewichtsreaktion, die durch Malatdehydrogenase (MDH) katalysiert wird (CO_2 -Dunkelfixierung) (6, 9, 10, 82, 102, 103, 158, 166).

Die in Überflutungstoleranten Arten auftretende Anreicherung von MDH scheint für eine Malatbildung über den PEP, Oxalacetat-Weg zu sprechen (31 - 36). Malat ist als Zwischenprodukt des TCC für die Pflanze auch in relativ hoher Konzentration nicht

schädlich. Die Überflutungstoleranz der von Crawford (31) geprüften Arten besteht demnach darin, bei Bedarf Enzyme zu synthetisieren, die eine Umschaltung von Athanol- auf Malatproduktion bewirken.(3)

Abb.5 Möglichkeiten der anaeroben Glucoseverwertung



In den folgenden Untersuchungen soll festgestellt werden, ob Pflanzen auf staunassen Böden ein der Überflutungstoleranz vergleichbares Phänomen aufweisen und ob dieses dann zu Aussagen über den Bodenwasserhaushalt herangezogen werden kann.

2.1.5.3 Aminosäurehaushalt

Die Synthese der Aminosäuren erfolgt durch Anlagerung von NH_3 an Ketosäuren mit Hilfe von **Enzymen**. Unter Wasserabspaltung entsteht hierbei eine Iminosäure, die enzymatisch unter Mit Hilfe von $NADH_2$ zu einer Aminosäure reduziert wird (115, 182). Der Vorgang wird als reduktive Aminierung bezeichnet und stellt die primäre Biosynthese der Aminosäuren dar. NH_3 wird durch die Pflanze in Symbiose lebende Mikroorganismen (N_2) oder durch die Pflanze selbst aus NO_3^- reduziert bzw. auch als NH_4^+ -Ion direkt aus dem Boden aufgenommen.

Nachstehende Ketosäuren werden am häufigsten zu Aminosäuren aminiert (115, 182).

Pyruvat (BTS)	-	Alanin
α -Ketoglutar säure	-	Glutamin
Oxalacetat	-	Asparaginsäure
Glyoxylsäure	-	Glycin

Es können aber auch andere Aminosäuren direkt gebildet werden. Steward und Pollard (161) beschreiben mehr als 30 verschiedene Ketosäuren mit ihren analogen NH_2 -Verbindungen. In der Regel verläuft die Aminosäuresynthese durch Transaminierung. Man versteht darunter die Übertragung von NH_2 -Gruppen schon vorhandener Aminosäuren und Amide auf Ketosäuren durch Transaminasen (Tra).

Pyruvat (BTS) und Glutaminsäure reagieren unter katalytischer Einwirkung einer Transaminase zu Ketoglutar säure und Alanin.

Neben mehr als 50 Aminosäuren, die im pflanzlichen Material nachgewiesen werden konnten (161), bilden sich verschiedene Amide. Sie entstehen durch Anlagerung von NH_3 an Aminosäuren unter ATP-Verbrauch.

Die Aufgabe des Systems Aminosäure - Amid besteht darin, NH_3 , welches bei Anreicherung in der Zelle toxisch wirkt, zu binden und es bei Bedarf wieder zur Verfügung zu stellen (Puffer- und Speicherwirkung).

Zur Amidbildung kommt es immer dann, wenn nicht genügend Kohlenstoffskelette (Ketosäuren) zur Bindung des NH_4^+ -Ions vorhanden sind (gestörte Photosynthese) (115, 182).

Die aus den am Anfang des organischen N-Stoffwechsels stehenden Aminosäuren Asparaginsäure und Glutaminsäure hervorgehenden Amide, Asparagin und Glutamin sind als wichtige Speicher-, Transport- und Entgiftungsformen des Stickstoffs bekannt (115).

Durch Decarboxylierung von Aminosäuren entstehen Amine (79, 115). Aminosäuremoleküle werden enzymatisch über Peptidbindungen zu Peptiden bzw. Proteinen verknüpft.

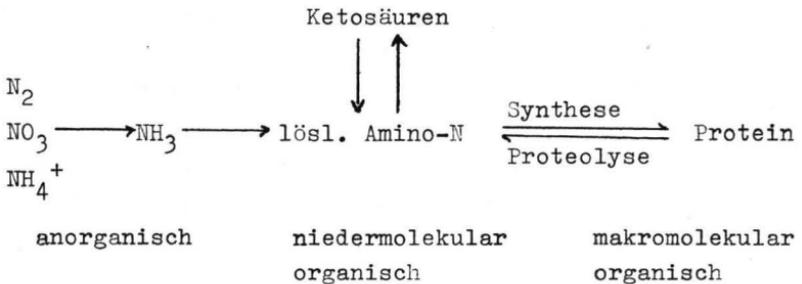
Aminosäuren, Amide und Amine werden als nicht eiweißartige N-Fraktionen (NPN) bezeichnet.

Der Gehalt der NPN-Fraktion in den einzelnen pflanzlichen Organen unterliegt Schwankungen. Junge, noch in der Entwicklung

befindliche Teile weisen einen höheren Gehalt auf als reife voll entwickelte Organe. In absterbenden Geweben hingegen lässt sich ein Wiederanstieg infolge Proteolyse verzeichnen. Zur Bildung von Reserveproteinen wandert NPN bei der Reife aus den Blättern in Früchte und Samen. In Blättern kann zeitweilig Eiweißsynthese und Abbau gleichzeitig beobachtet werden, ohne daß zwischen beiden Reaktionen eine direkte Verbindung besteht. Die Abbau- bzw. Syntheseprodukte werden durch ableitende bzw. zuleitende Gefäße transportiert, die in der Wurzel zusammentreffen (45, 115).

Daraus erklärt sich der relativ hohe Gehalt an löslichen Aminoverbindungen in der Wurzel.

Zwischen der organischen und anorganischen N-Fraktion in der Pflanze besteht nach Mengel (115) folgender Zusammenhang:



Aminosäuren und Amide stellen danach ein Zwischenglied bei der Umwandlung von anorganischen N-Verbindungen zum Protein dar. Die Umwandlung von Protein zur löslichen N-Fraktion ist reversibel. Eine Rückbildung von anorganischem N aus niedermolekularem, organischem N ist für die Pflanze nicht durchführbar. NH_3 -Zulieferung, Ketosäureangebot (KH-Stoffwechsel) und Proteinsynthese beeinflussen den Gehalt der löslichen N-Fraktion in folgender Weise:

- Steigendes NH_3 -Angebot - Zunahme der NPN-Fraktion
- Behindertes Ketosäure-Angebot - Vermehrte Säureamidbildung
- Hohes Ketosäure-Angebot - Vermehrte Aminosäurebildung
- Behinderte Proteinsynthese - Zunahme der NPN-Fraktion

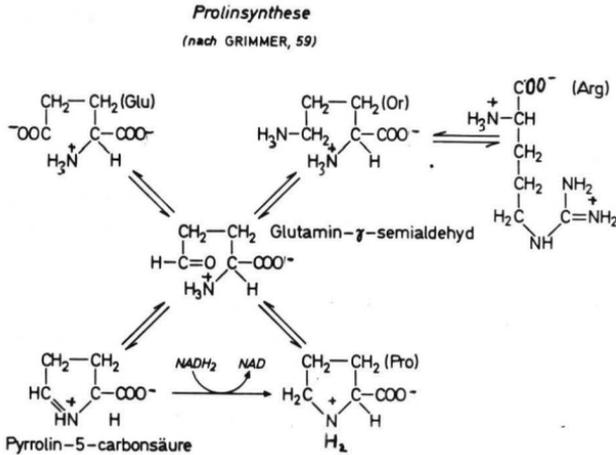
Diese Zusammenhänge, sowie die in der Abb. 1 dargestellten Verknüpfungen machen die NPN-Fraktion zu einem empfindlichen

Indikator für Veränderungen der ökologischen Bedingungen (86, 134). Die Veränderungen wirken sich hauptsächlich auf das quantitative Verhältnis der einzelnen Aminosäuren zueinander oder in einer Zu- oder Abnahme der Gesamtmenge der NPN-Fraktion aus. Qualitative Unterschiede kommen meistens durch An- oder Abwesenheit der Amide zum Ausdruck (7).

So kann nach verstärkter CO_2 -Dunkelfixierung durch die Wurzeln eine zunehmende Aktivität der NPN-Fraktion besonders der Aminosäuren (Asn) nachgewiesen werden (75, 158). Mit abnehmender Bodenfeuchte und damit zunehmendem Wasserstreß für die Pflanze erniedrigt sich die Photosyntheserate. Die Produktion von Kohlenhydraten (Ketosäuren) für die Aminosäuresynthese sinkt ab, eine Anreicherung der Amide ist die Folge (7, 132). Eine Anreicherung der Amide tritt ebenfalls ein, wenn die Photosyntheserate durch Lichtmangel erniedrigt wird (Asn im Spargel). Die wechselseitige Beeinflussung der durch Gleichgewichtsreaktionen verbundenen Stoffwechselwege und die gleichgerichtete Wirkung verschiedener Faktoren erschwert die eindeutige Zuordnung von ökologischen Ursachen und physiologischer Wirkung.

Das Vorhandensein eines spezifischen Indikators für Änderungen im Wasserhaushalt von Boden und Pflanze wird durch Anstieg des Aminosäuregehaltes in welkenden bzw. absterbenden Pflanzenmaterial festgestellt (7, 45, 130-131). Ursache dafür sind Proteolyse und eingeschränkte Synthese. Besonders intensiv reagiert hierbei das Prolin, welches in optimal wasserversorgten Pflanzen nur in Spuren nachweisbar ist (7, 30, 160). Barnett (7) erklärt dieses mit einer verzögerten Transformation des Prolins bei Wassermangel, während gleichzeitig seine Synthese aus Glutaminsäure bzw. Ornithin unverändert bleibt (161).

Abb. 6



Diese spezifischen Eigenschaften des Prolins, die Wasserbilanz der Pflanze zu charakterisieren, von Palfi (130-131) auf trockenen Standorten zur Erfassung des Wasserbedarfs benutzt, soll deshalb u.a. im folgenden dazu dienen, mit Hilfe physiologischer Kriterien Aussagen über die Wasserbilanz von Pflanzen stauwasser Standorte zu machen.

2.1.5.4 Schwermetallhaushalt

Die Untersuchungen über den Schwermetallstoffwechsel der Pflanzen auf staunassen Böden beziehen sich hier besonders auf die Elemente Mangan und Eisen, da diese auf Standorten mit vom Wasserhaushalt abhängigen, wechselnden Redoxpotentialen einer besonders ausgeprägten Dynamik unterliegen und deshalb der Mangan- und Eisengehalt der Pflanze beeinflusst wird (Grundlagen biologischer Methoden zur Ermittlung der Nährstoffbedürftigkeit).

Der Manganstoffwechsel

Von den höheren Pflanzen wird Mangan als zweiwertiges Ion (Mn^{2+}) aus der Bodenlösung aufgenommen. Dieser "lösliche" Anteil wird ständig durch austauschbares Mangan, das mit der Bodenlösung im Gleichgewicht steht, ergänzt. Wurzelwachstum und physiologische

Eigenschaften der Wurzel (Ausscheidung reduzierender organischer Substanzen) (113, 145) ermöglichen es der Pflanze, bis zu einem gewissen Grade auch höherwertige Manganverbindungen zu erschließen (25, 77, 91, 106).

Das pflanzenverfügbare Mangan wird als Aktivmangan bezeichnet (46, 47, 147, 177). Bei der Manganaufnahme kommt es zu Beeinträchtigungen durch andere Nährelemente. Hierbei sind Ionenkonkurrenz um Trägersysteme bei der aktiven Stoffaufnahme (Ionenantagonismus), Beeinflussungen der Löslichkeit und Wertigkeit durch Änderung von ROP und Acidität zu nennen.

Das aufgenommene Mangan geht leicht in eine schwerbewegliche Form über, wodurch seine ungleichmäßige Verteilung innerhalb der einzelnen Organe zu erklären ist (27, 178). Aus der unbeweglichen Phase kann es nur durch pH-Änderung oder Elektrolytzugabe befreit werden. Das geschieht aber nur, wenn im Substrat kein lösliches Mangan mehr vorhanden ist (Regulationsmechanismus, Adaptation). In peripheren Zellen kommt es bei Mn-Überschuß zu MnO_2 -Ablagerung (91).

Die physiologische Wirksamkeit des Mangan ist vielfältig. Grundsätzlich kann zwischen einer unspezifischen und spezifischen Wirkungsweise unterschieden werden. Unspezifisch vermag Mn^{2+} ähnlich wie Mg^{2+} zahlreiche Enzyme zu aktivieren (105). Bei der Glykolyse und Reaktionen, die mit Phosphatübertragungen gekoppelt sind, ist Mg^{2+} das aktivere Ion, bei den Enzymen des TCC (Beteiligung an Decarboxylierungsvorgängen) (70, 91) ist die Aktivierung durch Mn^{2+} wirkungsvoller als durch Mg^{2+} .

Durch unspezifische Aktivierung der Enzyme für die Aminosäuresynthese nimmt Mangan eine wichtige Stellung im Eiweißstoffwechsel ein (105, 106).

Die spezifischen Eigenschaften des Mangans bei der Enzymaktivierung beruhen auf seiner Fähigkeit zur leichten Abgabe bzw. Aufnahme von Elektronen (Valenzwechsel).

Mangan ist als endogener Elektronendonator im Photosystem II der Photosynthese beteiligt (69). Manganmangel führt zu verminderter Aktivität des Sauerstoff erzeugenden Systems (Hill' Aktivität im Photosystem II).

Aus dem Mn-Bedarf im Stoffwechsel ergibt sich der wechselnde Gehalt im Pflanzenmaterial. Er unterliegt in Abhängigkeit von Standort und Pflanzenart, sowie den zwischen ihnen bestehenden Wechselwirkungen großen Schwankungen (91, 110). Junge Pflanzen oder Pflanzenteile mit hoher Stoffwechselaktivität zeigen einen höheren Gehalt als ältere. Speicherorgane sind relativ manganarm. Nach Boresch (zit. in 91) ist ein Einfluß des Zellsaftes der Pflanzenwurzeln auf den Mangangehalt zu beobachten. Pflanzen mit saurem Zellsaft (Rumex-, Oxalis- und Sedumarten) enthalten demnach **relativ große Mengen Mangan**.

Pflanzen auf sauren Standorten weisen ebenfalls **relativ hohe mn-**Gehalte auf, die unter Umständen toxisch sein können (48, 110, 124, 178). Bestätigt werden diese Beobachtungen durch Schacht-schabel (145) und Fink, die nachweisen konnten, daß die Dörrfleckenkrankheit (Mn-Mangelerkrankung **auf sauren Standorten nach Aufkalkung** besonders bei Hafer) um so eher auftritt, je geringer der Aktiv-Mangengehalt im Boden ist.

Mit hohen Mangangehalten im pflanzlichen Gewebe ist dann zu rechnen, wenn im Boden, neben einem großen Manganvorrat (Gesamt-mangengehalt), hohe Bodenacidität und starkes Reduktionsvermögen (niedriges ROP) zu einer Anreicherung leicht löslicher Manganverbindungen führen wie dieses auf staunassen Mineralböden zeitweilig der Fall ist (91).

Der Eisenstoffwechsel

Der Eisenbedarf der Pflanzen kann aus anorganischen und organischen Verbindungen gedeckt werden, in denen Eisen in zwei- oder dreiwertiger Form (Ionenbindung oder als Komplex gebunden) vorhanden ist (106). Dabei ist die Eisenaufnahme aus der Ionenform, vor allem als Fe^{2+} , höher als aus der Komplex gebundenen Form (2, 26, 72, 136).

Die Bedeutung der Chelate im Schwermetallstoffwechsel besteht überwiegend darin, Eisen in löslicher Form zu halten. Pflanzeneigene Chelatoren (Wurzelausscheidungen) spielen hierbei eine entscheidende Rolle (113, 145). Die Verfügbarkeit des Eisens wird durch Ionenkonkurrenz ebenfalls zur Chelatbildung neigender Elemente eingeschränkt (86). Von

größerer Bedeutung für die Verfügbarkeit sind sicher Fällungs- und damit Festlegungsprozesse durch veränderte Löslichkeitsbedingungen durch ROP und Aciditätswechsel. (179)

Stark saure Böden neigen zur Bildung von unlöslichen Eisenphosphaten und bzw.-humaten, in alkalischen Böden (pH 7) sind es Oxidationsprozesse, die das Eisen in eine nichtaufnehmbare Form überführen (Kalkchlorose) (16, 106). Die Beweglichkeit in der Pflanze wird durch die gleichen Faktoren, die auch die Aufnahme beeinflussen, reguliert (16, 75, 86, 136, 157).

Als Bestandteil von Wirkungsgruppen verschiedener Enzyme ist Eisen an zahlreichen stoffwechselphysiologischen Prozessen beteiligt. So ist es wichtiger Bestandteil der Atmungskettenenzyme, die als Elektronenüberträger bei der Endoxidation des Wasserstoffs dienen (Cytochrom b und c, Cytochromoxidase, Cytochrom a - Warburgsches Atmungsferment, Peroxidase und Katalase) (79, 115). Erhöhte Citrat- und Malatmengen in Eisenmangelpflanzen lassen auf eine Mitwirkung des Eisens bei der Enzymaktivierung im TCC schließen (70, 78, 86).

Bei der Photosynthese übertragen eisenhaltige Enzyme (Ferredoxin) die während der zweiten Lichtreaktion freigesetzten Elektronen auf Pyridinnucleotide (NADP). An der Elektronenübertragung zwischen den beiden Reaktionssystemen I und II sind Cytochrome beteiligt (59, 79).

Der Eisengehalt von Pflanzen kann in weiten Grenzen schwanken. Gesunde Pflanzen weisen gleichmäßig verteilt im Blatt- und Stengelmaterial 100-200 ppm Fe auf. Höhere Konzentrationen finden sich in meristematischen Geweben (hohe Stoffwechselaktivität). Ältere Pflanzenteile enthalten größere Mengen als jüngere (106). Reserve- und Stützorgane sind eisenarm. Der Eisengehalt der Pflanze ist stark abhängig von der Fe-Verfügbarkeit im Boden. In alkalischen ($> \text{pH } 7$) und stark sauren ($< \text{pH } 4$) Böden treten Eisenmangelerscheinungen an Pflanzen auf (106). Staunässe bewirkt Anreicherung pflanzenverfügbaren Eisens und damit erhöhte Fe-Gehalte in der Pflanze, die vereinzelt zu Toxizität führen können (19, 106).

Nach Chapman (28) und Williams (178) besteht eine gute Korrelation zwischen der Intensität der Mangelsymptome und

dem Eisengehalt der Pflanze (106). Der Gesamteisengehalt der Pflanze kann deshalb als Maß für die Eisenversorgung betrachtet werden. (169)

In den folgenden Untersuchungen soll versucht werden mit Hilfe des Eisengehaltes in Boden und Pflanze Aussagen über den Stauungsgrad des betreffenden Bodens zu machen.

2.1.6 Standortwert und Verbesserung

Bei Wasserüberschuß ist die Beeinträchtigung des Pflanzenwachstums weniger auf die direkte Einwirkung des Wassers, als indirekt auf einen gestörten Wärme-, Luft- und Nährstoffhaushalt zurückzuführen. Die aktuellen ökologischen Verhältnisse, die im folgenden noch einmal zusammengefaßt dargestellt werden, ergeben sich als Summeneffekt aus den beschriebenen physiologischen und bodendynamischen Prozessen (vegetations-, klima- und substratabhängig). Der gestörte Wärmehaushalt verursacht eine effektive Verkürzung der Vegetationsperiode.

Wichtigste ökologische Folge des gestörten Wasser- Luft-Haushaltes ist der gehemmte CO_2/O_2 Gasaustausch. Sauerstoffgehalte < 10% in der Bodenluft hemmen das Wurzelwachstum und die mikrobielle Aktivität, die aktive Stoffaufnahme sowie die Bildung von Wachstumsregulatoren durch die Wurzel.

Gehemmtes Wurzelwachstum begrenzt die Ausnutzung der Nährstoffvorräte infolge Verminderung der durch Diffusion (vorwiegend PO_4^{3-} , NH_4^+ , K^+), transpirationsbedingter Massenströmung (Ca^{2+} , NO_3^- , Cl^-) und "Zwei-Phaseneffekt" verfügbaren Nährelemente (114).

Wasserversorgung und die Standfestigkeit von Bäumen (Windwurf) werden ebenfalls von der Durchwurzelungstiefe beeinflusst. Besonders in Zeiten von Wasserüberschuß ausgebildete Wurzelsysteme reichen in Trockenzeiten nicht für die Wasserversorgung aus (174).

Sauerstoffmangel beeinträchtigt den Energiehaushalt der Pflanze. Die energieabhängige aktive und selektive Aufnahme von K^+ und PO_4^{3-} wird zu Gunsten der unspezifischen Aufnahme von Na^+ bzw. Cl^- verschoben.

In den Wurzelspitzen befindet sich ein Teil der Bildungszen-

tren für Wachstumsregulatoren. Bei Sauerstoffmangel stellen diese ihre Produktion ein, ein gehemmtes Sproßwachstum (Gibberellin) und Chlorosen (Cytokinin) sind die Folge (114). Kohlendioxidgehalte $> 2\%$ in der Bodenluft wirken hemmend auf das Wurzelwachstum (gestörter Konzentrationsausgleich zwischen Wurzel und Substrat), es treten die für Sauerstoff beschriebenen Folgen ein.

Von besonderer ökologischer Bedeutung ist die Veränderung der Pflanzenverfügbarkeit der Mineralstoffe in Abhängigkeit vom ROP.

Es kann hierbei zwischen direkt redox-abhängigen (Fe, Mn, N, S: diese reagieren mit Valenzwechsel) und indirekt abhängigen Elementen (P, Ca, Al: reagieren pH-abhängig zu schwer löslichen Verbindungen) unterschieden werden. (175)

Mit sinkendem ROP werden Eisen und Mangan aus schwer löslichen höherwertigen Verbindungen zu pflanzenverfügbarem Fe^{2+} bzw. Mn^{2+} reduziert.

Die Verfügbarkeit von Stickstoff wird durch gehemmte Nitrifikation, bei langanhaltender Naßphase durch Denitrifikation herabgesetzt.

Die tatsächlichen Verhältnisse ergeben sich als Summeneffekt aus den beschriebenen physiologischen und bodendynamischen (substrat-, vegetations-, klimaabhängig) Prozessen.

So steigt z.B. die Verfügbarkeit von P und K zunächst mit der Durchfeuchtung (Diffusion), die Aufnahme rate verringert sich jedoch mit abnehmendem Sauerstoffgehalt (energieabhängige aktive Aufnahme).

Bei anhaltender Vernässung (Stagnogley) entweicht N_2 aus dem Boden, Fe^{2+} und Mn^{2+} verlagern sich in tiefere Bodenschichten (Naßbleichung). Scharfer Wechsel zwischen Austrocknung und Vernässung bewirkt eine Festlegung von Phosphaten, Eisen und Mangan in schwer löslichen Konkretionsoxiden (1,144).

Deshalb kommt dem Bodenwechselklima bei der ökologischen Bewertung staunasser Standorte entscheidende Bedeutung zu.

Der ökologische Wert solcher Böden wird durch die Dauer der Feuchtphase während der Vegetationsperiode bestimmt (144).

Stauanasse Standorte mit langer Naßphase, kurzer Feucht- bzw. Trockenphase gelten als physiologisch flachgründig und sind nur für Pflanzen mit oberflächennaher Hauptwurzelzone und hoher produktiver Verdunstungsleistung geeignet.

Diese Böden werden deshalb vor allem als Grünland- und Waldstandorte genutzt und sind meliorationsbedürftig.

Bei verlängerter Feuchtphase ist eine intensive Weidenutzung möglich (100).

Böden mit langer Feuchtphase zeichnen sich durch einen ausgeglichenen Wasser- Lufthaushalt, eine günstige Nährstoff- und Wärmedynamik sowie eine gute Durchwurzelung aus. Derartige Böden können ackerbaulich genutzt werden. Sie sind nicht meliorationsbedürftig (81).

Auf Standorten mit kurzer Naß- bzw. Feuchtphase und langer Trockenphase ist eine Ackernutzung nur mit Einschränkung möglich. Unter Ausnutzung der Winterfeuchte können Pflanzen angebaut werden, deren maximaler Wasserbedarf nicht in der Trockenphase liegt (Winterung) (100) oder die Trockenheit vertragen.

Da auf diesen Standorten die Naßphasen meistens im Jugendstadium der Pflanzen eintreten, kommt es häufig zu Ertrags- einbußen, die eine Melioration erforderlich machen.

Neben den Kulturpflanzen treten auf staunassen Böden unter anderem folgende typische Zeigerpflanzen bzw. Pflanzengesellschaften auf (41-43, 20, 128, 153):

a) Flachwurzler

Ranunculus repens, *Mentha arvensis*, *Stachis palustris*,
Potentilla anserina, *Agrostis stolonifera*, *Equisetum*
silvaticum, *Rorippa silvestris*, *Poa trivialis*

b) Tiefwurzler

Tussilago farfara, *Polygonum amphibium*, *Equisetum arvense*,
Rumex crispus, *Symphytum officinale*, *Deschampsia caespitosa*

Hierbei erweisen sich die Tiefwurzler auf Standorten mit ausgeprägten Trockenphasen als besonders konkurrenzfähig.

Beim Auftreten dieser Arten tritt eine Ertragseinbuße nicht nur durch Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe sondern auch durch Qualitätsminderung des Erntegutes (z.B. Ranunculus repens in Grassilage oder Heu) ein.

Grundsätzlich ist auf allen staunassen Standorten, außer denen mit langer Feuchtphase, mit erschwelter Bodenbearbeitung bei gleichzeitiger Gefahr sekundärer Staunässebildung durch Pflugschollen sowie Ertragsunsicherheit durch unzureichende Ertragsleistung und Qualitätsminderung zu rechnen (100, 137).

Zur Sicherung der Ertragsleistung hat auf den als meliorationsbedürftig beschriebenen Standorten eine Bodennutzung durch Anpassung der Kulturpflanzen an den Standort stattgefunden. Eine nachhaltige Sicherung ist jedoch nur über eine nachhaltige Standortverbesserung zu erreichen.

Standortverbesserung staunasser Böden bedeutet primär die Schaffung einer ausgeglichenen Wasser- Luftdynamik durch Erhöhung der Speicherkapazität und der hydraulischen Leitfähigkeit im Wurzelraum der Pflanze.

Dieses läßt sich mit Hilfe folgender Meliorationsverfahren erreichen, die sich vor allem in ihrer Auswirkung auf den Wasser- Luft-Haushalt unterscheiden (17,29,57,58,60,81,89,112, 122, 137, 151, 155).

Auswirkungen:

- a) primär Verbesserung des Wasser- Luft-Haushalts durch
(mechanisch) 1. Dränung (Rohr- bzw. Erddränung, Moorschlitzung)
2. Tiefumbruch
3. Tiefenlockerung
- b) sekundär Gefügebildung durch
(chemisch- 1. Düngung (Meliorationsdüngung, Tiefendüngung)
biologisch) 2. Wurzelhumusakkumulation (Anbau wurzelaktiver Zwischenfrüchte mit Tiefendüngung nach Lockerung)
- c) tertiär Gefügestabilisierung und -erhaltung durch
(chemisch- 1. Tiefenkalkung
mechanisch) 2. schonende Bodenbearbeitung (Zeitpunkt)

Die Anwendung der angeführten Maßnahmen richtet sich nach den bodengenetischen Ursachen, nach der Erscheinungsform (Stauwasser, Haftnässe), nach Lage und Mächtigkeit der Stauzone bzw. des Staukörpers, nach Gefügestabilität und klimatischen Verhältnissen.

Nach Müller (122) sollten auf den verschiedenen Staunässeböden folgende Methoden zur Anwendung kommen.

Stauwasser- Pseudogley ($A_h - S_w - S_d$)

Rohrdränung wenn $LK \geq 10$ Vol% bei FK bzw. Staukörper > 60 u. GOF und zeitweilig positiver klimatischer Wasserbilanz.

Berechnung der Dränabstände nach Hooghoudt bzw. Beers (4, 5, 122). Liegt der Staukörper < 60 cm u. GOF, zu geringe Dränabstände erforderlich, Dränung ökonomisch nicht vertretbar, deshalb Erddränung oder Tieflockerung. Bei Illuvialhorizonten Tiefumbruch.

Haftnässe- Pseudogley ($A_h - S_k - S_k - IIC$)

Tiefenlockerung mit gefügestabilisierender Kalkung und Zwischenfruchtbau. Tiefumbruch, wenn im Untergrund tonreiche Schichten.

Schonende ackerbauliche Maßnahmen (Pflugfurche in optimalen Feuchtezustand).

Stauwasser- Haftnässe- Pseudogley ($A_h - S_{wk} - S_d$)

Die Staunässe ist hier nur durch kombinierte Meliorationsmaßnahmen zu beseitigen, wobei durch Dränung nach den beim Stauwasser- Pseudogley berücksichtigten Gesichtspunkten das Stauwasser, durch Tieflockerung bzw. Umbruch die Haftnässe zu beseitigen ist.

Entscheidend für den Erfolg der Maßnahmen ist der Anwendungszeitpunkt (trockener Boden).

Allgemein muß sich eine nachhaltige Bodenverbesserung in erster Linie gegen die, die Standortungunst hauptsächlich verursachenden Faktoren, richten (89).

Die Meliorationsmaßnahmen sind deshalb auf Böden, die sich mit den derzeitigen Bodenbildungsfaktoren im Gleichgewicht befinden, gegen diese aktuellen Faktoren zu richten (Tiefumbruch und Meliorationskalkung bei aktueller Tonverlagerung in Para-

braunerde- Pseudogleyen. Schonende Bearbeitung bei mech. Verdichtungen und auf Sandmischkulturen).

Repräsentieren Böden auf Grund ihres Beharrungsvermögens eine vergangene Faktorenkombination, dann wird der Meliorationserfolg durch die aktuellen bodengenetischen Faktoren unterstützt.

Die gleichzeitige Anwendung mehrerer verschiedener Meliorationsmaßnahmen zur Verbesserung des Meliorationseffektes wird als komplexe Melioration bezeichnet.

3 GRUNDUNTERSUCHUNGEN

Es erfolgt eine Aufführung nur der bodenphysikalischen, bodenchemischen und pflanzensoziologischen Untersuchungsmethoden, die zur Beschreibung der Standorte herangezogen werden.

3.1 Bodenphysikalische Untersuchungen

- a) Porengrößenverteilung nach Sekera (bis pF 2,2), Dolgov (pF 3-3,5) und Richards (pF 4,2) (5, 99).
- b) Substanzvolumen nach Segeberg (zit. in 5).
- c) Korngrößenverteilung nach Vorbehandlung mit H_2O_2 und $Na_4P_2O_7$ nach Köhn (zit. in 64).
- d) Gesättigte Wasserleitfähigkeit K_f mit fallendem Gradienten nach Methode Petzenkirchen (zit. in 5).

3.2 Bodenchemische Untersuchungen

- a) N-Bestimmung nach Kjeldahl (zit. in 148).
- b) C-Bestimmung nach Wösthoff.
- c) P- und K-Bestimmung nach Egner-Riehm (Doppellaktat) (165).
- d) Mn^{2+} als Aktivmangan nach Fink (46,143).
- e) Fe^{2+} als $AlCl_3$ -lösliches Eisen nach Ignatieff (74).
- f) pH in N KCl (71,148).

3.3 Pflanzensoziologische Untersuchungen

- a) Methode nach Braun-Blanquet (20).

4 BESCHREIBUNG DER VERSUCHSSTANDORTE

Die Beschreibung der Versuchsstandorte erfolgt nach Feldansprache und ergänzenden Laboruntersuchungen.

4.1 Freilandversuche

a) Versuchsstandort Wasserhorst

Der Versuchsstandort liegt im Ortsteil Bremen-Wasserhorst ca. 300 m südwestlich der Hofstelle Garbade, die sich unmittelbar am Wümedeich befindet (TK 25, 2818, Blatt Lesum, HW 92, RW 83,5). Die Geländeoberfläche des Versuchsfeldes beträgt + 0,5 m N.N. Das Gelände ist eben und fällt vom Wümedeich in westlicher Richtung. Die Wüme hat hier gezeitenabhängig ein Versumpfungsmoor (Niedermoor) mit Schlickdecken bis zu 1 m Mächtigkeit überdeckt.

Es handelt sich um ein überschlicktes Niedermoor (Moormarsch) im Übergang zur Flußmarsch. Unter der anmoorigen bis stark humosen Schlickdecke (4-8 dm) steht durchweg stark bis sehr stark zersetzter Schilfseggen- bzw. Erlenbruchwaldtorf an. Die Moormächtigkeit beträgt zwischen 4-5 m. Der mineralische Untergrund besteht vorwiegend aus Fein- und Mittelsand (Talsand).

Im einzelnen wird folgender Profilaufbau festgestellt (Abb. 6)

A_h	0-10 cm Tiefe	sehr stark durchwurzelter (Wurzelfilz) anmooriger schluffiger Ton
S_k G_o	10-19 cm "	gut durchwurzelter, sehr stark eisen-schüssiger, schluffig-feinsandiger Ton von polyedrisch-prismatischem Gefüge
	19-32 cm "	mäßig durchwurzelter, schwach eisenhaltiger feinsandiger Ton von polyedrisch-prismatischem Gefüge
	32-43 cm "	schwach durchwurzelter, eisenschüssiger stark humoser bis anmooriger Ton (maximale Durchlüftungstiefe)
G_r	43-75 cm "	stark humoser bis anmooriger Ton mit fossilen Pflanzenresten angereichert
	75 cm "	stark durchschlickter, stark zersetzter, holzreicher Schilf-Seggentorf (Erlenbruchwaldtorf) H 9 - 7

Es handelt sich um den Bodentyp Moormarsch, welcher trotz Grundwassernähe typische Merkmale eines (sekundären) Pseudogleys trägt.

Im Sommer, bei abgesenktem Grundwasser, kommt es nach starken Niederschlägen zu völliger Wassersättigung im Haftnässeleiter (S_k). Bei ansteigendem Grundwasser wirkt die Schlickdecke (G_o)

Profil Wasserhorst Moormarsch

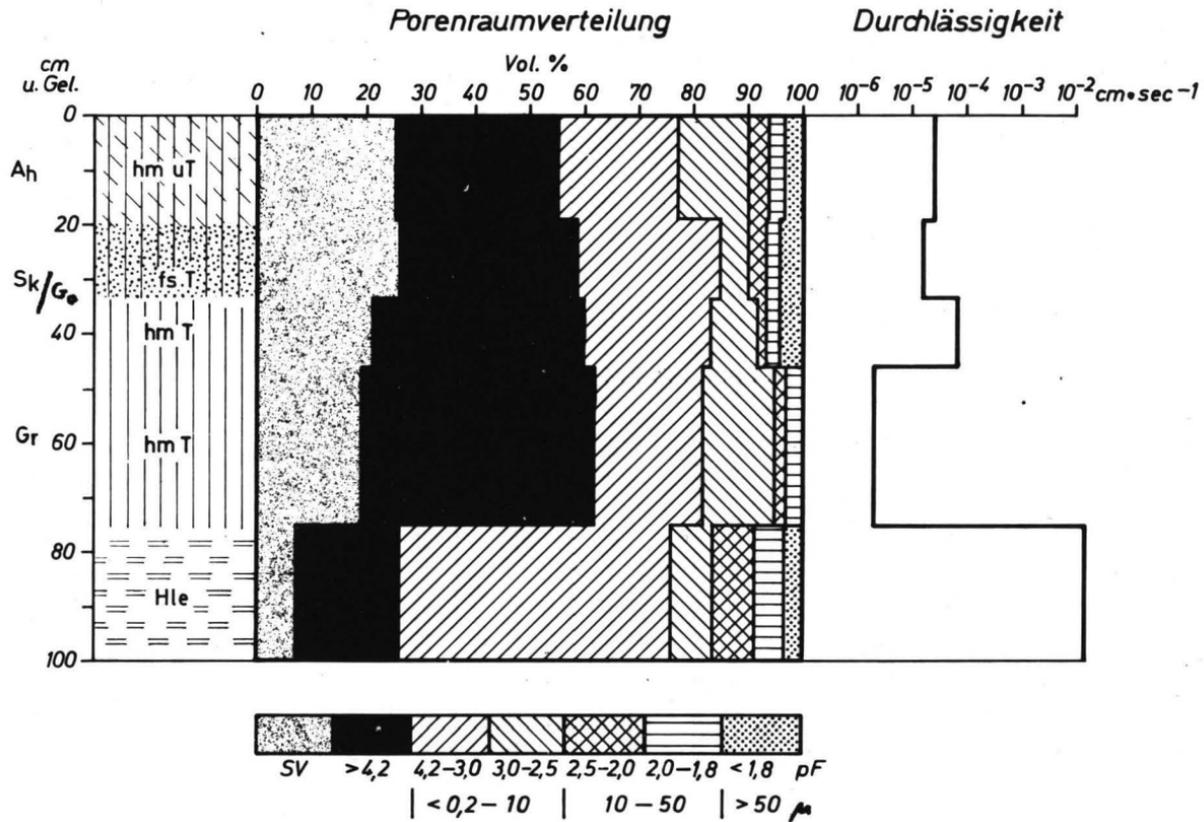


Abb. 7

als Grundwasserdeckfläche und zeitweise tritt gespanntes Grundwasser auf, was aber im vorliegenden Untersuchungszeitraum nicht nachgewiesen werden konnte.

Bodenphysikalische Untersuchungen

Abb. 7 zeigt neben dem Profilaufbau die Porenraumverteilung und Wasserleitfähigkeit des Moormarsch-Profils Wasserhorst. Deutlich zeigt sich, daß mit Zunahme des Totwasseranteils und Abnahme der nutzbaren Wasserkapazität ($nWK = pF 4,2 - 2,0$) bei fehlenden Poren $> 50\mu$ die Wasserleitfähigkeit (K_f) verschlechtert wird im Übergang SK/Gr-Horizont (40-75 cm u. GOK.). Unter der Schlickauflage nehmen im Bruchwaldtorf dränende Poren und nWK zu, der Totwasseranteil ab, was zu einer starken Erhöhung der Wasserleitfähigkeit führt.

Aus diesen Daten geht hervor, daß die Staunässe dieses Profils durch Haftnässe im Oberboden verursacht wird, sobald der Grundwasserspiegel absinkt.

Tab. 2

Bodenchemische Untersuchungen Wasserhorst 1971

cm u. GOF	Glüh- verl. Gew. %	pH	C % Ts	N % Ts	C/N	P ₂ O ₅	K ₂ O mg/100 ml	Mn ²⁺	Fe ²⁺
0-19	31,5	4,5	13,2	1,12	12	18	15	20	1,8
19-32	21,5	4,3	8,5	1,18	7			14	1,3
32-45	30,0	4,2	11,7	1,36	9			12	1,0
45-75	39,8	3,7	12,1	1,53	8			47	169,0

Der anmoorige, stark saure Moormarschboden kann mit Grundnährstoffen als gut versorgt bezeichnet werden.

Vergleicht man Glühverlust und den aus C % x 2 errechneten Gehalt an organischer Bodensubstanz, so wird der durch hohen Ton- und Metalloxidgehalt bedingte Fehler bei der Glühverlustbestimmung offenkundig. Der relativ hohe N-Gehalt - bezogen auf die organische Substanz $\sim 4\%$ - erklärt die Genese dieses Profils.

Nachstehend wird in Tab. 3 eine Übersicht über die an dem Versuchsstandort Wasserhorst vorkommenden Pflanzen gegeben. Es erfolgt gleichzeitig eine Eingruppierung nach ökologischen Feuchtegruppen (41).

Tab. 3

Pflanzensoziologische Beschreibung des Versuchsstandortes Wasserhorst im Versuchsjahr 1971

(Grünland, Weide, Neuansaat 1964)

Parzelle (\emptyset n = 10)	1	2	3	4
Durchschnittliche Feuchtezahl (FZ) n. <u>Ellenberg</u> (42)	3,6	3,5	3,6	3,8
<u>FZ 3</u>				
<i>Poa pratensis</i>	30	25	20	15
<u>FZ 3,5</u>				
<i>Festuca pratensis</i>	15	25	10	5
<i>Holcus lanatus</i>	15	25	15	15
<u>FZ 4</u>				
<i>Deschampsia caespitosa</i>	25	20	45	55
<i>Agrostis alba</i>	15	5	10	10
<u>FZ 5</u>				
<i>Alopecurus geniculatus</i>	+	+	+	+
<i>Glyceria fluitans</i>	+	+	+	+
<i>Carex gracilis</i>	+	+	+	+
<u>Indifferente Arten</u>				
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	+	+
<i>Trifolium repens</i>	+	+	+	+
<i>Cerastium caespitosum</i>	+	+	+	+
<i>Rumex acetosa</i>	+	+	+	+
<i>Potentilla anserina</i>	+	+	+	+
<i>Cardamine pratensis</i>	+	+	+	+

+ = vorhanden, Anteil wegen geringer Menge aber nicht schätzbar

Der Kommentar zur pflanzensoziologischen Aufnahme des Standortes Wasserhorst wird auf Seite 46 im Anschluß an die Beschreibung des Versuchsstandortes Henstedt als zusammenfassende ökologische Beurteilung beider Standorte gegeben.

Profil Henstedt Parabraunerde-Pseudogley

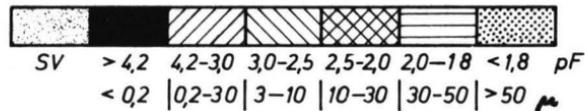
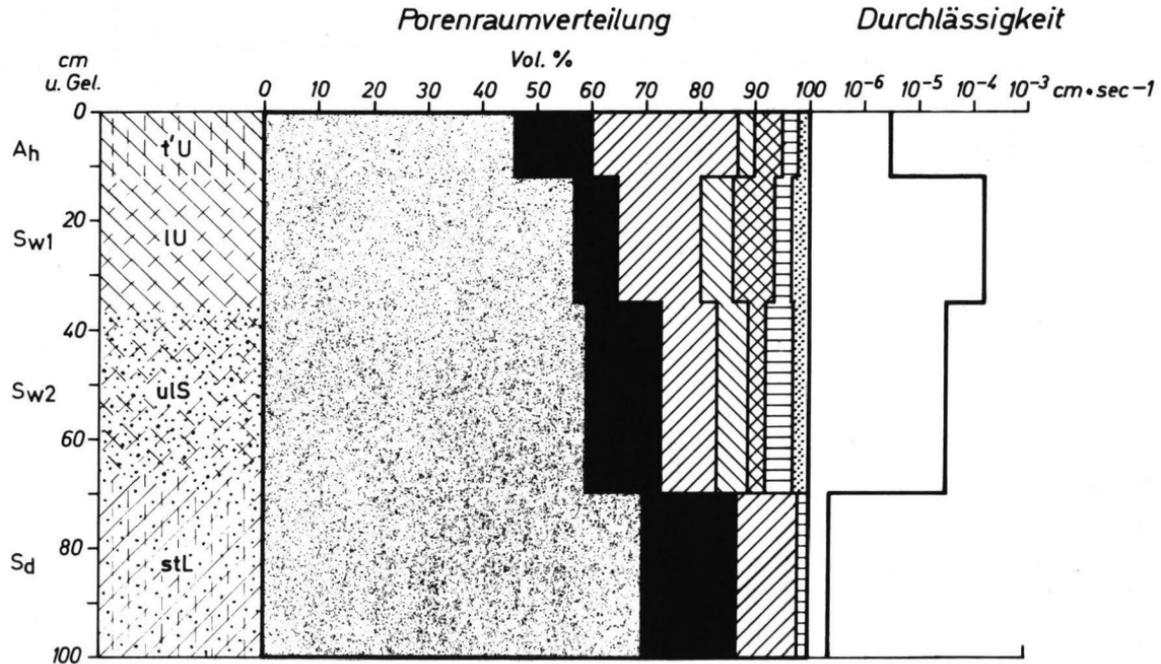


Abb. 8

b) Versuchsstandort Henstedt

Dieser Versuchsstandort liegt im Syker Flottsandgebiet (TK 25, 3118, Blatt Bassum HW 58, RW 88) etwa 2 km westlich der Ortschaft Henstedt auf einer Weide des Betriebes Ordes. Das Gelände ist hügelig, und erreicht eine mittlere Höhe von + 40 m N.N. Unter mächtigen Flottsandauflagen stehen verdichtete Geschiebelehme der Grundmoräne an.

Folgender Profilaufbau wurde festgestellt:

A_h	0-12 cm	gut durchwurzelter, stark humoser, toniger Schluff auch als humoser Flottlehm bzw. lehmiger Sandlöß bezeichnet von schwach krümeligem Gefüge
S_{w1}	12-35 cm	schwach durchwurzelter, eisenschüssiger, schwach humoser, lehmiger Schluff. Die durch Korngrößenanalyse bestätigte Tonanreicherung in diesem Horizont läßt auch eine Bezeichnung als B_t zu. Nach Austrocknung treten Schrumpfrisse auf und grobpolyedrisches Gefüge
S_{w2}	35-65 cm	eisenschüssiger, lehmiger Sand überwiegend in Einzelkorngefüge
S_d	65 cm	stark eisenschüssiger toniger Geschiebelehm, kohärent

Die Staunässe wird hier durch die geologische Entstehung erklärt (geologisches Schichtprofil). Es treten die typischen Kriterien eines Pseudogleys auf. Der Bodentyp ist wegen der Tonanreicherung im S_w , auch als Parabraunerde-Pseudogley zu bezeichnen.

Bodenphysikalische Untersuchungen

Porenraumverteilung und Wasserleitfähigkeit des Profils Henstedt werden in Abb. 8 dargestellt.

Eindeutig geht aus diesem Diagramm hervor, daß mit fortschreitender Bodentiefe Substanzvolumen und Totwasseranteil stark zunehmen und die nWK und dränenden Poren sich entsprechend verringern. Schon aus pF-Untersuchungen ist zunächst das Auftreten von Stauwasser an diesem Standort durch Verdichtung im Unterboden (Staukörper) zu erklären.

Tab. 4

Bodenchemische Untersuchungen Henstedt

cm u. GOF	Glüh- verl. Gew. %	pH	C % Ts	N % Ts	C/N	P ₂ O ₅	K ₂ O mg/100 g	Mn ²⁺	Fe ²⁺
0-12	9,5	5,6	5,5	0,62	9	5	31	17	2,9
12-35	1,6	5,6	0,4					8	2,2
35-65	1,5	5,4	0,1					6	3,2
65	1,0	4,8	0,09					13	22,0

Bei allgemein sehr geringem Humusgehalt - mit Ausnahme der Krume - ist auch dieses Profil schon ziemlich versauert und nur mit K₂O gut versorgt. Die Fe²⁺ und Mn²⁺-Gehalte kennzeichnen die Redox-Verhältnisse.

Tab. 5

Pflanzensoziologische Beobachtungen am Standort
Henstedt während des Versuchsjahres 1971

(Grünland, Dauerweide)

Parzelle (\emptyset n = 10)	1	2	3	4
Durchschnittliche Feuchtezahl (FZ)	3,8	3,8	3,9	3,9
<u>FZ 3</u>				
<i>Poa pratensis</i>	10	15	15	5
<u>FZ 3,5</u>				
<i>Festuca pratensis</i>	5	5	+	5
<i>Holcus lanatus</i>	10	5	+	5
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	+	+
<u>FZ 4</u>				
<i>Deschampsia caespitosa</i>	60	70	75	70
<i>Agrostis alba</i>	15	5	10	15
<u>FZ 5</u>				
<i>Alopecurus geniculatus</i>	+	+	+	+
<u>Indifferente Arten</u>				
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	+	+
<i>Trifolium repens</i>	+	+	+	+
<i>Cerastium caespitosum</i>	+	+	+	+
<i>Rumex acetosa</i>	+	+	+	+
<i>Potentilla anserina</i>	+	+	+	+
<i>Festuca rubra</i>	+	+	+	+
<i>Ranunculus acer</i>	+	+	+	+

Die pflanzensoziologische Ansprache beider Standorte nach Braun-Blanquet (20) zeigt, daß die Standorte trotz Unterschieden im geologischen Ursprung, in Bodenart- und -typ sowie in der Nährstoffversorgung eine sehr ähnliche Vegetation aufweisen, die im weitesten Sinne der Molinio- Arrhenatheretea-Grünlandgesellschaft zuzuordnen ist. Die mittleren Feuchtezahlen von 3,6 - 3,9 lassen ein frisch-feuchtes Grünland erkennen. Die überall, wenn auch sporadisch vorkommenden

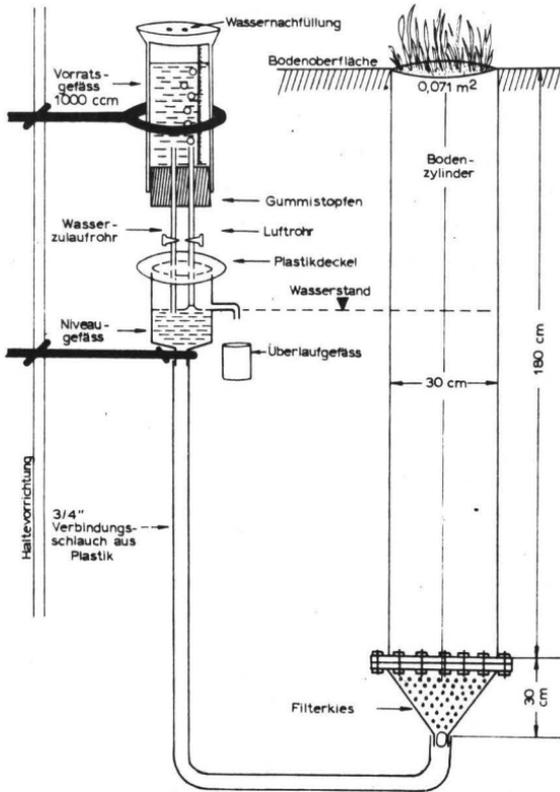
Nässezeiger *Glyceria fluitans* und *Alopecurus geniculatus* unterstreichen dieses. Dominierende Art ist Rasenschmiele (*Deschampsia caespitosa*). Ihr Massenvorkommen deutet nach Oberdörfer (128) folgende ökologische Verhältnisse an: „Verbreitung in nassen Wiesen und Wäldern, an Quellen, auf sicker- und grundfeuchten, nassen oder wechsellassen, nährstoff- und basenreichen, oft kalkarmen, mildmäßig sauren, sandig-steinigen oder reinen Lehm- und Tonböden (Gley-Pseudogley). Mullbodenpflanze, Quell- und Grundwasserzeiger, Halbschatten- und Lichtgras, Eschen- und Ahornbegleiter.“ Hieraus ist die große ökologische Amplitude dieser Art zu entnehmen. Wirklich gemieden werden nur nährstoffarme, trockene Standorte. Die Art zeigt sowohl Staunässe als auch fließendes Grundwasser an. In unserem Fall dürfte wohl mit größter Wahrscheinlichkeit Staunässe die Ursache sein. Durch das Auftreten der Arten *Ranunculus repens* und *Potentilla anserina* (Zeiger für Bodenverdichtung) wird diese Annahme unterstrichen.

4.2 Modellversuche

Die Modellversuche wurden an einer Lysimeterstation durchgeführt. Die Lysimeteranlage arbeitet nach dem Prinzip des Grundwasserlysimeters von Schendel (146), Abb. 9.

Abb. 9

Kieler Grundwasserlysimeter nach Schendel (146)



Mit Hilfe des variierbaren Grundwasserstandes in den Boden-säulen soll Staunässe simuliert werden. Der Grad der Ver-nässung (Staunässegrad) läßt sich indirekt durch den Grund-wasserspiegel beeinflussen. Es können definierte, kontrollier-bare Versuchsbedingungen geschaffen werden.

Die pflanzenphysiologische Wirkung dieser durch Grundwasser simulierten Staunässe dürfte der natürlicher Standorte ent-sprechen, da die Qualität des stagnierenden Grundwassers sehr ähnlich der des in seiner Zusammensetzung nur standortabhängi-gen Stauwassers ist (O_2 -arm, geringe fremdbürtige Inhaltsstoffe).

Abweichend von der Methode Schendel (146), die vorgefertigten PVC-Zylinder mit Boden zu befüllen, wird bei der Herstellung der übrigen acht Bodensäulen ein vom Institut für Bodenkunde Göttingen entwickeltes Verfahren angewendet (73).

Auf den Versuchsstandorten Wasserhorst und Henstedt werden jeweils vier Bodenmonolithe in natürlicher Lagerung und der Abmessung 30x30 x 120 cm aus dem umgebenden Boden herauspräpariert und mit einem Polyesterharz-Glasfaser-Gemisch beschichtet. Bei der Polymerisation geht diese Schicht eine enge Verbindung mit der angrenzenden Bodenschicht ein, so daß der für Bodenfeuchte- oder Kapillaritätsmessungen (Evapotranspiration) notwendige Kontakt Boden- Gefäßwand gewährleistet ist. Die Tensiometer sind seitlich in 15, 45 und 70 cm Tiefe bis in die Mitte des Bodenmonolithen reichend angeordnet (Abb. 10). Die derartig angefertigten Bodensäulen werden in einer grundwasserfreien Grube in einer Rasenfläche so aufgestellt, daß Oberkante Rasen mit Oberkante Bodensäule abschließt.

Das Bodenmaterial ruht auf einer 15 cm starken Filterkiesschicht. In der Unterseite der Bodensäule befindet sich ein durch ein Kupferdrahtgeflecht abgesperrter Auslauf. Der Auslauf mündet in 3/4" starke Plastikschläuche, die parallel zu einer Seitenfläche nach oben geführt werden. Der Wasserstand in dem Schlauch markiert den jeweiligen Grundwasserstand (kommuzierendes System). Dieser Wasserstand und damit der Grundwasserstand ist auf einfache Weise regulierbar.

Die Öffnung eines mit der Oberseite nach unten weisenden Meßzylinders wird mit einem zweimal durchbohrten Gummistopfen luftdicht verschlossen und senkrecht über dem Plastikschlauch angebracht. Aus dem Gummistopfen ragen zwei Glasröhrchen unterschiedlicher Länge in die Wasseroberfläche im Plastikschlauch (Boile-Mariotttsches System).

Wird nun Grundwasser kapillar durch Verdunstung verbraucht, so sinkt der Wasserspiegel im Schlauch, der Meniskus am kürzeren Rohr reißt ab, Luft gelangt in den Vorratsmeßzylinder. Entsprechend der verdunsteten Menge strömt Wasser durch das längere Röhrchen nach und stellt den Ausgangswasserstand wieder her. Die verbrauchte Wassermenge kann an einer Skala des Meßzylinders abgelesen werden. Im Boden des Meßzylinders befinden sich zwei verschließbare Öffnungen zur Wassernachfüllung.

Eine Änderung des Grundwasserstandes erfolgt durch vertikale Verschiebung des Meßzylinders.

Da es nicht gelingt, die immer wieder auftretenden, durch das hohe Eigengewicht verursachten Haarrisse an der Unterkante der kunstharzbeschichteten Bodensäulen abzudichten, wird die Bodengrube bis in Höhe des untersten Tensiometers mit Beton ausgegossen.

Abb. 10

Schema der geänderten Grundwasserlysimeteranlage

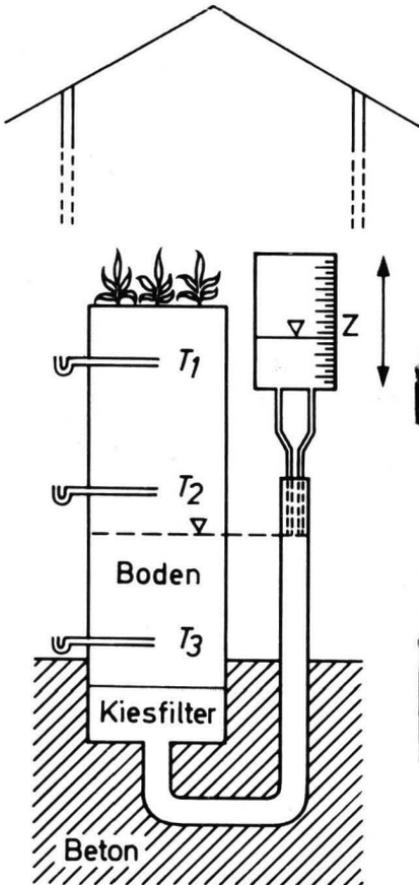
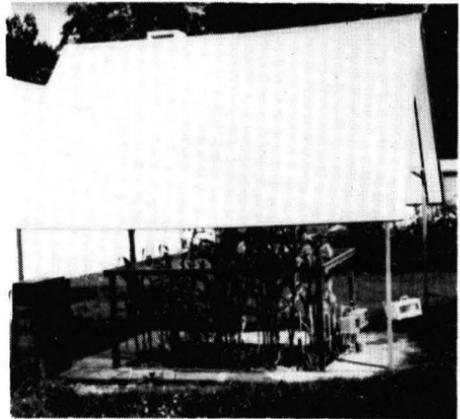


Abb. 11

Außenansicht der
Lysimeteranlage



Eine Überdachung wird notwendig, um eine Austrocknung der Versuchsböden zu erzielen.

Die Herstellung der Bodensäulen auf die beschriebene Art gewährleistet, daß die Porenverteilung und Schichtung, durch die Staunässe verursacht wird und die bei Befüllung der vorgefertigten Rohre nur sehr unvollkommen wiederhergestellt werden könnten, erhalten bleiben.

Da keine absoluten, sondern vergleichende Wasserverbrauchsmessungen vorgenommen werden, wird der Oaseneffekt solcher Anlagen vernachlässigt.

Die Anlage besteht aus zwölf Bodensäulen, von denen acht auf die oben beschriebene Weise, vier durch Einschlämmen des Bodenmaterials in die vorgefertigten PVC-Zylinder angefertigt sind.

Die acht Bodensäulen in natürlicher Lagerung von den Freilandstandorten Wasserhorst und Henstedt werden im folgenden mit den Anfangsbuchstaben ihrer Herkunftsorte und je nach Variante mit W_1, W_2, W_3, W_4 und H_1, H_2, H_3, H_4 bezeichnet. Ihre bodenchemischen und -physikalischen Kennwerte sind in Kap. 4.1 Abb. 7 und 8 beschrieben.

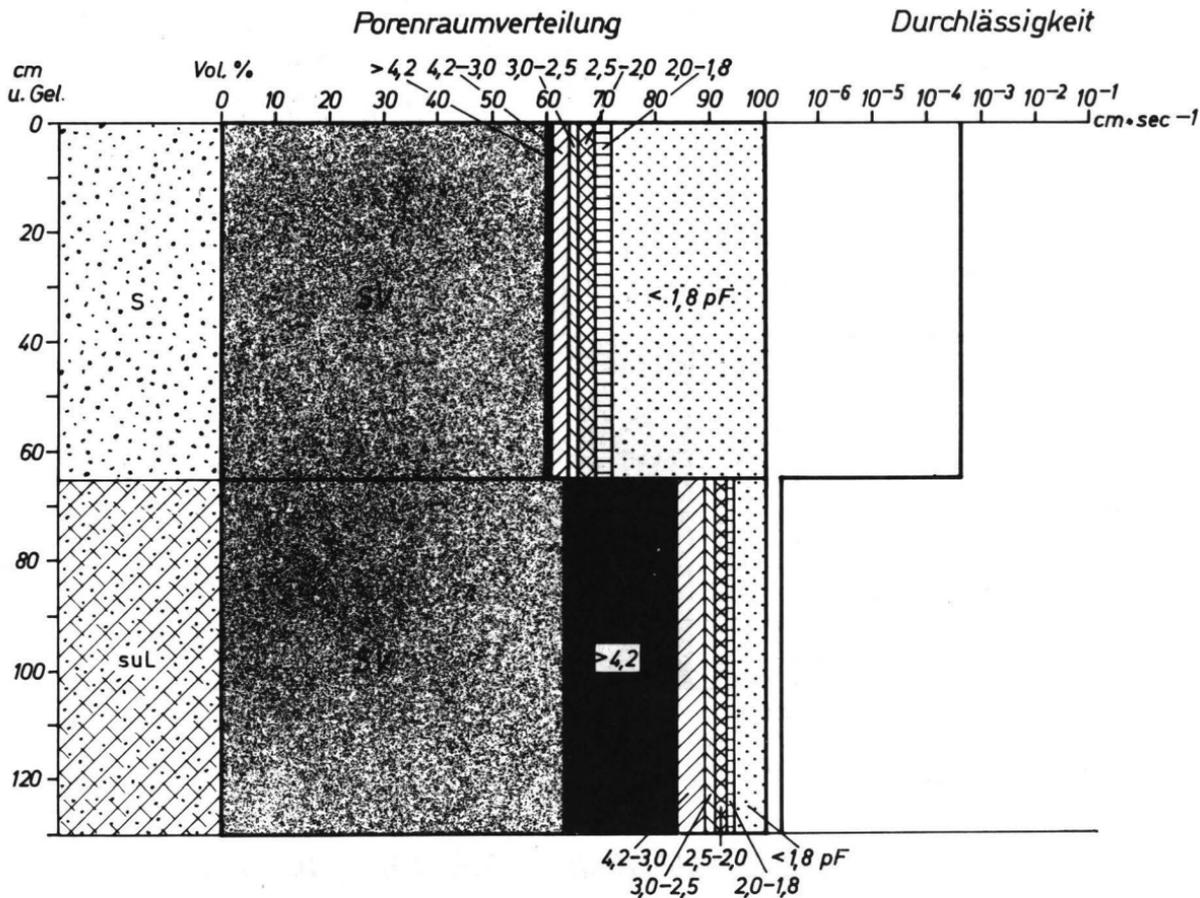
Die künstlich eingeschlämmten Modellböden verkörpern durch ihre Schichtung und Bodenart die Normaltypen Stauwasser-Pseudogley (Sand (S) über Lehm (s.u. L)) und Stauwasser-Haftnässe-Pseudogley (Lehm (s.u. L) über Sand (S)). Sie werden im folgenden als $S/L_1, S/L_2$ bzw. $L/S_1, L/S_2$ bezeichnet. Die bodenphysikalischen und -chemischen Werte sind in Abb. 12 und 13 bzw. in Tab. 6 dargestellt.

Das Bodenmaterial stammt aus einer Kiesgrube in Uesen Krs. Verden. Der Sand bzw. Kies wird hier nach Abschieben einer ca. 2 m starken Auelehmdecke mit einem Schwimmbagger aus bis zu 50 m Tiefe gefördert. Das verwendete Material entstammt der vermischten Abraumschicht bzw. dem zum Verkauf bestimmten Sandhaufen.

pH, C- und N-Werte aus denen auf die Genese des Bodens geschlossen werden kann, sind deshalb ohne Aussagewert. Auf eine Bestimmung wird deshalb verzichtet.

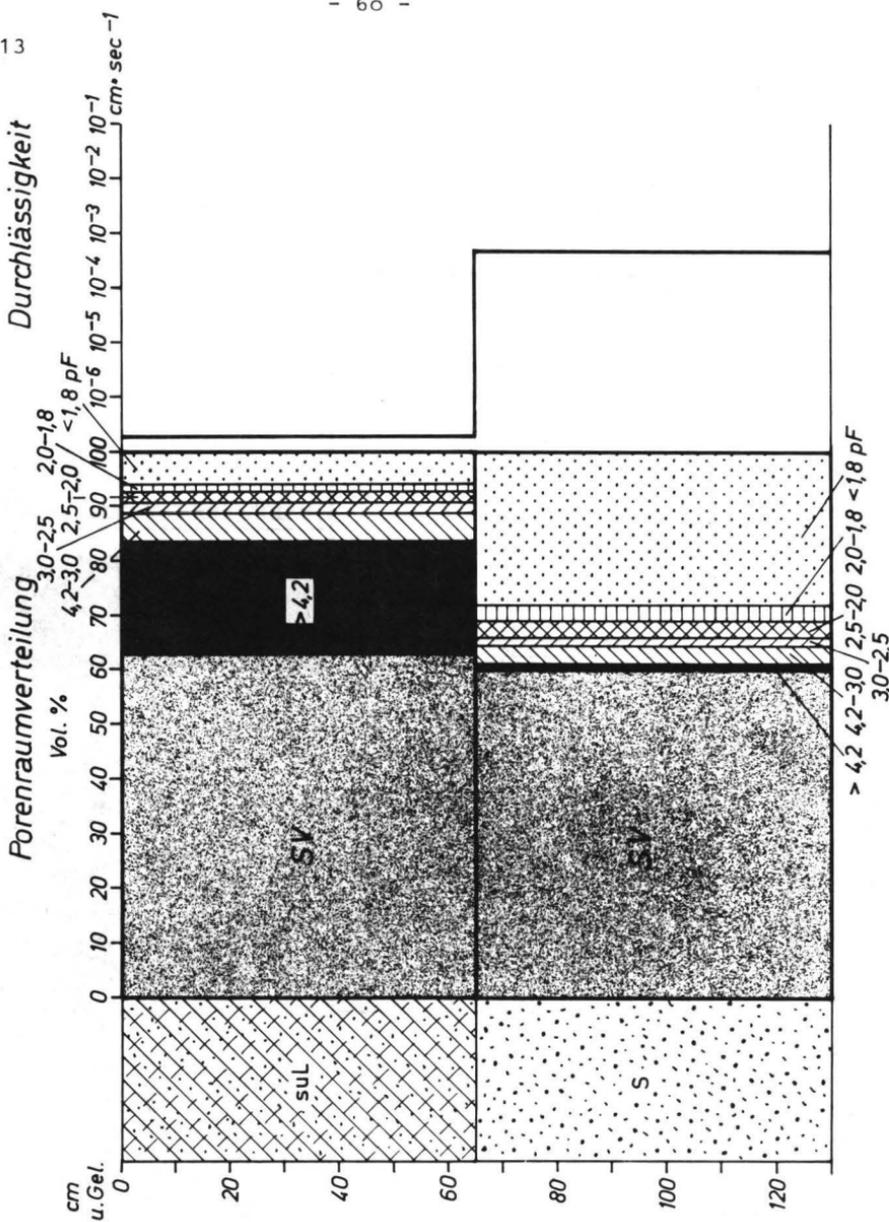
Da die pflanzenphysiologischen Untersuchungen der Testpflanzen

Profil der Modellböden (S/L)



Profil der Modellböden (L/S)

Abb. 13



keine Eisen- und Manganbestimmungen umfassen, wird bei der Ermittlung der bodenchemischen Kennwerte auch auf Eisen- und Manganuntersuchungen verzichtet.

Tab. 6

Bodenchemische Kenndaten der Modellböden

	Glühverlust Gew.%	P ₂ O ₅ mg/100 g	K ₂ O mg/100 g
S	0,3	9	7
s.u. L	1,7	39	20

5 VERSUCHSDURCHFÜHRUNG

5.1 Bodenuntersuchungen

5.1.1 Wasserhaushaltsuntersuchungen

Die Wasserhaushaltsuntersuchungen im Freiland umfassen Bodenfeuchte- sowie Grund- bzw. Stauwasserstandmessungen. Zur Bodenfeuchtemessung dienen Steckensiometer der Firma Thieß - Göttingen (L- Nr. 226.07).

Die Bodenfeuchtespannung wird in drei Meßtiefen (15, 30, 45 cm Tiefe) gemessen und in cm WS angegeben.

Der Grund- bzw. Stauwasserstand wird an Pegelrohren in cm unter GOK ermittelt.

Saugspannungswerte > 1000 cm WS sind nur indirekt bestimmbar.

Der Wassergehalt der feldfeuchten Probe wird zunächst gravimetrisch ermittelt und auf das Volumen bezogen (Vol% Wasser- Gew.% Wasser x Rohdichte Trockenboden) (64).

Der Saugspannungswert ist nun aus der entsprechenden pF-Kurve ablesbar.

Im Versuchsjahr 1971 wird im zeitlichen Abstand von vier Wochen zunächst nur die Bodenfeuchte ermittelt. 1972 werden dann Bodenfeuchte und Grund- bzw. Stauwasserstand in 14-täglichem Abstand gemessen.

Die Wasserhaushaltsuntersuchungen in den Versuchsjahren 1972

und 1973 an der Lysimeteranlage umfassen Bodenfeuchte- und Wasserverbrauchsmessungen für die Testpflanzen Mais und Wiesenschwingel.

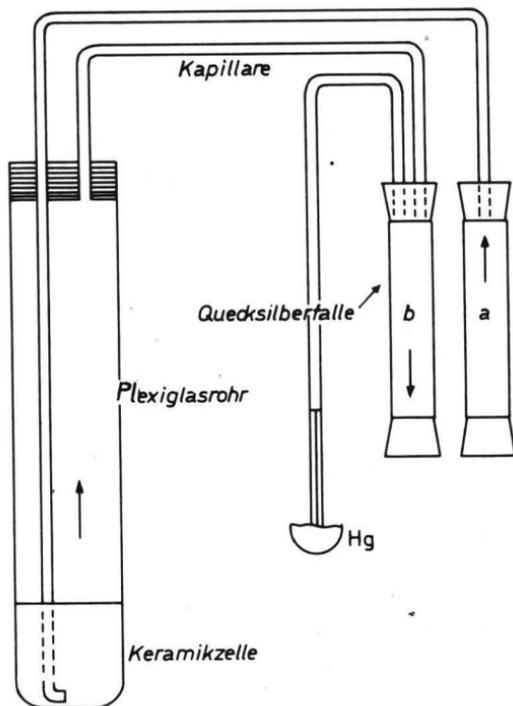
Die Bodenfeuchtemessungen erfolgen mit Tensiometern, die nach einem im Inst. f. Bk. angewendetem Verfahren (mündl. Mitteilung Dr. Beese) selbst angefertigt wurden, Abb. 14.

Eine Keramikzelle (P 80, staatl. Porzellanmanufaktur Berlin) von 2 cm Durchmesser wird mit einem 12 cm langen dickwandigem Plexiglasrohr mit Epoxydharz verklebt. In das Plexirohr werden zwei Nylonschläuche unterschiedlicher Länge (Nylaflow- Polypenko) eingesetzt, von denen der längere bis auf den Boden der Keramikzelle und der kürzere etwa 1,5 cm in die Rohröffnung reicht. Mit Epoxydharz verschließt man die Öffnung so, daß der kürzere Schlauch nicht über die Verschlusmasse in das Tensiometer hineinragt (Verhinderung von Luftblasenstau beim Entlüften). Beide Schläuche führen durch einen durchbohrten Gummistopfen in je ein Plexiglasröhrchen (a und b in Abb. 14) von 4 cm Länge und 1 cm Durchmesser, die an der anderen Seite ebenfalls mit einem Gummistopfen verschlossen sind.

Durch eine weitere Bohrung im Eingangstopfen des Plexiglasröhrchens b wird die Verbindung zum Manometer hergestellt.

Mit Hilfe einer Blasenspritze kann Wasser mit hohem Druck in das Röhrchen a eingeleitet werden. Es gelangt von unten in die Keramikzelle und drängt die Luft in das Röhrchen b. Hier kann diese abgelassen werden. Das Röhrchen b dient im wesentlichen dazu, das Quecksilber aufzufangen, welches mitunter bei hohen Bodensaugspannungen aus dem Manometer in die Keramikzelle gesaugt wird (Quecksilberfalle).

Zur Herstellung dieses Tensiometers darf nur völlig luftundurchlässiges Schlauchmaterial verwendet werden. Die Tensiometer arbeiten nur in einem Meßbereich von pF 0-3, da es zur Zeit technisch nicht möglich ist, Keramikzellen mit einem Äquivalentporendurchmesser $< 3 \mu$ bei ausreichender Permeabilität herzustellen. Ein Teil der Tensiometer wird durch Umbau von bereits im Institut vorhandenen Geräten hergestellt.



Die Messungen erfolgen täglich zwischen 9-10 Uhr. Der Gang der Werte, die in mm Hg angegeben werden, wird als Jahresgang dargestellt.

Eine Beschreibung über die Messung des Wasserverbrauchs befindet sich bereits in Kap. 4.2 "Beschreibung der Modellversuche".

Der Wasserverbrauch wird täglich ermittelt und in mm berechnet.

Im Versuchsjahr 1972 dient als Testpflanze Mais (Velox).

Folgende Bodenfeuchteverhältnisse werden eingestellt:

- W_1, H_1 23.6. - 7.9. ständig trocken (GW in 120cm u. GOK)
- W_2, H_2 23.6. - 27.7. trocken, 27.7. - 15.8. naß, 16.8. - 7.9. trocken
- W_3, H_3 23.6. - 27.7. naß, 27.7. - 15.8. trocken, 16.8. - 7.9. naß
- W_4, H_4 23.6. - 7.9. ständig naß (GW in 20cm u. GOK)

Im Versuchsjahr 1973 dient als Testpflanze Wiesenschwingel (NFG).

Folgende Bodenfeuchteverhältnisse werden eingestellt:

W ₁ , H ₁	10.6. - 10.7. trocken, 11.7. - 30.7. trocken, 1.8. - 10.9. trocken, 11.9. - 15.9. naß, 15.9. - 27.9. trocken
W ₂ , H ₂	10.6. - 16.6. naß, 17.6. - 10.7. trocken, 10.7. - 16.7. naß, 17.7. - 30.7. trocken, 1.8. - 7.8. naß, 8.8. - 10.9. trocken, 10.9. - 20.9. naß, 20.9. - 23.9. trocken
W ₃ , H ₃	10.6. - 24.6. naß, 25.6. - 10.7. trocken, 10.7. - 24.7. naß, 25.7. - 30.7. trocken, 1.8. - 14.8. naß, 15.8. - 10.9. trocken, 11.9. - 27.9. naß
W ₄ , H ₄	10.6. - 30.8. naß, 1.9. - 27.9. trocken
L/S ₁	10.7. - 30.7. trocken, 1.8. - 30.8. trocken (GW in 70cm u. GOK)
L/S ₂	10.7. - 30.7. naß, 1.8. - 30.8. naß (GW in 30cm u. GOK)
S/L ₁	10.7. - 30.7. trocken, 1.8. - 30.8. trocken
S/L ₂	10.7. - 30.7. naß, 1.8. - 30.8. naß

5.1.2 Schwermetalluntersuchungen

In Abweichung von den in Kap. 3.2 aufgeführten Bestimmungsmethoden für Eisen und Mangan, bei denen die Extraktion aus lufttrockenem Bodenmaterial erfolgt, wird in den folgenden Untersuchungen 10 g feldfrisches Bodenmaterial verwendet. Die Proben gelangen luftdicht verschlossen in einer Kühltasche ins Labor und werden hier bis zur Ansammlung einer größeren Menge in einer Gefriertruhe aufbewahrt. Beeinträchtigungen durch Redox-Änderungen und Mikroorganismen-tätigkeit (92) lassen sich dadurch ausschalten.

Die Probenahme für die Schwermetallbestimmung erfolgt während der Vegetationszeit im gleichen Rhythmus wie die Wasserhaushaltsuntersuchungen. In der vegetationsfreien Zeit in vierwöchigem Abstand. Bei extremen Witterungsänderungen erfolgen Zwischenentnahmen.

Die Werte werden in mg/100 ml tr. berechnet und als Jahresgang dargestellt.

5.2 Pflanzenphysiologische Untersuchungen an Zeiger- und Testpflanzen

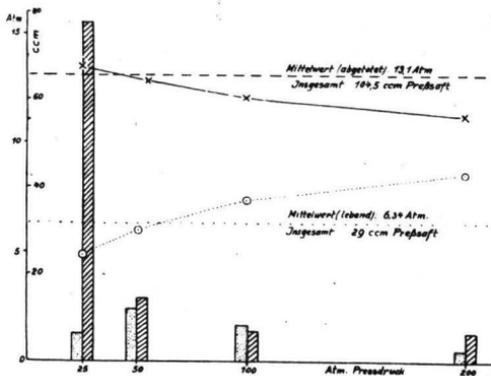
Die physiologischen Untersuchungen der Zeigerpflanzen im

Gelände umfassen Bestimmungen der Hydratur sowie des Eisen- und Mangangehaltes. Die Hydraturmessungen erfolgen an Blattpreßsäften. Dazu wird mit einer hydraulischen Apothekerpresse frisches, abgetrocknetes und zerkleinertes Pflanzenmaterial bei einem Druck von 150 atm am Versuchsstandort ausgepreßt.

Die osm. Werte der mit 150 atm aus frischem, zerkleinertem Pflanzenmaterial gewonnenen Preßsäfte unterscheiden sich von denen, die aus abgetötetem Material (Erhitzen oder Frost) ausgepreßt werden (171), Abb. 15.

Abb. 15

Osmotische Werte von Preßsäften aus abgetötetem und lebendem Pflanzenmaterial (nach Walter 172)



In Reagenzgläsern luftdicht verschlossen wird das Untersuchungsmaterial in einer Kühltasche bei 3°C ins Institut transportiert und hier unverzüglich in einer Kühltruhe bei -23°C eingefroren.

Enzymatische und durch Mikroorganismen verursachte Veränderungen lassen sich so einschränken.

Nach Abschluß der Vegetationsperiode können dann Hydraturbestimmungen an einer großen Anzahl von Proben vorgenommen werden, was zu einer erheblichen Verbesserung der Meßgenauigkeit beiträgt, weil individuelle und versuchstechnisch bedingte Meßfehler verringert werden (170).

Die Bestimmung der Eisen- und Mangangehalte erfolgt aus bei 60°C getrocknetem und zermahlenem Pflanzenmaterial.

Als Untersuchungsmaterial dienen nur streng vergleichbare Pflanzen (gleicher Entwicklungsstand, vergleichbarer Wuchs-ort).

Die physiologischen Untersuchungen der Testpflanzen auf den Lysimetern (Mais und Wiesenschwingel) umfassen Bestimmungen des osmotischen Wertes, Wasserverbrauchsmessungen und Stoffwechseluntersuchungen. Auf Eisen- und Manganbestimmungen wird verzichtet, da die korrespondierenden Bodenuntersuchungen an den Bodensäulen nicht durchführbar sind (Störung der natürlichen Lagerung, zu kleine Entnahmefläche).

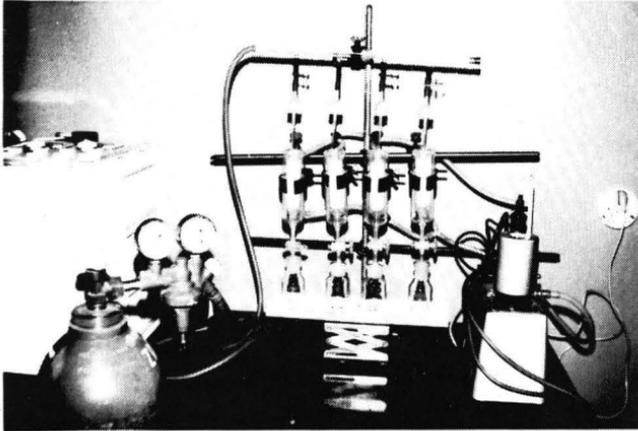
Da bei den Testpflanzen die Stoffwechseluntersuchungen nicht an den Preßsäften, sondern an durch Extraktion gewonnenen, konzentrierten Exsudaten erfolgen, sind Vorbehandlungen des Untersuchungsmaterials erforderlich.

Um enzymatische Veränderungen des Pflanzenmaterials nach der Ernte und während der Aufbewahrung zu verhindern, erfolgt ein schockartiges Abtöten der frischen Pflanzen durch Einbringen in Trockeneis und anschließende Lagerung im Kältefach bei -23°C. Anschließendes Gefriertrocknen bis auf eine Restfeuchte von <7 Gew.%(bei Wassergehalt <7% keine enzymatischen Veränderungen mehr nachweisbar, mündl. Mitteilung Dr. Müller Inst. f. Agrikulturchemie Göttingen) ermöglicht die Zerkleinerung des Probematerials bei Zimmertemperatur. Die Zerkleinerung zu staubfeinem Material läßt sich mit einer elektrischen Hand-Kaffeemühle (Krups) erreichen. Luftdicht abgeschlossen (Schnappdeckelgläschen im Exsikkator) kann dieses Material längere Zeit unverändert aufbewahrt werden.

Die Extraktion von Zuckern, organischen Säuren und freien Aminosäuren erfolgt in einem Arbeitsgang. Nach Voruntersuchungen mit verschiedenen Extraktionsverfahren erweist sich die nachfolgend beschriebene Methode am geeignetesten, Abb. 16.

Abb. 16

Heißwasserextraktor



Der Luftmantel eines Heißwasserextraktors ist nach Einschmelzen von Schlauchanschlüssen an Ober- und Unterkante mit einer Heizflüssigkeit zu befüllen (Wasser, Öl). Mit Hilfe einer durch einen Thermostaten gesteuerten Umwälzpumpe läßt sich diese Flüssigkeit auf eine gewünschte Temperatur aufheizen und konstant halten. Der mit einem Schliffstück versehene Auslauf muß durch einen Hahnverschluß ersetzt werden. Senkrecht über dem Extraktor wird eine Glasfritte in der Höhe verschiebbar so angebracht, daß sie in ihrer tiefsten Stellung bis auf den Boden der Extraktionshülse reicht. Die Fritte dient zur Einleitung von reinem molekularem Stickstoff in Extraktionslösung und Extraktionsmaterial. Die durch die Lösung aufsteigenden N_2 -Bläschen sorgen für ein Aufwirbeln der Substanz, wodurch sich der Extraktionsvorgang beschleunigt. Es empfiehlt sich, die Extraktionslösung vor dem Einfüllen auf die gewünschte im Extraktor herrschende Temperatur zu erwärmen. Die Fritte ist soweit in die Hülse hinabzulassen, bis die an ihrem oberen Ende befindliche Glocke den Extraktor verschließt. Der Verlust von Extraktionsmittel durch Verdampfung läßt sich dadurch einschränken. Entsprechend der

Leistungsfähigkeit des Thermostaten können mehrere Extraktoren gleichzeitig betrieben werden.

Die beschriebene Apparatur ermöglicht es, die Extraktions-temperatur beliebig zu wählen und konstant zu halten sowie Parallellbestimmungen unter gleichen Bedingungen durchzuführen (Bau des Extraktors nach Angaben von Dr. Müller a.d. Inst. f. Agrikulturchemie Göttingen).

1 g staubfein gemahlene, gefriergetrocknete Pflanzensubstanz wird nacheinander jeweils 15 Minuten in 50 cm³ 90%, 60%, 40%, 40% Äthanol und 50 cm³ dest. Wasser bei 75°C extrahiert.

Nach Sammlung der einzelnen Fraktionen im Becherglas kann im Rotationsverdampfer bei 30°C bis zur Trockne eingedampft werden. Nach Aufnahme des Rückstandes mit 10 cm³ 60% Äthanol und Zugabe von einem Tropfen Chloroform gegen mikrobielle Umsetzungen erfolgt die Überführung des Konzentrats in kleine Schnapdeckelfläschchen.

Dieser Extrakt kann unverändert zur Chromatographie verwendet werden. Chlorophyll flockt aus und setzt sich nach einigen Tagen am Boden der Fläschchen ab.

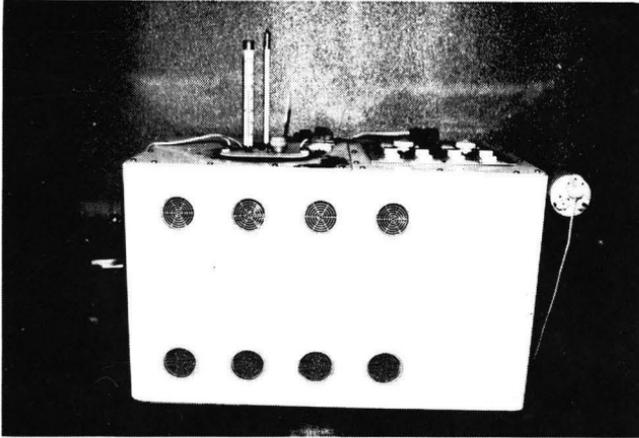
Eine gesonderte Abtrennung mit Petroläther ist nicht erforderlich, da die in der Lösung verbleibende Chlorophyllmenge in den verwendeten Laufmitteln gelöst wird und in der Laufmittelfront mitwandert.

5.2.1 Hydratur

Die Hydratur wird durch den osmotischen Wert gekennzeichnet. Die Bestimmung erfolgt im Kryoskop nach Walter (170), Abb. 17.

Abb. 17

Kryoskop nach Walter



Aus der Gefrierpunkterniedrigung von Pflanzenpreßsäften gegenüber reinem Wasser errechnet sich nach der Beziehung

$$W = 12,06 \Delta - 0,021 \Delta^2$$

der osmotische Wert in Atmosphären (170)

Δ = Gefrierpunkterniedrigung

Die Probenahme für den osmotischen Wert der Zeigerpflanzen im Freiland erfolgt in den Versuchsjahren 1971 und 1972 im gleichen Rhythmus wie die Bodenfeuchtebestimmungen.

Von den Testpflanzen auf den Lysimetern werden 1972 (Mais) an folgenden Tagen Proben entnommen: 23.6., 12.7., 27.7., 8.8., 16.8., 7.9.,

1973 (Wiesenschwingel) wird an folgenden Tagen geerntet: 10.6., 10.7., 30.7., 27.8., 10.9., 20.9., 27.9.

Zur graphischen Darstellung von W in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte (Jahresgang) oder den klimatischen Faktoren (Tagesgang) werden die von Walter (170) ermittelten Umrechnungswerte für $\Delta = 0-6^{\circ}\text{C}$ benutzt.

5.2.2 Zucker

Die Untersuchungen werden zunächst nach einem vom Institut für Agrikulturchemie in Göttingen entwickelten Verfahren (121) durchgeführt.

Demnach werden Pflanzenpreßsäfte auf Keilstreifen punktförmig aufgetragen und in Spezialreagenzgläsern einzeln mit einem Laufmittel aus Eisessig, Essigester, H_2O 1:2:3 (Oberphase) aufsteigend aufgetrennt. Als Nachweisreagens dient Anilinphthalat. Aus Größe und Intensität der entsprechenden Farbflecken, die auf einer Vergleichsskala einzuordnen sind, können dann halbquantitative Aussagen gemacht werden. Dieses Verfahren, speziell für den Zuckernachweis in Kartoffelpreßsäften entwickelt, erweist sich für Blattpreßsäfte von Mais und anderen Gräsern als nicht brauchbar, da wegen ihres geringen Zuckergehaltes zu große Mengen aufgetragen werden müssen, um überhaupt eine Reaktion zu erhalten. Ein punktförmiges Auftragen, Ausgangspunkt für die spätere quantitative Aussage, läßt sich deshalb nicht erreichen. Die Trennung der einzelnen Zucker voneinander wird dadurch beeinträchtigt.

Als geeignet erweist sich für die nachfolgenden Untersuchungen folgendes Verfahren:

Auf einer Dünnschichtplatte (Selecta F 1440 Schleicher u. Schüll) wird im absteigenden Verfahren mit dem Laufmittel Butanol, Eisessig, Wasser im Verhältnis 4:1:1 12 Std. chromatographiert. Der Nachweis erfolgt mit Anilinphthalat.

Hierzu wird in einem geeigneten Exsikkatorin ausreichender Höhe eine gläserne Instrumentenschale aufgestellt. Eine Seitenwand dieser Schale wird dann mit einem Kleenextuch so überdeckt, daß es bis in das in der Schale befindliche Laufmittel ragt. Durch kapillaren Hub gelangt das Laufmittel bis an die Oberkante der Instrumentenschale. Die Dünnschichtplatte muß derart an die Kante angelehnt werden, daß das Laufmittel die Dünnschicht in der gesamten Breite durchströmen kann. Dünnschichtplatten aus Plastik oder Alufolie müssen mit einer Glasplatte beschwert werden, um einen ausreichenden Kontakt zwischen Dünnschicht und Zellstoff zu erreichen. Es empfiehlt sich, das Kleenextuch vorher mit Laufmittel auszuwaschen oder

es einige Male unter Verwendung einer Probedünnschichtplatte durchströmen zu lassen, um die den Nachweis störenden Verunreinigungen zu entfernen.

Die Probenahme für die Zuckeruntersuchung erfolgt auf W und H im Versuchsjahr 1972 am 23.6., 12.7., 27.7., 16.8. und 7.9.; 1973 am 11.7., 30.7., 27.8., 10.9., 20.9. und 27.9.

5.2.3 Carbonsäuren

Die Untersuchung auf organische Säuren gestaltet sich schwierig, da diese in den vegetativen Organen der Pflanzen nur in geringeren Konzentrationen auftreten. Es werden zunächst verschiedene Dünnschicht-chromatographische Verfahren (159) auf Kieselgel- und Cellulose-Platten mit unterschiedlichen Laufmitteln (Dioxan, H₂O Na-Acetat; Ameisensäure, Amylalkohol, H₂O 2:2:1 Oberphase; Butanol, Eisessig, H₂O 4:1:5 Oberphase) angewandt, ohne damit brauchbare Ergebnisse erzielen zu können. Bei geringer aufgetragenen Mengen läßt sich keine befriedigende Anfärbung (Glucose-Anilin) erreichen, bei zu hohen Mengen tritt außer einer Beschädigung der Dünnschicht eine schlechte Auftrennung der Substanzen auf.

Eine brauchbare Auftrennung kann mit Chromatographiepapier (2043b mgI Schleicher/Schüll) bei horizontaler Technik (Kreis-segmente nach Kawerau) unter Verwendung von Amylalkohol, Ameisensäure, Wasser im Verhältnis 2:2:1 oder Butanol, Eisessig, Wasser 4:1:5 (Oberphase) als Laufmittel erzielt werden (108, 133, 159).

Die nachfolgenden Untersuchungen werden mit dem letztgenannten Laufmittel durchgeführt.

Da Zucker, Carbonsäuren und freie Aminosäuren aus dem gleichen Extrakt nachgewiesen werden, gelten für Zucker die angegebenen Termine für die Probenahme.

5.2.4 Freie Aminosäuren

Auf einer Cellulose-Dünnschicht-Platte (Selecta F 1440 Schleicher Schüll) wird mit dem Lösungsmittelgemisch Butanol Eisessig-Wasser im Verhältnis 4:1:1 absteigend, eindimensional chromatographiert. Ein Testgemisch mit 14 freien Aminosäuren (T x) mit z.T. sehr gering voneinander abweichenden R_F-Werten, sowie die untersuchten Preßsäfte von Mais und Rasenschmiele lassen sich mit diesem Verfahren ausreichend auftrennen.

Das zeitraubende und störanfällige zweidimensionale Verfahren braucht deshalb nicht angewendet zu werden. Der Nachweis der Aminosäuren erfolgt mit Ninhydrin (133, 159).

In Voruntersuchungen kommt Butanol, Eisessig, Wasser 4:1:1 aufsteigend auf Kreissegmenten (Ederol) zur Anwendung. Dieses Verfahren eignet sich nur, wenn eine eindeutige Zuordnung der R_F -Werte möglich ist.

Wegen unzureichender Reproduzierbarkeit unterbleibt die Berechnung der R_F -Werte. Zur Identifizierung dienen Testgemische.

In Einzelfällen wird in Anlehnung an die Ringchromatographie auf Dünnschichtplatten horizontal chromatographiert. Hierbei läßt sich eine gute Auftrennung der Testsubstanzen erreichen. Leider ist die durch die vorgegebene Größe der Platte (maximal 20 x 20 cm) begrenzte Laufstrecke nicht ausreichend, um eine genügende Auftrennung der Aminosäuren Serin, Glycin, Asparaginsäure, Arginin zu erreichen.

Auf die papierchromatographische Trennung muß verzichtet werden, obwohl zum Teil sehr gute Trennungsergebnisse auf Kreissegmenten bei horizontaler Arbeitsweise mit einem Butanol: Eisessig:Wasser-Gemisch (4:1:1) (108, 133) erreicht werden. Die Linterspapiere (alle 2040 - 2043) für die Aminosäuretrennung haben einen nach den Qualitätsbestimmungen zulässigen Gehalt an organisch gebundenem N. Diese Verunreinigungen lassen sich auch durch Waschen der Papiere mit heißem Wasser bzw. mit dem Laufmittel nicht ganz entfernen.

5.2.5 Eisen und Mangan

Die Schwermetalle können in der Pflanze als Ionen im Plasma oder in der Vakuole, sorptiv an Plasmastrukturen gebunden oder fest in organischen Verbindungen eingebaut vorliegen. Soll der Gesamtgehalt eines Elements in der Pflanze ermittelt werden, muß deshalb das Pflanzenmaterial zunächst durch Oxidation des organisch gebundenen C zu CO_2 aufgeschlossen werden. Das geschieht durch Veraschung und Einwirkung von Oxidationsmitteln, die den späteren Nachweis der Elemente nicht verfälschen. Im vorliegenden Fall wird die Veraschung bei $550^\circ C$ im Muffelofen unter Zusatz von Ammonnitrat (NH_4NO_3) vorgenommen. Der Nachweis von Eisen und Mangan erfolgt aus der schwefelsauren Lösung der Pflanzenaschen.

Mangan wird dabei nach Erwärmung durch Ammoniumpersulfat zu Permanganat oxidiert. Aus der Extinktion der Permanganatlösung läßt sich der Mangangehalt berechnen.

Durch Zugabe von Silbernitratlösung (AgNO_3) können eventuell vorhandene, den photometrischen Nachweis beeinträchtigende Cl-Ionen entfernt werden, Zugabe von Phosphorsäure verhindert eine Störung durch Eisensalze.

Die photometrische Messung wird im Beckmann-Kolorimeter bei 530nm in 2 cm Küvetten vorgenommen.

Eisen wird durch schweflige Säure zu Fe^{2+} -Verbindungen reduziert. Diese bilden mit α , α -Dipyridyl eine säurelösliche, im alkalischen Bereich aber sehr beständige rotgefärbte Komplexverbindung, aus deren Intensität der Eisengehalt photometrisch zu bestimmen ist.

Die photometrische Bestimmung erfolgt ebenfalls am Beckmann-Kolorimeter bei 505nm in 1 cm Küvetten.

Das Pflanzenmaterial für die Eisen- und Manganbestimmung wird im gleichen Rhythmus geerntet wie die bodenkundlichen Untersuchungen durchgeführt werden.

Die Gehalte werden in ppm berechnet und im zeitlichen Ablauf als Jahresgang dargestellt.

5.3 Anbau der Testpflanzen

Im Versuchsjahr 1972 wird Mais (Velox) angebaut. Sein hoher Wasserverbrauch und Massenwuchs sollen eine schnelle Ausschöpfung der Bodenwasservorräte zur Simulierung eines schroffen Bodenwechselklimas sowie ausreichende Mengen an Untersuchungsmaterial für die pflanzenphysiologischen Untersuchungen gewährleisten. Die Aussaat erfolgt am 15.4. nach gleichmäßiger NPK-Düngung (umgerechnet 100/180/150 kg/ha).

Je zwei Maiskörner werden auf der Lysimeteroberfläche in 4 cm Tiefe an 5 Punkten (4 Kreispunkte und Mittelpunkt) in gleichmäßiger Verteilung ausgebracht. Am 23.6. erfolgt eine weitere N-Gabe von umgerechnet 50 kg/ha.

Im Versuchsjahr 1973 wird Wiesenschwingel angebaut. Hoher Wasserverbrauch, Massenwuchs bei ausreichender Düngung (83, 84) sowie eine fehlende Differenzierung in Sproß und Blatt

während eines Teils der vegetativen Phase sind dafür ausschlaggebend.

Die Aussaat erfolgt am 15.3. bei einer Aussaatmenge von umgerechnet 35 kg/ha nach einer NPK-Düngung von 100/150/150 kg/ha. Nach den einzelnen Schnitten wird jeweils 25 kg/ha nachgedüngt.

6 ERGEBNISSE

6.1 Beschreibung des Pflanzenaufwuchses

Mais:

15.4. Aussaat

29.4. Aufgang

13.5. 15 cm Wuchshöhe, Zweitpflanzen werden entfernt, trotz gleicher Düngung zeigen die Pflanzen auf den Lysimetern $W_1 - W_4$ (Moormarsch - Niedermoor) einen kräftigeren Wuchs (dunkelgrüne Blattfarbe) als auf $H_1 - H_4$ (Flottsand).

In der Folgezeit kühl, Stagnation des Wachstums und Anthozyanbildung an den Stengeln und unteren Blättern treten auf.

23.6. 40 cm Wuchshöhe erreicht, in den Lysimetern werden unterschiedliche Wasserverhältnisse eingestellt.

12.7. Phänologisch keine Unterschiede zwischen den entsprechenden Varianten feststellbar.

24.7. Die Pflanzen auf den Lysimetern W_1, W_2, H_1, H_2 (trocken) zeigen deutlich reduziertes Längenwachstum. Die Blattfarbe (bei W schwächer, bei H stärker) ebenfalls deutlich aufgehellt. Pflanzen auf Lysimeter W_3, W_4, H_3, H_4 ohne Beeinträchtigung durch zu hohe Bodenfeuchte, Wechsel der Bodenfeuchteverhältnisse.

8.8. Alle Pflanzen haben abgeblüht.

16.8. Die Pflanzen auf den Lysimetern W_1 und H_1 sind deutlich im Wachstum zurückgeblieben und zeigen ein starres hellgrünes Aussehen, die unteren Blätter beginnen abzusterben. Die Pflanzen auf W_2 und H_2 erscheinen deutlich erholt, sind aber in ihrem Wuchs hinter denen von W_3, H_3, W_4, H_4 zurück, die Trockenperiode bei W_3, H_3

ist ohne Einfluß auf die Pflanzen. Die Pflanzen auf H_4 zeigen gegenüber W_4 ein etwas verringertes Längenwachstum, schwere Schäden durch Wasserüberangebot sind nicht feststellbar, die Blätter aller Pflanzen zeigen braune Ränder, alle Pflanzen zeigen verstärktes Kolbenwachstum.

7.9. Alle Pflanzen werden geerntet, da die Pflanzen auf den Lysimetern W_1 , H_1 abzusterben drohen.

Wiesenschwingel:

Die Testpflanzen werden vor Einsetzen der Stengelbildung geschnitten. Die Varianten $W_1 - W_4$ sowie L/S_1 , LS_2 zeigen ein üppigeres Wachstum als $H_1 - H_4$ bzw. S/L_1 , S/L_2 .

6.2 Wasserdynamik der Versuchsböden

Die Messung beginnt 1971 beim grundwassernahen Standort Wasserhorst am 24.5. und zeigt in 15 cm Tiefe **einen Wert von pF 2**. Der Grundwasserstand (Grabenwasserstand) liegt bei 30 cm u. GOK, was auch durch die Tensiometerwerte der entsprechenden Meßtiefen hervorgeht, (Abb. 18a).

Mit abnehmender Niederschlagsmenge und ansteigender Verdunstung erreicht die Bodensaugspannung am 28.8. in allen Meßtiefen ihren Höchstwert.

Eine Trockenperiode im Oktober unterbricht die Aufsättigung des Bodens zum Herbst.

Die Messungen am grundwasserfernen Standort Henstedt beginnen am 9.7. und zeigen in den drei Meßtiefen Bodensaugspannungen von pF 3; 2,9; 2,96, Abb. 18b.

Die Werte der grober texturierten Meßtiefe 45 cm u. GOF liegen über denen der Meßtiefe 30 cm u. GOF und weisen im Beobachtungszeitraum kaum Veränderungen auf.

Freies Wasser kann nicht nachgewiesen werden.

Die Werte der oberen Meßtiefe zeigen in Abhängigkeit von Niederschlag und Verdunstung Schwankungen. Der grundwasserferne Standort sättigt sich wegen der geringen Niederschlagsleistung im Herbst nur geringfügig auf.

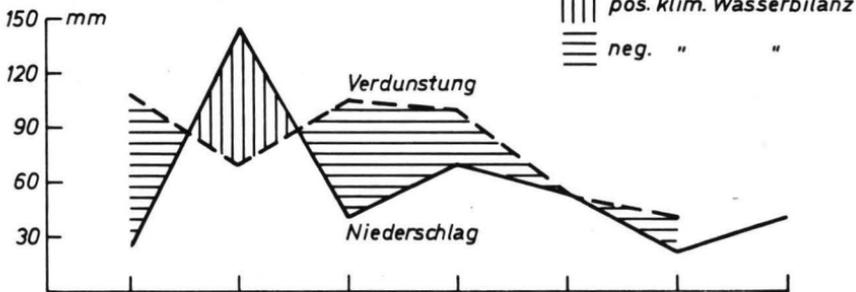
Die Ergebnisse der hydrologischen Untersuchungen im Freiland

Jahresgang des osmotischen Wertes (14⁰⁰)
 von physiologisch unterschiedlich alten Pflanzen
 (*Deschampsia caespitosa*)

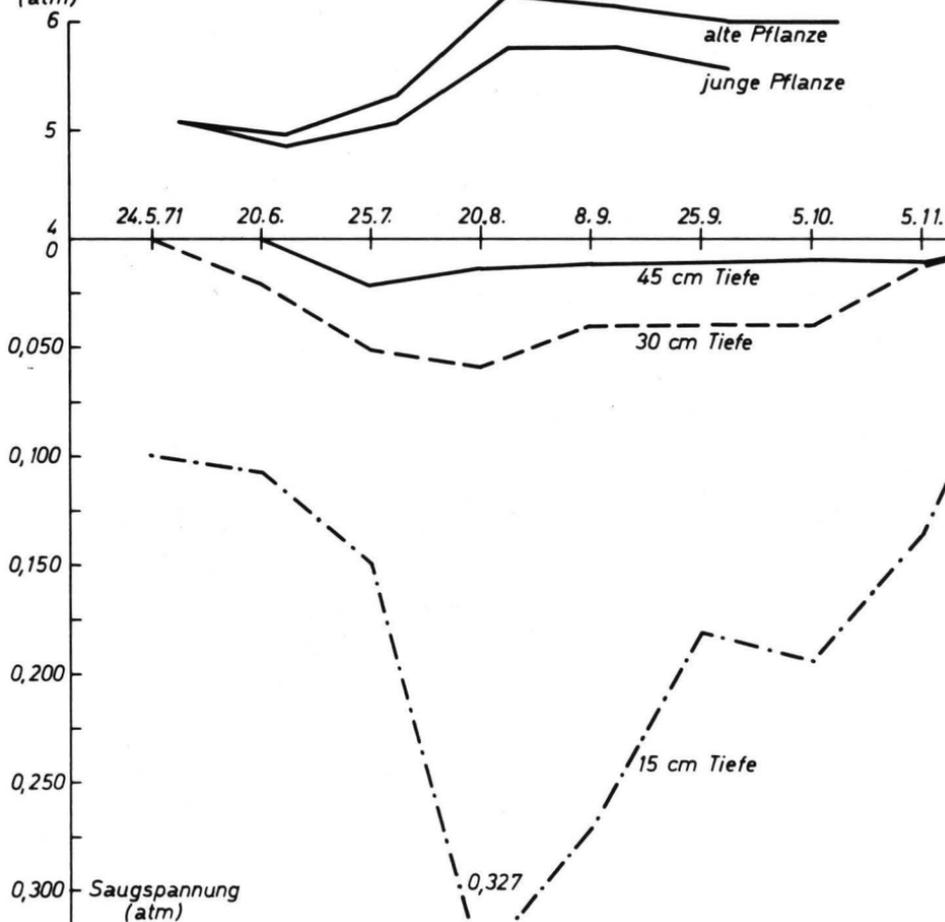
Abb. 18a

— Versuchsstandort Wasserhorst —

monatl. klimat. Wasserbilanz



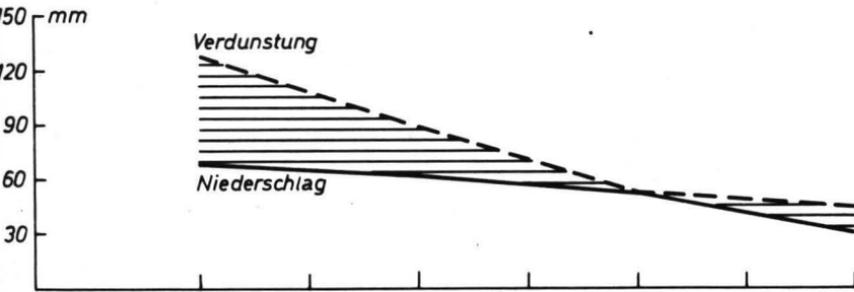
Osm. W.
(atm)



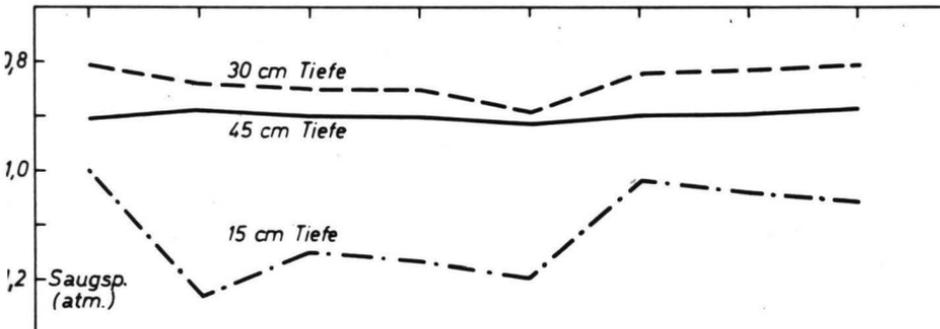
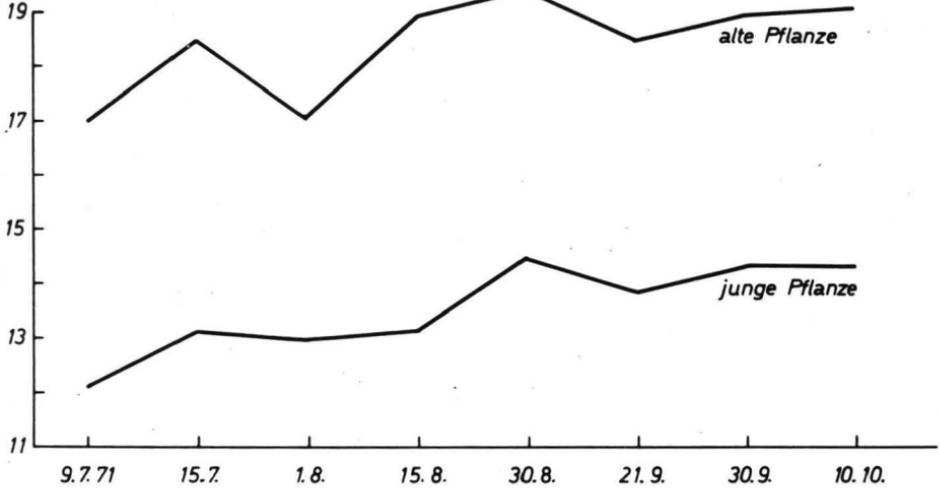
Jahresgang des osmotischen Wertes ($14^{\circ\circ}$)
von physiologisch unterschiedlich alten Pflanzen
(*Deschampsia caespitosa*)

— Versuchsstandort Henstedt —

monatl. klimat. Wasserbilanz



osm. W.
(atm.)



und an den Lysimetern während des Versuchsjahres 1972 sind in den Abb. 19a, b, 20a, b, c dargestellt.

Der Gang der Bodenfeuchte am Standort Wasserhorst, gekennzeichnet durch Bodenfeuchtemessungen in drei Meßtiefen, unterscheidet sich in seiner Tendenz nur unwesentlich von dem des Vorjahres. Deutlich ist der phasenverschobene Einfluß der klimatischen Wasserbilanz auf Stauwasserstand (Grundwasserstand) und Bodenfeuchte zu erkennen.

Negative Bilanzwerte ($V < N$) führen zum Absinken des Grundwasserspiegels und zum Anstieg der Bodensaugspannung, positive ($N > V$) zur Aufsättigung. Beim Standort Henstedt (Abb. 19b) führt die positive klimatische Wasserbilanz bis Anfang Juni sogar zu Tagwasser (15.4.).

Der Bilanzwechsel im Juli führt zum Absinken des Stauwasserspiegels und Anstieg der Bodensaugspannung vor allem in der Krume.

Geringe Herbstniederschläge bewirken trotz stark fallender potentieller Evapotranspiration nur ein schwaches Absinken der Bodensaugspannung.

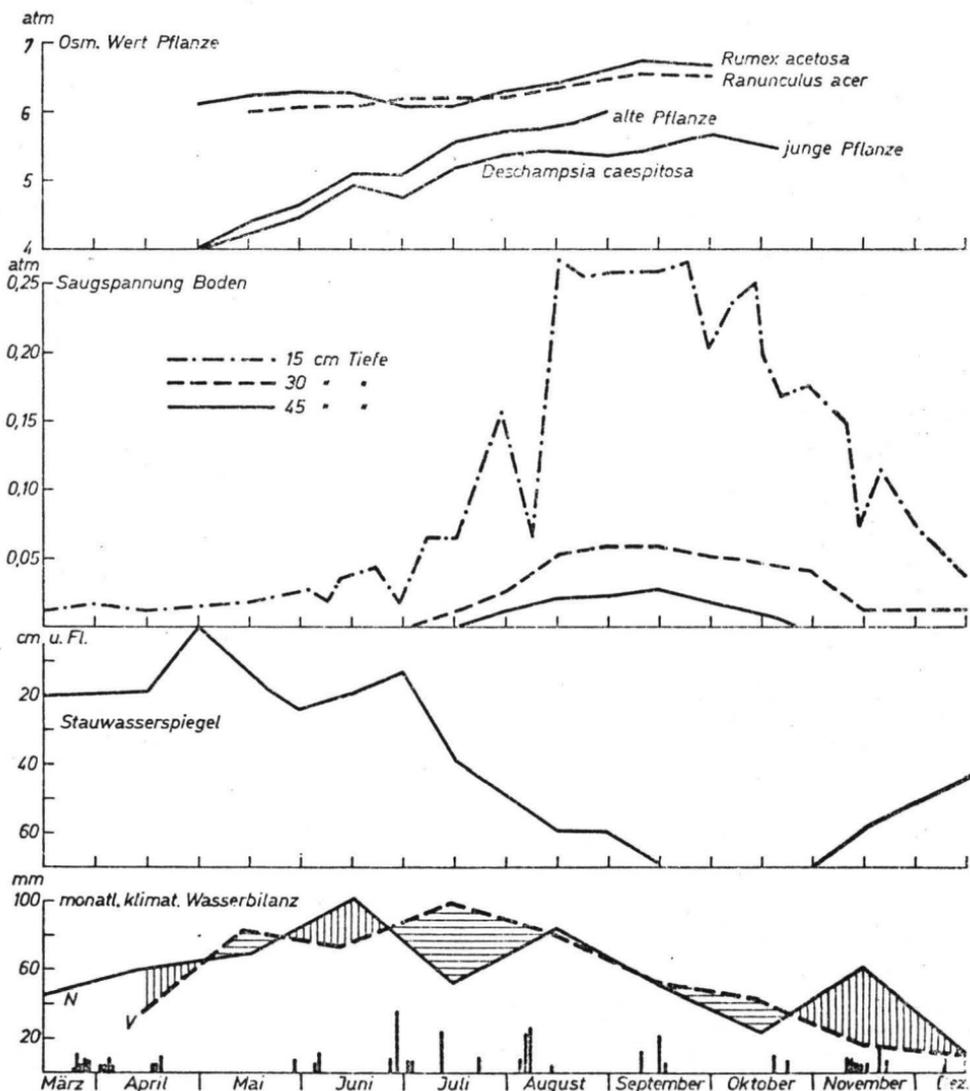
Die Lysimeter werden vor Inbetriebnahme und Bepflanzung am 15.4.72 zur Tensiometereichung und zur Prüfung der Wasserdichte durch Grundwasserüberstau völlig geflutet. Die Bodenmonolithe sind deshalb zu Versuchsbeginn wassergesättigt.

Die Messung der Tensiometerwerte erfolgt alle 2 Tage, bei Wechsel der Stauwasserstände täglich. Wegen ständig hoher Niederschläge in der 1. Jahreshälfte 1972, die eine unbeeinflusste Messung der Saugspannung, sowie die Einstellung von konstant alternierenden Bedingungen beeinträchtigen, wurde am 20.6.72 die Lysimeterstation mit einem Dach versehen. Bis zu diesem Zeitpunkt verlaufen die pF-Kurven in Abhängigkeit vom Ausgangssättigungsgrad, Niederschlägen und Verdunstung einander sehr ähnlich (Abb. 20a, b). Die Werte der Varianten Wasserhorst W_1, W_2, W_3, W_4 liegen um durchschnittlich 0,05 atm niedriger als die Werte der Varianten Henstedt H_1, H_2, H_3, H_4 .

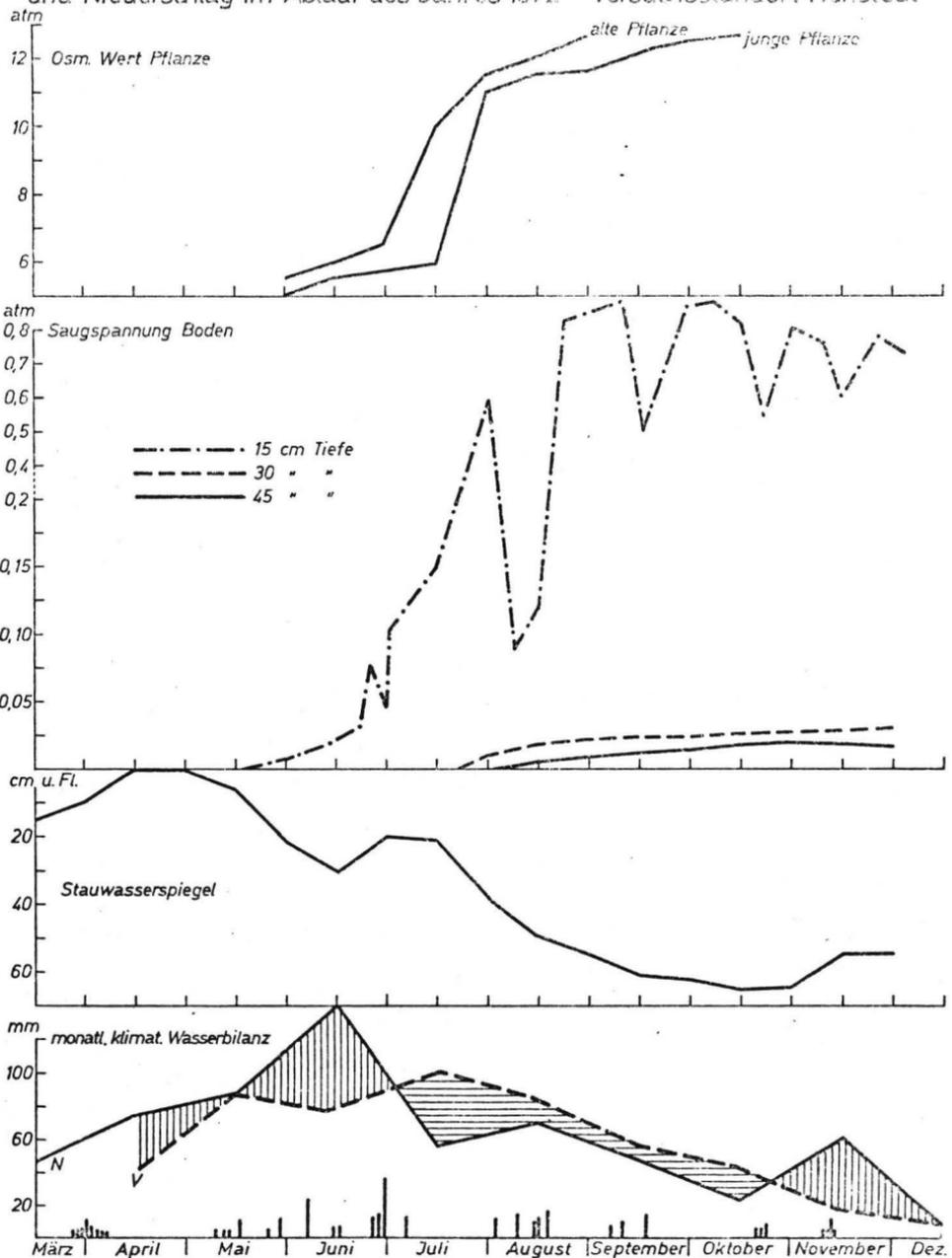
Die Lysimeter H_1 und W_1 bleiben ab 23.6.72 während der gesamten Vegetationsperiode niederschlags- und stauwasserfrei.

Osmotischer Wert von *Deschampsia caespitosa* (junge und alte Pflanze),
Rumex acetosa, *Ranunculus acer* in Abhängigkeit von der Saugspannung,
 Stauwasserstand, Verdunstung und Niederschlag im Ablauf des Jahres 1972

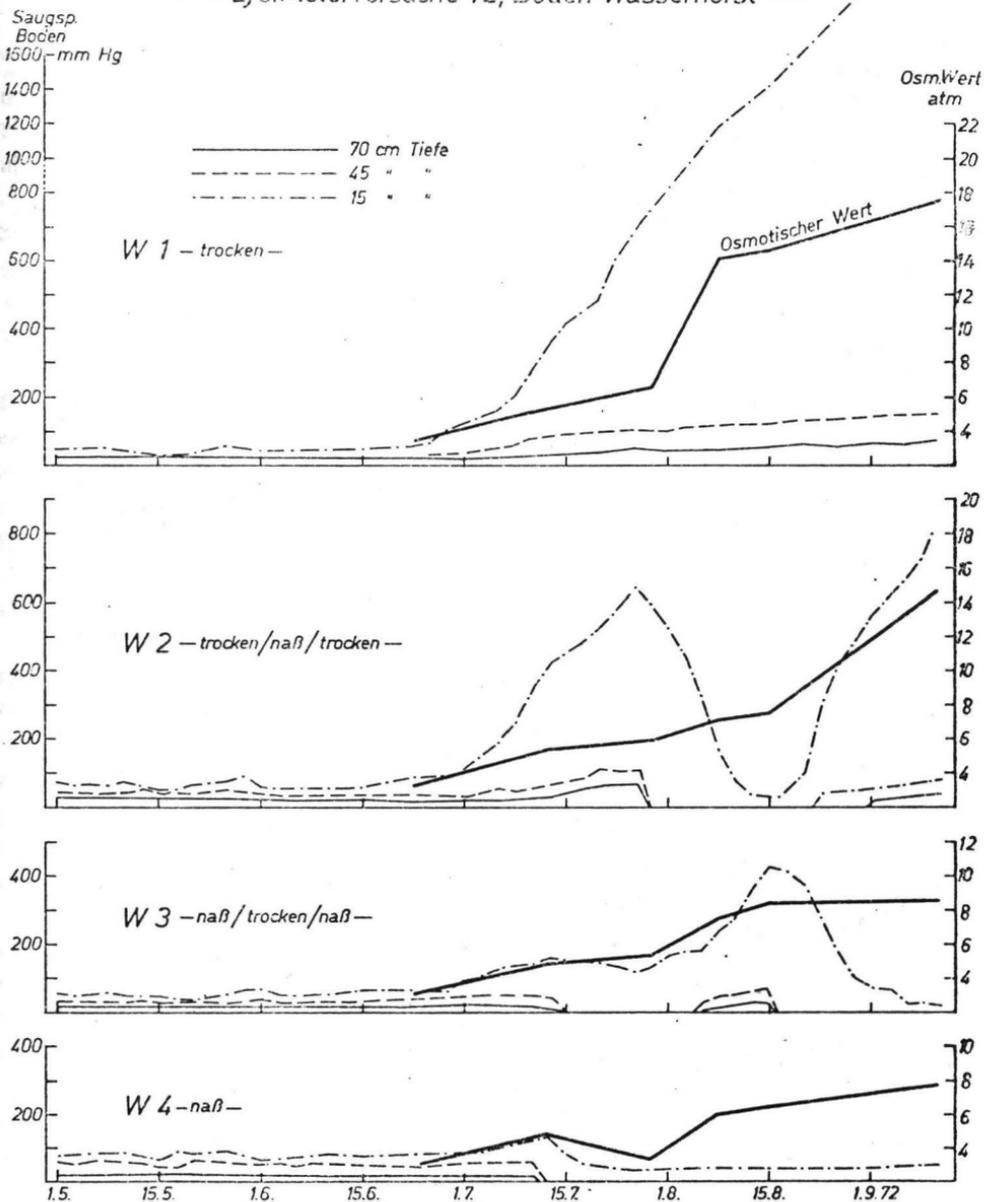
— Versuchsstandort Wasserhorst —



Osmotischer Wert von *Deschampsia caespitosa* (junge und alte Pflanze) in Abhängigkeit von Saugspannung, Stauwasserstand, Verdunstung und Niederschlag im Ablauf des Jahres 1972 — Versuchsstandort Hanstedt —



Gang der Bodenfeuchtespannung u. des osmotischen Wertes in Maispflanzen — Lysimeterversuche 72, Boden Wasserhorst —

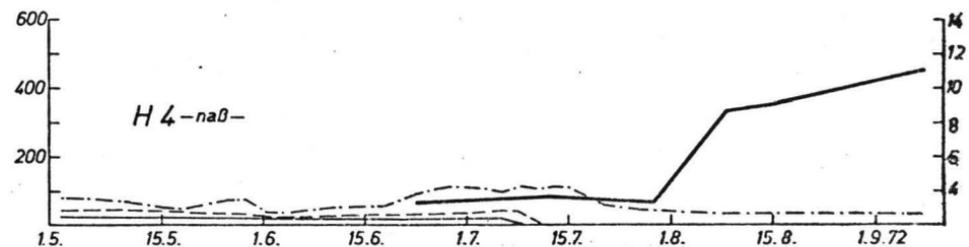
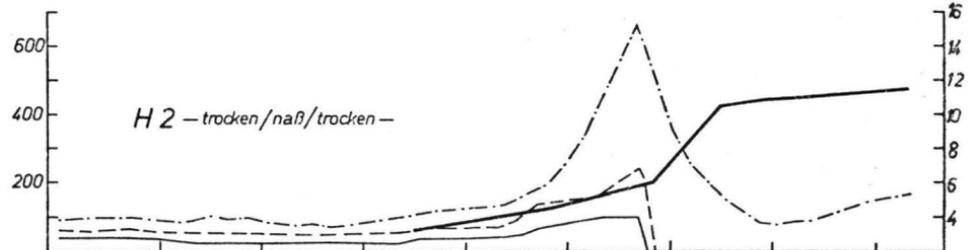
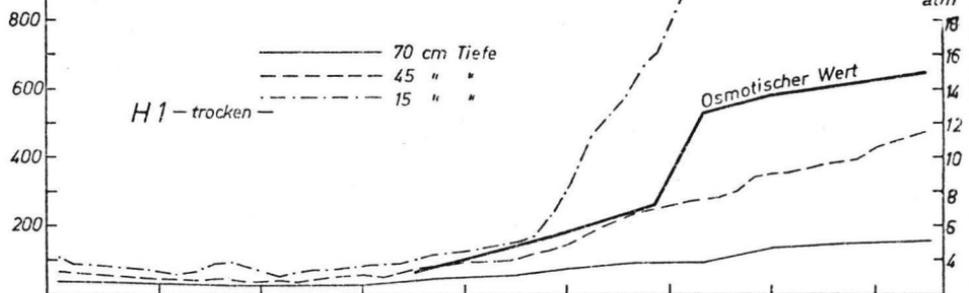


Gang der Bodenfeuchtespannung u. des osmotischen Wertes in Maispflanzen

— Lysimeterversuche 72, Boden Hienstedt —

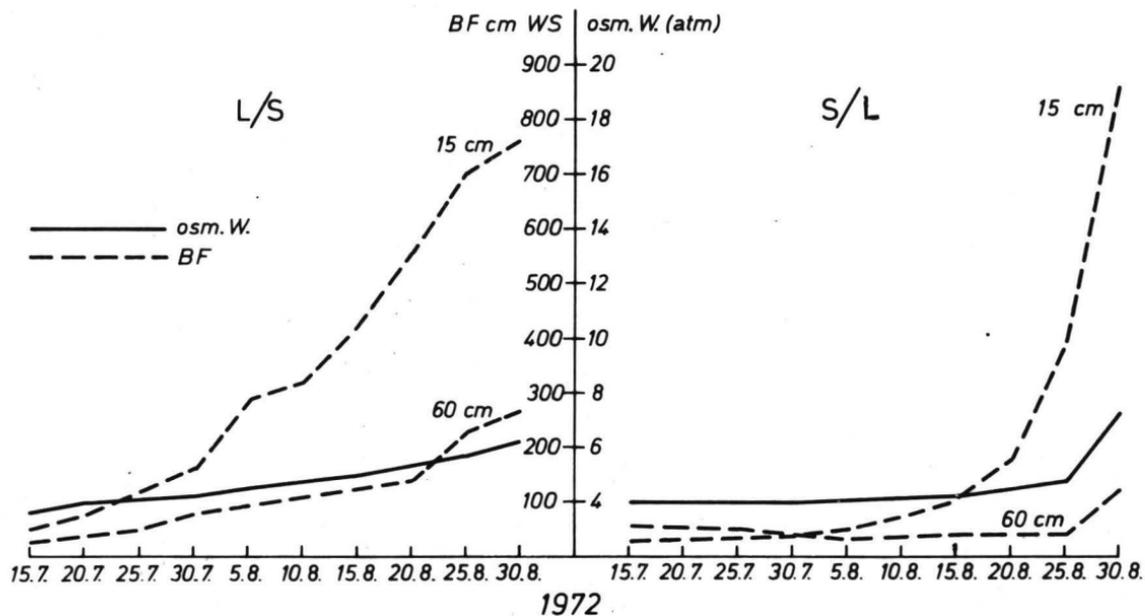
Saugsp.
Boden
1000—mm Hg

Osm. Wert
atm



Osmotischer Wert. Mais in Vergleich zur Bodenfeuchte in zwei Meßtiefen
(GW in 70 cm u. Gel.)

Abb. 20c



Zu diesem Zeitpunkt haben die auf den Lysimetern ausgesäten Maispflanzen eine Wuchshöhe von ca. 40 cm erreicht und es kann vermutet werden, daß die von diesem Zeitpunkt an einem Wasserüberschuß oder Wasserknappheit ausgesetzten Pflanzen nicht sofort absterben.

Die Stauwasserabsenkung hat vor allem in der oberen Meßtiefe einen entsprechend starken Anstieg der Bodensaugspannung in beiden Böden zur Folge, der bei W_1 (10.7., 15.7.) aber um 0,09 atm höher liegt als bei H_1 .

Im weiteren Verlauf zeigt die Saugspannungskurve der Variante H_1 einen höheren Steigungswert als W_1 (8.8. H_1 1,78 atm, W_1 1,6 atm).

Zum Ende der Meßperiode erreicht der Boden W_1 in 15 cm Tiefe einen pF-Wert von 3,9 (8 atm), der Boden H_1 dagegen nur einen pF-Wert von 3,4 (2,5 atm).

Am Lysimeter W_1 zeigen die Tensiometerwerte in den Meßtiefen 15 und 70 cm im Gegensatz zu denen bei H_1 nur eine geringe Zunahme. Beide Kurven verlaufen im Abstand von 0,09 atm einander fast parallel und erreichen am Ende der Meßperiode einen Höchstwert von 0,19 bzw. 0,09 atm.

Der Verlauf der Saugspannungskurven am Lysimeter H_1 zeigt in den Meßtiefen 45 und 70 cm einen wesentlich stärkeren Anstieg und erreicht bei Ende der Meßperiode einen Wert von 0,65 atm (15 cm Tiefe) bzw. 0,22 atm (70 cm Tiefe).

An den Lysimetern W_2 , H_2 und W_3 , H_3 werden abwechselnd Stauwasserstände von 20 cm u. Flur bzw. stauwasserfreie Zustände eingestellt. H_2 und W_2 bleiben zunächst bis zum 24.7. stauwasserfrei. Der Gang der Bodenfeuchte entspricht bis zu diesem Zeitpunkt dem bei H_1 und W_1 beschriebenen Verlauf. Der von unten erfolgende Einstau von Stauwasser bis zu 20 cm u. Flur erfolgt am 25.7. Eine deutliche Zunahme der Bodenfeuchte auch in der oberen Bodenschicht kann am folgenden Tag durch absinkende Saugspannung verzeichnet werden, wobei sich die Durchfeuchtung am schluffigen A_h von H_2 schneller vollzieht als im humosen, tonigen A_h von W_2 , was aus dem stärkeren Abfall (größerer negativer Steigungswert) der Kurve H_2 zu erkennen ist (Hystereresis).

Zum Ende der Stauperiode liegt die Bodenfeuchtespannung in H_2 um ca. 0,1 atm höher als in W_2 . Bei H_2 kommt es ebenfalls zu einem Ansteigen der Saugspannung.

Nach Wiedereinstellung des stauwasserfreien Zustandes am 15.8. ist bei W_2 ein sehr schneller Wiederanstieg der Bodensaugspannung in 15 cm Meßtiefe zu verzeichnen.

Im Gegensatz zu H_2 und W_2 werden in den Lysimetern H_3 und W_3 gleich zu Beginn der Versuchsperiode Stauwasserstände von 20 cm u. Flur eingestellt. Die Bodensaugspannung in 15 cm Tiefe steigt deshalb zunächst nicht über 0,15 atm in W_3 und 0,05 atm in H_3 an. Der Verlauf der Saugspannungskurven bei Austrocknung und Wiederanfeuchtung gleicht dem bei H_1 , H_2 und W_1 , W_2 beschriebenen.

Die Bodenfeuchte zeigt in H_4 und W_4 nach Einstellen einer konstant über die ganze Vegetationsperiode beibehaltenen Stauwassertiefe von 20 cm u. Flur keine Veränderung. Die Werte liegen in beiden Lysimetern annähernd gleich hoch.

Aus versuchstechnischen Gründen kann im Versuchsjahr 1972 an den Lysimetern L/S und S/L nur eine Austrocknungsphase bei abgesenktem Grundwasserspiegel von 70 cm u. Gel. dargestellt werden (Abb. 2ob). Die Bodenfeuchtespannungen bei L/S steigen allmählich an und erreichen gegen Ende der Meßperiode ihren Endwert von 760 cm WS in 15 cm Tiefe.

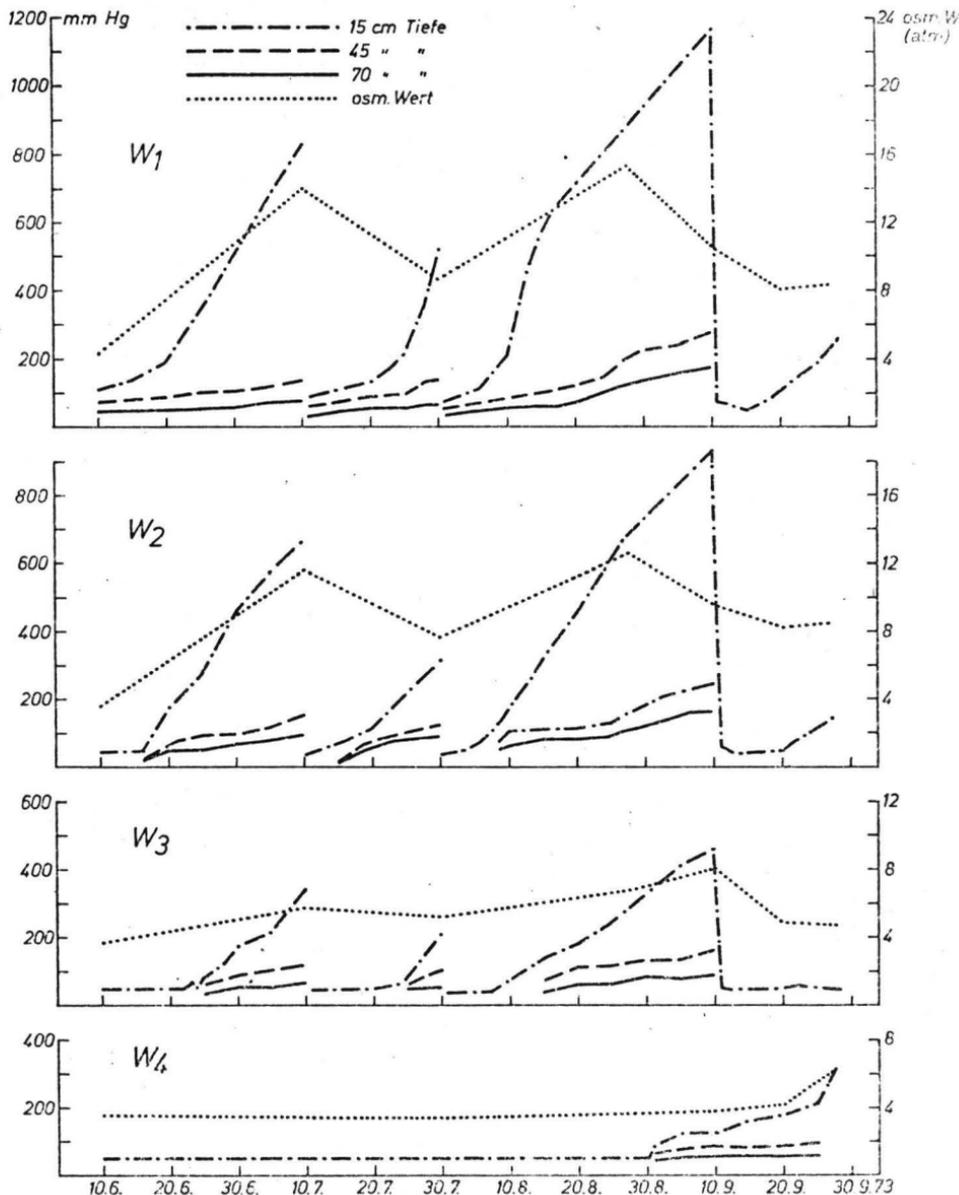
Die Bodenfeuchtespannung bei S/L verändert sich zunächst nur wenig, steigt dann aber stark an und erreicht ihren Endwert bei 870 cm WS in 15 cm Meßtiefe.

Die Ausschöpfung verläuft bei S/L, nachdem die nutzbare Speicherfähigkeit erschöpft ist, wesentlich schneller als bei L/S. S/L erreicht in der gleichen Ausschöpfungszeit einen höheren Bodenfeuchtwert.

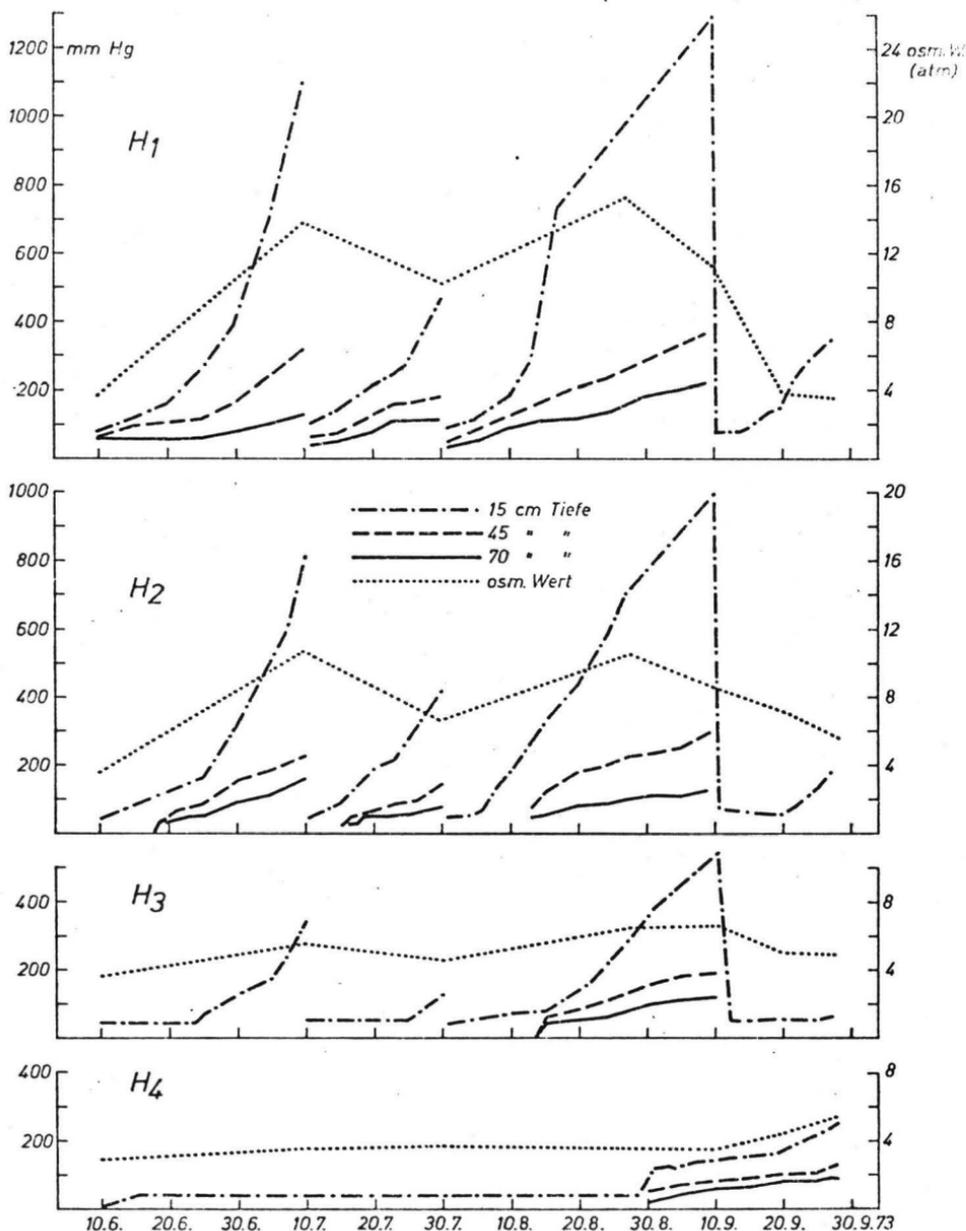
Die Ergebnisse der Untersuchungen des Versuchsjahres 1973, in dem nur Lysimeterversuche durchgeführt wurden, sind in den Abb. 21a, b dargestellt.

Der Verlauf der versuchsbedingten Austrocknung gleicht dem des Vorjahres, jedoch treten die Unterschiede zwischen den Standorten W und H nicht so deutlich hervor. Abweichend vom

Bodenfeuchte und osm. Wert *Festuca pratensis* (Wasserhorst)



Bodenfeuchte und osm. Wert von *Festuca pratensis* (Henstedt)



Vorjahr stellen sich auch die Werte der Bodensaugspannung am Ende der jeweiligen Meßperiode für H in jedem Falle höher ein. Der Verlauf der Wiederbefeuchtung entspricht nicht dem durch Porenverteilung und Kapillarität bedingten. Sie wurde künstlich durch vollständigen Überstau hervorgerufen, um einen möglichst schroffen Wechsel der Bodenfeuchte in ihrer physiologischen Auswirkung zu untersuchen.

Die Standorte L/S und S/L zeigen auch unter Wiesenschwingel bei Austrocknung einen den Vorjahresbeobachtungen vergleichbaren Verlauf (Abb. 22b).

In den Abbildungen 22a, b ist der Wasserverbrauch (Nachlieferung aus dem Grundwasser) bei niedrigen und hohen Grundwasserständen im Vergleich zur Bodenfeuchte in 15 cm Meßtiefe dargestellt. Bei den Varianten (W_4 , H_4 , L/S_2 , S/L_2), an denen während der Meßperiode ein niedriger Grundwasser- bzw. Stauwasserstand eingestellt ist, kennzeichnet der Wasserverbrauch die potentielle Evapotranspiration (E_{pot}) unter gegebener Vegetation. Der Witterungsverlauf am Lysimeterstandort kann damit ausreichend gekennzeichnet werden, da die Überdachung eine Berücksichtigung der Niederschlagsdaten überflüssig macht.

Mit zunehmender Austrocknung verringert sich die Wassernachlieferung und der Einfluß der klimatischen Faktoren. Die einzelnen Bodenarten verhalten sich hierbei unterschiedlich.

Im einzelnen stellen sich für W_3 , H_3 , W_2 , H_2 sowie L/S und S/L unter jeweils vergleichbaren klimatischen Bedingungen folgende Verhältnisse ein (Abb. 22a, b).

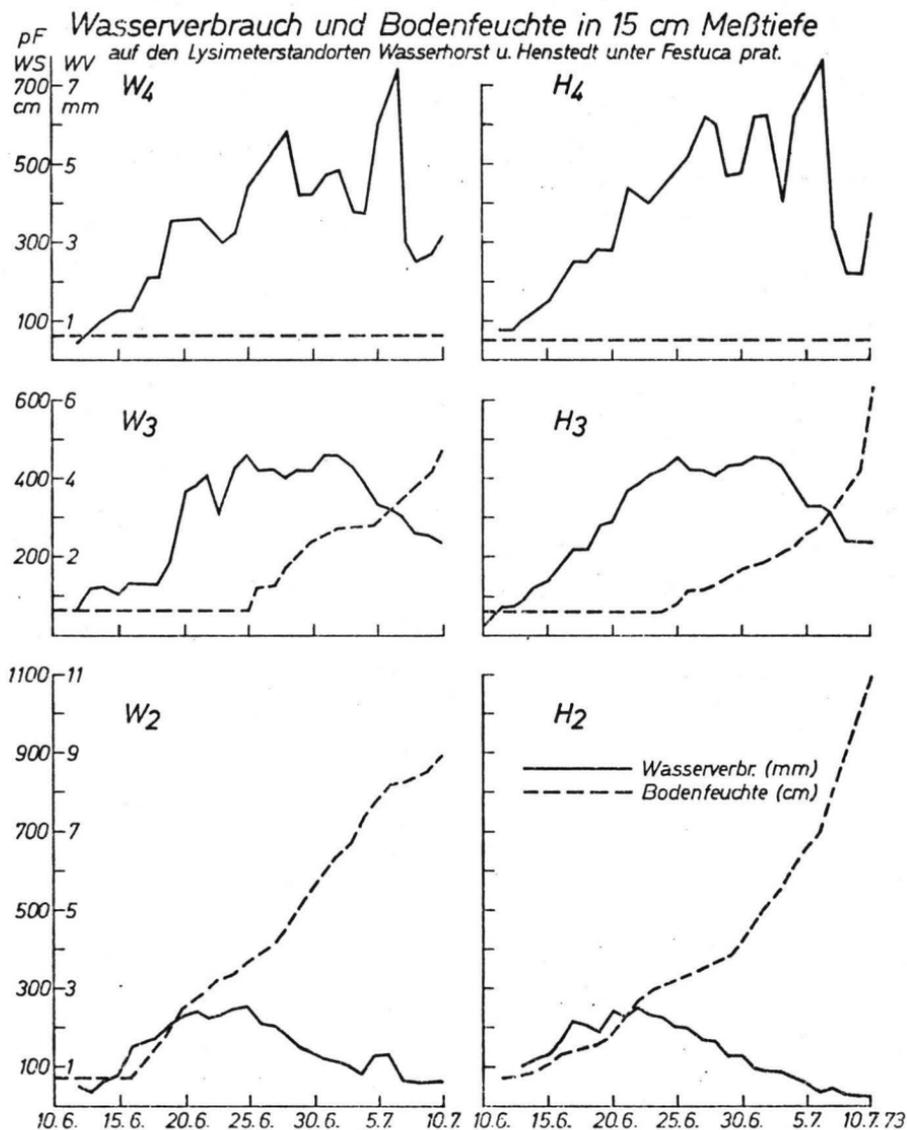
W_3 witterungsabhängiges Ansteigen und Abfallen des Wasserverbrauches bis ~ 260 cm WS, danach mit weiter ansteigender Bodensaugspannung, witterungsunabhängiger Abfall.

H_3 witterungsabhängiges Ansteigen und Abfallen des Wasserverbrauches bis ~ 200 cm WS, danach wie W_3 .

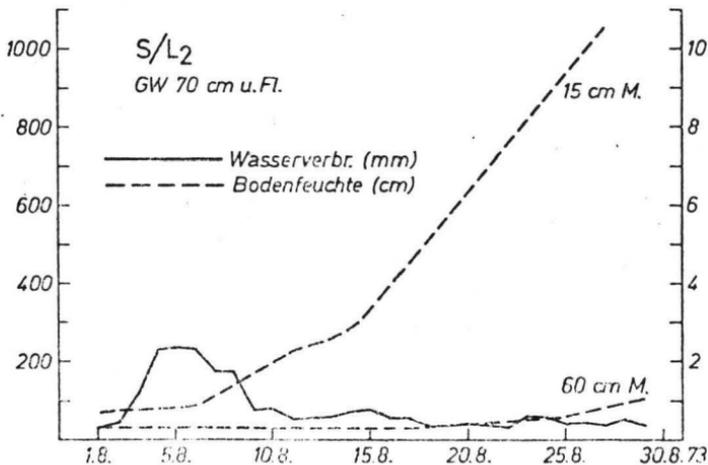
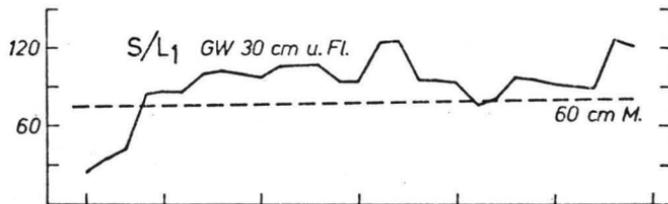
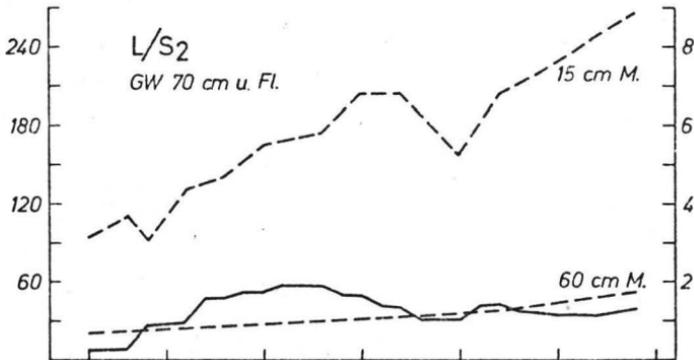
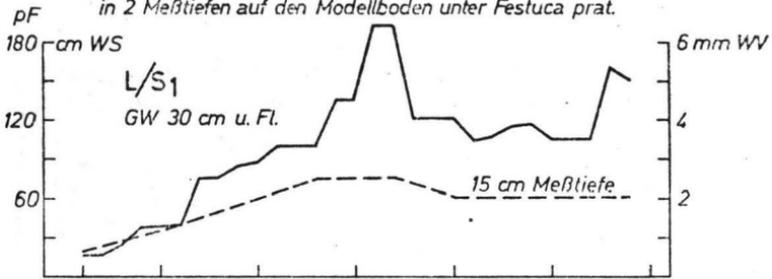
W_2 witterungsabhängiges Ansteigen und Abfallen des Wasserverbrauches bis ~ 360 cm WS, danach wie W_3 .

H_2 witterungsabhängiges Ansteigen und Abfallen bis ~ 260 cm WS, danach wie W_3 .

Abb. 22 a



Wasserverbrauch und Bodenfeuchte in 2 Meßtiefen auf den Modellboden unter *Festuca prat.*



Für W_1 und H_1 können aus versuchstechnischen Gründen keine Werte angegeben werden (undichte Lysimeter).

L/S witterungsabhängiges Ansteigen und Abfallen des Wasserverbrauches bis ~ 180 cm WS, danach wie W_3 .

S/L witterungsabhängiges Ansteigen und Abfallen bis ~ 110 cm WS, danach wie W_3 .

Zunächst trocken gezogene Pflanzen (W_2, H_2) sind länger in der Lage ihren Wasserbedarf bei gleichzeitig eingeschränktem Wasserverbrauch zu decken, als feucht gezogene (W_3, H_3).

Für die verschiedenen Bodenarten stellt sich der Umkehrpunkt des Wasserverbrauches in der Reihenfolge der Bodenfeuchtespannungen W H bzw. L/S S/L ein.

6.3 Stoffwechselfynamik der Versuchspflanzen

6.3.1 Die Hydratur der Testpflanzen

6.3.1.1 Der Tagesgang des osmotischen Wertes

Der direkte Einfluß meteorologischer Faktoren (Temperatur, Luftfeuchte) auf den Wasserhaushalt von *Deschampsia caespitosa* geht aus Abb. 23a, b hervor.

Die im Zeitraum von 8-17 Uhr stündlich ermittelten, von den meteorologischen Faktoren abhängigen osm. Werte (Ordinate) werden hierbei im zeitlichen Ablauf (Abszisse) als Tagesgang dargestellt.

Zur Gewinnung der Preßsäfte werden nur Pflanzen verwendet, die in unmittelbarer Nachbarschaft aufgewachsen sind (vergleichbare Bodenfeuchte und Nährstoffversorgung) und ein gleiches Erscheinungsbild zeigen (vergleichbares Alter).

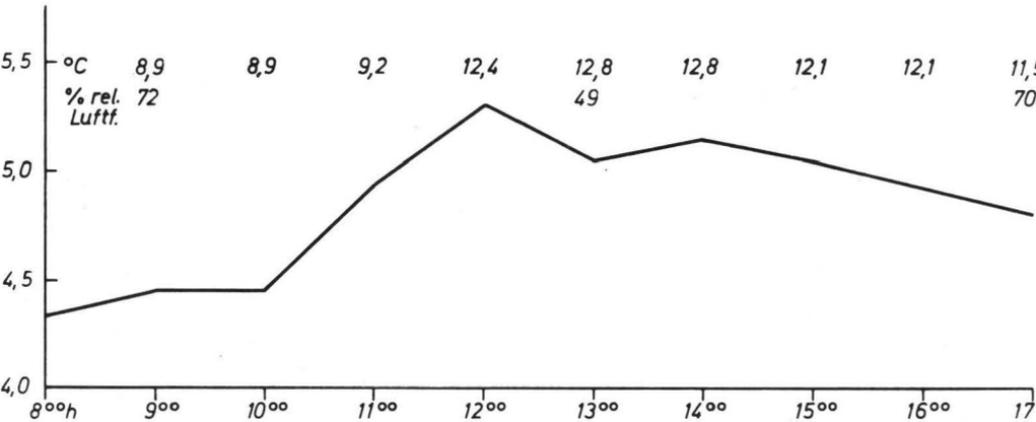
Es zeigt sich, daß der osm. Wert von Tagestemperatur und Luftfeuchte (Sättigungsdefizite) beeinflußt wird. Ansteigende Temperatur und absinkende Luftfeuchtigkeit führen zu Hydraturerniedrigung = steigender osm. Wert. Nach Absinken der Temperatur und Anstieg der Luftfeuchte, bewegt sich die Hydratur auf ihr Ausgangsniveau zu.

Ebenfalls kann eine Abhängigkeit des osm. Wertes vom Bewölkungsgrad festgestellt werden (Abb. 23b).

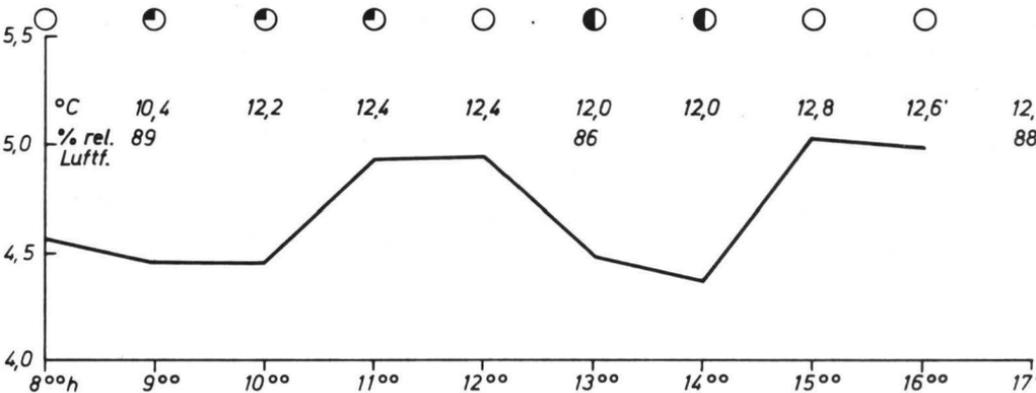
*Witterungsabhängigkeit des osmotischen Wertes
von Deschampsia caespitosa*

Osm. W.
(atm.)

a) an einem heiter wolkenlosen Tag (21. 5. 71)



b) an einem heiter bis wolkigen (Schauer) Tag (20. 6. 71)



Tagesgang des osmotischen Wertes von Mais (12.7.72)

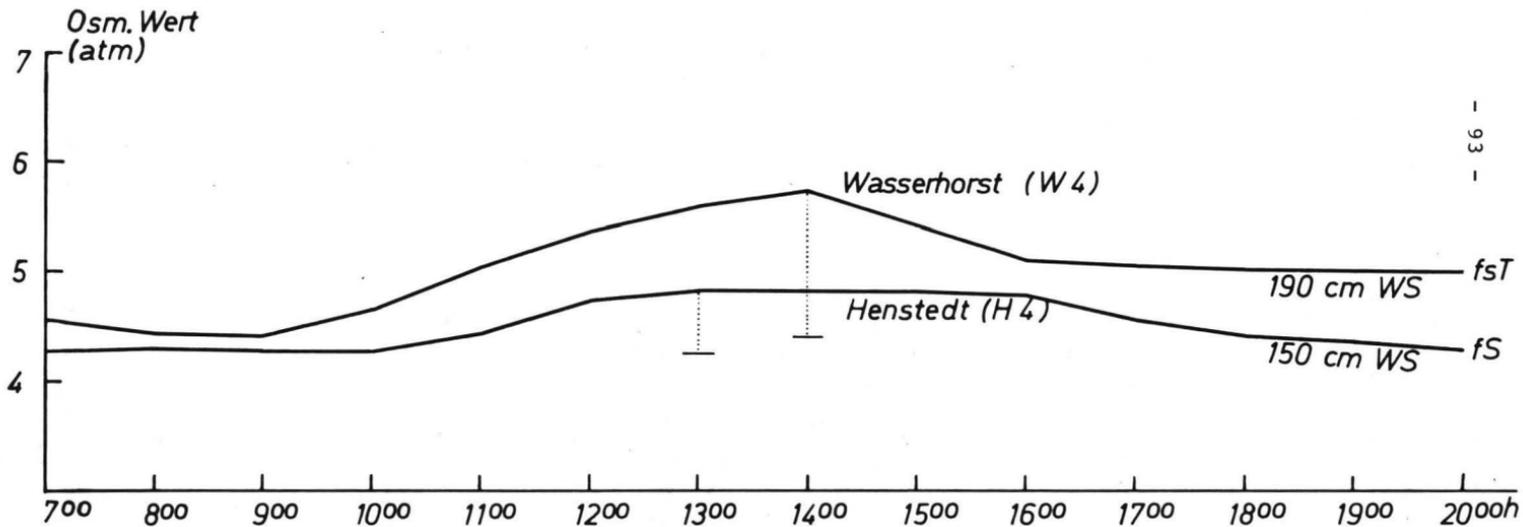
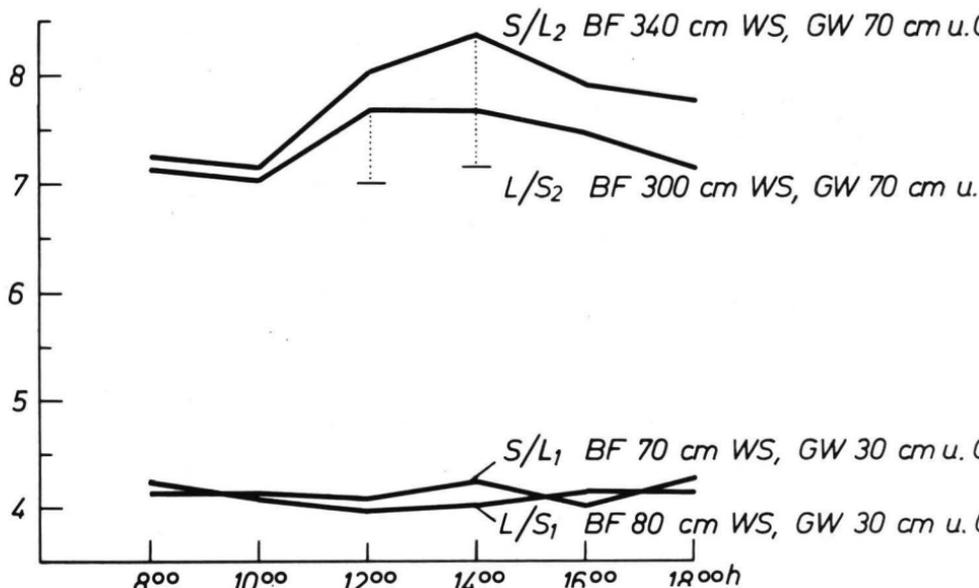
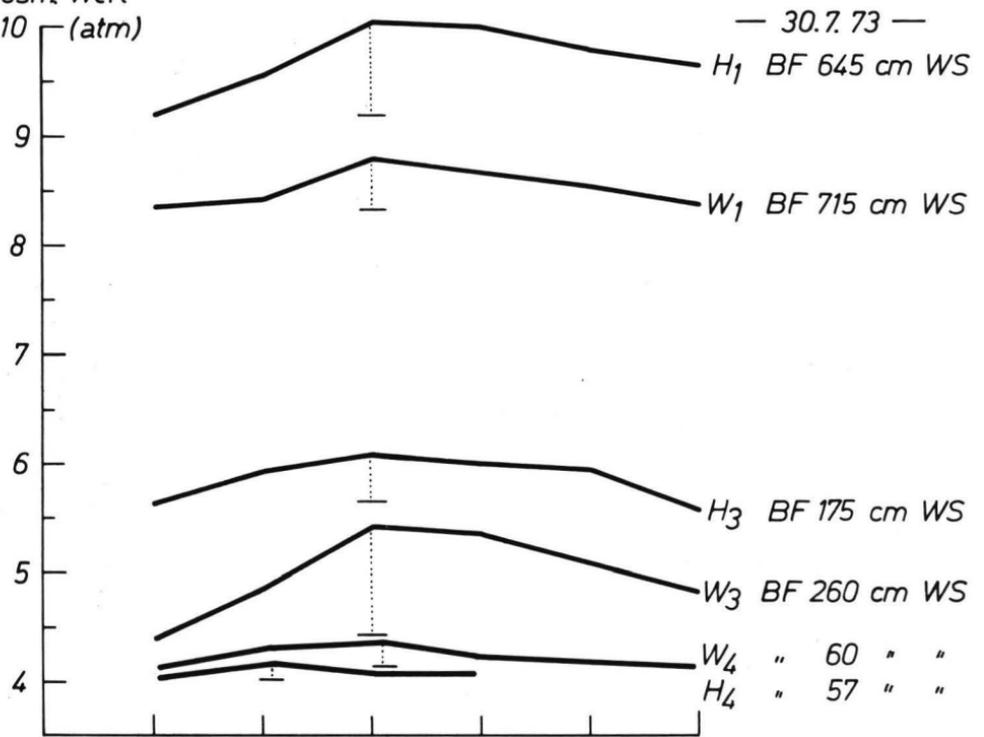


Abb. 23 d ^{-94 -} Witterungsabhängige Tagesgänge
 bei verschiedener Bodenart und Bodenfeuchte
 (*Festuca pratensis* 1973)

osm. Wert
 10 (atm)



Um möglichst gut vergleichbare Meßwerte zu erhalten, werden für alle folgenden Untersuchungen die Proben nur an wolkenlosen oder schwach bewölkten Tagen in der Zeit von 12-14 Uhr gewonnen.

In Abb. 23c ist der Einfluß der meteorologischen Faktoren auf den osm. Wert von Mais dargestellt. Zur Untersuchung gelangen Proben von den Naßstandorten W_4 und H_4 (GW 30 cm u. Gel.).

Beide Kurven zeigen neben dem Einfluß klimatischer Faktoren deutlich standortspezifische Unterschiede. Die Kurve vom Standort W weist hierbei eine größere Amplitude auf als die von H.

Aus den Meßwerten der Abbildung 23c ist ebenfalls zu ersehen, daß die Hydratur am Abend (20^{00}) den morgendlichen Ausgangswert wieder erreichen kann (Kurve H_4).

Zur Aufklärung möglicher standortabhängiger Einflüsse auf den Tagesgang des osm. Wertes werden im Versuchsjahr 1973 Untersuchungen mit *Festuca pratensis* auf verschiedenen Standorten bei unterschiedlicher Bodenfeuchte unternommen.

Die entsprechenden Tagesgänge sind in Abb. 23d dargestellt.

Bei niederen Bodenfeuchtespannungen (um FK) zeigen die Tageschwankungen des osm. Wertes eine geringere Amplitude als bei höheren (Amplitude L/S, S/L bei 80 bzw. 70 cm WS < Amplitude L/S, S/L bei 300 bzw. 340 cm WS).

Sowohl im niederen als auch im höheren Saugspannungsbereich treten hierbei in Abhängigkeit von Bodenart und Profilaufbau Unterschiede auf.

Bei 190 (W_4) bzw. 150 (H_4) cm WS Amplitude $H < W$ (Abb. 23c).

Bei 300 (L/S) bzw. 340 (S/L) cm WS Amplitude $L/S < S/L$ (Abb. 23d).

Bei 415 (W_4) bzw. 340 (H_4) cm WS Amplitude $W_4 < H_4$ (Abb. 23d).

Bei 715 (W_1) bzw. 645 (H_1) cm WS Amplitude $W_1 < H_1$ (Abb. 23d).

Die abendlichen Endwerte liegen bei H und S/L über dem Ausgangswert vom Morgen. Bei W und L/S stellt sich zum Abend das Ausgangsniveau wieder ein (Abb. 23d $H_1, H_4, S/L$ bzw. $W_1, W_4, L/S$).

6.3.1.2 Der osmotische Wert in Abhängigkeit von der physiologischen Reife

Die osm. Werte einer im Wachstum ungestörten, (*Deschampsia caespitosa*) werden mit denen einer durch Nutzung wiederholt verjüngten Pflanze auf beiden Versuchsstandorten in zwei Versuchsjahren verglichen.

Die am selben Tage ermittelten osm. Werte der unterschiedlich alten Pflanzen (Ordinate) sind im zeitlichen Ablauf als Jahresgang dargestellt (Abb. 18a, b, 19a, b).

Der osm. Wert der ungestört reifenden Pflanze zeigt in allen Fällen ein höheres Niveau, als der durch die Nutzung stets verjüngter Sehr deutlich ist die Auswirkung physiologischer Alterung auf den osm. Wert von Mais zu beobachten (Abb. 20a, b).

Die Pflanzen der Lysimeter W_3 , H_3 , W_4 , H_4 zeigen trotz ständig niedriger Bodenfeuchtespannung und üppiger vegetativer Entwicklung bis zur Ernte ab 27.7. einen charakteristischen Anstieg des osm. Wertes, der aber schwächer ist als bei den unter steigender Bodensaugspannung aufgezogenen Pflanzen auf H_1 , W_1 bzw. wechselndem Wassermangel unterliegenden Pflanzen auf W_2 , H_2 .

6.3.1.3 Der osm. Wert in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte

Für diese Meßdaten wurde nur streng vergleichbares Untersuchungsmaterial verwendet. Die Darstellung erfolgt als Jahresgang.

Im Versuchsjahr 1971 werden nur Freilanduntersuchungen durchgeführt. Abb. 18a zeigt den osm. Wert von *Deschampsia caespitosa* im zeitlichen Ablauf bei in Abhängigkeit von den Niederschlägen wechselnder Bodenfeuchte.

Trotz steigender Bodenfeuchtespannung in 15 und 30 cm Meßtiefe sinken die osm. Werte bei Standort Wasserhorst zunächst schwach ab. Erst ab 20.6. ist ein Ansteigen des osm. Wertes zu verzeichnen. Nach Wiederbefeuchtung ab 20.8. erreicht die Hydratur ihr niedriges Ausgangsniveau nicht wieder.

Bei Standort Henstedt (Abb. 18b) zeigen die osm. Werte sowohl der jüngeren als auch der älteren Pflanze eine Reaktion auf

wechselnde Bodenfeuchte. Hier stellen sich die Schwankungen auf einem deutlich höheren Niveau als beim feuchteren Standort Wasserhorst ein.

Im Versuchsjahr 1972 werden die Versuche mit *Deschampsia caespitosa*, *Rumex acetosa* und *Ranunculus acer* fortgesetzt. Die in Abb. 19a, b dargestellten Jahresgänge von osm. Werten und Bodenfeuchte weisen die gleichen Abhängigkeiten auf wie im Vorjahr. Besonders deutlich kommt in Abb. 19a (Ende Juni) der Abfall des osm. Wertes beim Bodenfeuchteanstieg beim Standort Wasserhorst zum Ausdruck.

Zusätzlich sind in dieser Darstellung die Jahresgänge des Stau- bzw. Grundwassers sowie der Monatssummen von Niederschlag und Verdunstung eingetragen.

Diese weisen den Standort H als den trockeneren aus, was aus den Bodenfeuchtwerten und den osm. Werten bereits abgelesen werden konnte.

Abb. 20a, b zeigt den Jahresgang des osm. Wertes von Mais im Vergleich simulierter Wechselfeuchte auf den Lysimeterstandorten Wasserhorst und Henstedt.

Mit zunehmender Austrocknung im Hauptwurzelraum (~ 15 cm) steigt der osm. Wert an (W_1, H_1, W_2, H_2 bis 27.7.) Bis etwa 10.7. ist auf diesen Standorten eine Proportionalität zwischen osm. Wert und Bodenfeuchte in 15 cm Meßtiefe zu verzeichnen. Mit zunehmender Austrocknung des Hauptwurzelraumes stellt sich ab 10.7. diese Beziehung des osm. Wertes zur Bodenfeuchte und der nächst tieferen Meßtiefe ein.

Ab 27.7. steigt auf W_1 und H_1 der osm. Wert stark an und strebt danach ab 8.8. allmählich seinem Höchstwert zu.

Wird nach vorausgegangener längerer Trockenperiode der Böden eine Feuchtphase eingeschoben (W_2, H_2 27.7.), so bleibt der durch physiologische Alterung bedingte Anstieg des osm. Wertes erhalten. Wohl bestehen hierbei aber graduelle Unterschiede zwischen den beiden Standorten W und H. Auch der absolute Endwert des osm. Wertes ist bei diesem Bodenwasserhaushalt niedriger als bei kontinuierlicher Austrocknung.

Wird umgekehrt nach einer längeren Naßphase eine Trockenphase

eingeschaltet (W_3 u. H_3 27.7.), steigt der osm. Wert mit zunehmender Austrocknung stärker als bei unmittelbarer Austrocknung. Dies zeigt sich deutlich beim Vergleich von H_3 8.8. - 16.8. und H_1 8.8. - 16.8. Eine bei Wasserüberfluß aufgezogene Pflanze reagiert bei späterer Austrocknung empfindlicher als die einer fortschreitenden Austrocknung unterworfenen.

Bei einem erneuten Wechsel der Bodenfeuchte am 15.8. (W_3 u. H_3 wieder naß, W_2 u. H_2 wieder trocken) zeigt sich, daß mit zunehmender Austrocknung der osm. Wert weiter ansteigt (W_2 u. H_2 10.9.).

Bei Vernässung ist nur ein geringfügiger Abfall von dem einmal erreichten Niveau des osm. Wertes zu beobachten (W_3 u. H_3 10.9.).

Die Standorte W_4 und H_4 bleiben konstant vernäßt. Die vorausgehenden Bodenfeuchteschwankungen sind durch methodische Schwierigkeiten bei der Einstellung bedingt, zeigen aber sehr schön den Einfluß wechselnder Bodenfeuchte auf den osm. Wert der Pflanze (W_4 15.7. - 1.8.) vor Beginn der Kolbenbildung.

Im Versuchsjahr 1973 werden keine Felduntersuchungen durchgeführt. Auf der Lysimeteranlage wird Wiesenschwengel angebaut.

Da während zwei Wachstumsperioden der Wasserverbrauch ermittelt werden soll, können in dieser Zeit die osm. Werte nicht bestimmt werden. Die verbrauchte Pflanzenmenge hätte bei nur $0,07 \text{ m}^2$ Lysimeter-Nutzfläche Beeinträchtigungen bei der Ermittlung des Wasserverbrauches verursacht.

Die Bestimmung der osm. Werte erfolgt deshalb am Ende der jeweiligen Meßperiode. Es wird hierbei festgestellt, daß bei vergleichbaren Messungen steigenden Bodenfeuchtespannungen ebenfalls steigende osm. Werte zugeordnet sind (Abb. 21a, b).

Die osm. Werte der unter sehr trockenen Verhältnissen aufgezogenen Pflanzen schwanken bei nachfolgendem Bodenfeuchteswechsel um ein höheres Niveau als bei feuchter Aufzucht.

6.3.1.4 Der osmotische Wert verschiedener Pflanzenarten

Die in den Abb. 18-21 dargestellten Jahresgänge zeigen ein

artspezifisches Verhalten der osm. Werte der Versuchspflanzen. Verglichen mit Mais und Rasenschmiele steigen die osm. Werte von Wiesenschwingel bei zunehmender Wasserverknappung schneller an.

Der maximale osm. Wert von Wiesenschwingel liegt jedoch deutlich niedriger, als der des Mais. In den Abb. 19a, b, 24a, b ist das Verhalten von Rumex acetosa und Ranunculus repens dargestellt. Bodenfeuchteänderungen spiegeln sich ebenfalls in Schwankungen des osm. Wertes im Jahresverlauf wieder.

Ranunculus scheint auch als ältere Pflanze auf ein Abfallen der Bodenfeuchtespannung zu reagieren.

6.3.2 Das Verhalten wichtiger Metabolite in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte

6.3.2.1 Der Gehalt an Zuckern

Die chromatographische Zuckeruntersuchung der Maisextrakte im Versuchsjahr 1972 erbringt folgende Ergebnisse: Abb. 25a.

Glucose, 1; Fructose, 2 und Saccharose 3 werden identifiziert. Die auf Chromatogramm II auftretenden weiteren Reaktionszonen können mit den verwendeten Vergleichssubstanzen nicht bestimmt werden. Im Ablauf der Vegetationsperiode treten Veränderungen in der Anzahl der bestimmbareren Zucker auf.

Unterschiede in Anzahl und Gehalt (geschlossen durch Vergleich der Fleckengröße und ihrer Farbintensität, halbquantitativ) der identifizierten Zucker zwischen den Varianten $W_1 - W_4$ bzw. $H_1 - H_4$ (trocken bis naß) sind nicht erkennbar.

Im Ablauf der Vegetationsperiode treten folgende Veränderungen in der Anzahl der nachweisbaren Zucker auf.

Zu Versuchsbeginn - am 23.6. - zeigen die Varianten $H_1 - H_4$ Glucose, Fructose und Saccharose. Bei $W_1 - W_4$ tritt Saccharose zu diesem Zeitpunkt nicht auf. **In 15cm Meßtiefe weist H zu diesem Zeitpunkt aus versuchstechnischen Gründen in den einzelnen Varianten allerdings eine um 0,05-0,07 atm höhere Saugspannung auf als Wasserhorst ($W_1 - W_4$).** Am 12.7. treten die drei Zucker in allen Varianten $W_1 - W_4$ bzw. $H_1 - H_4$ auf. Keine Unterschiede in der Bodenfeuchte bestehen zwischen den Varianten zu diesem Zeitpunkt.

Abb. 24 a Osmotischer Wert von Preßsäften (14⁰⁰)
aus *Rumex acetosa* und *Ranunculus repens*
im Jahresablauf
— Versuchsstandort Wasserhorst —

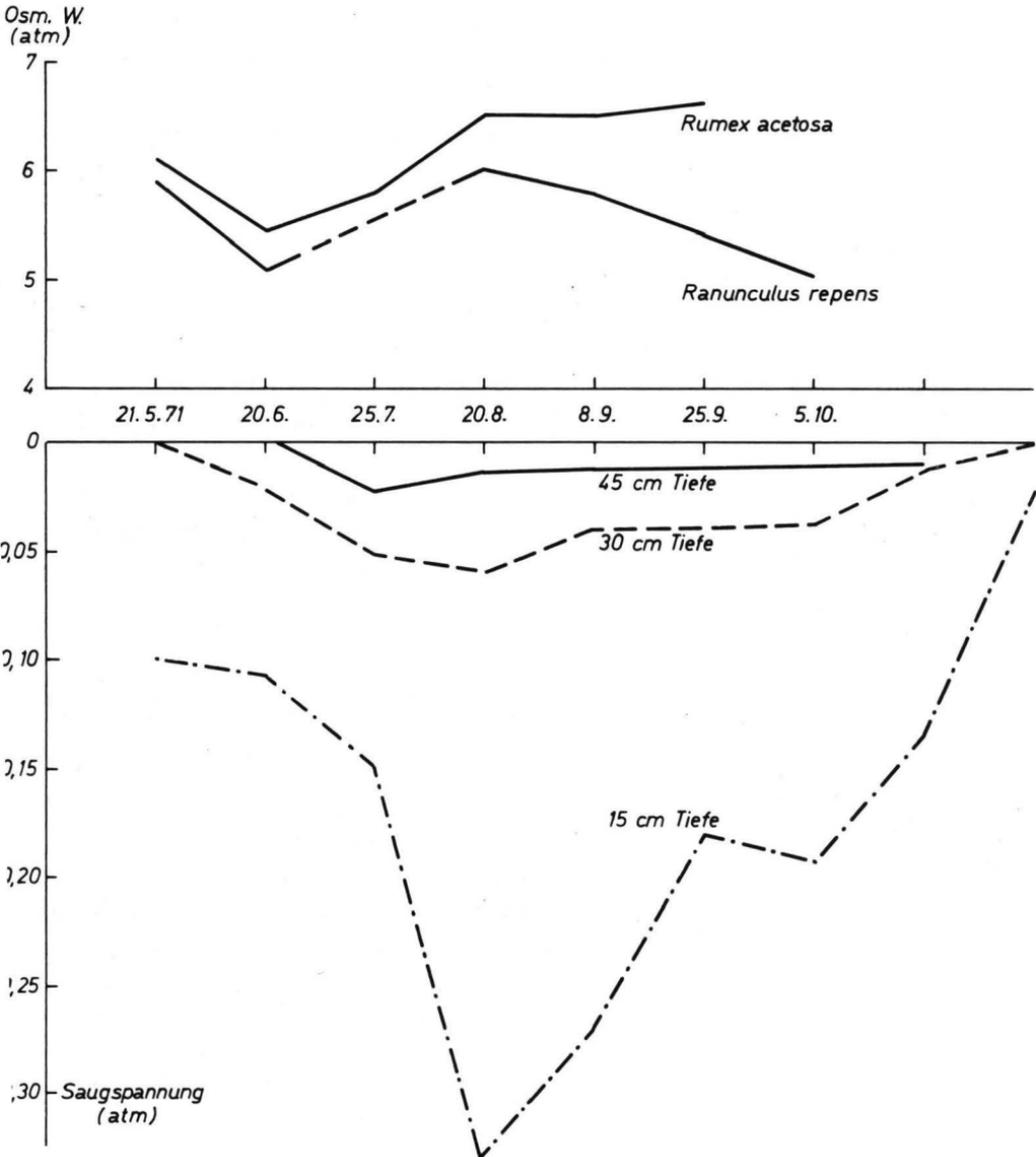


Abb. 24 b

Osmotischer Wert von Preßsäften (14⁰⁰)
aus *Ranunculus repens*
im Jahresablauf

— Versuchsstandort Henstedt —

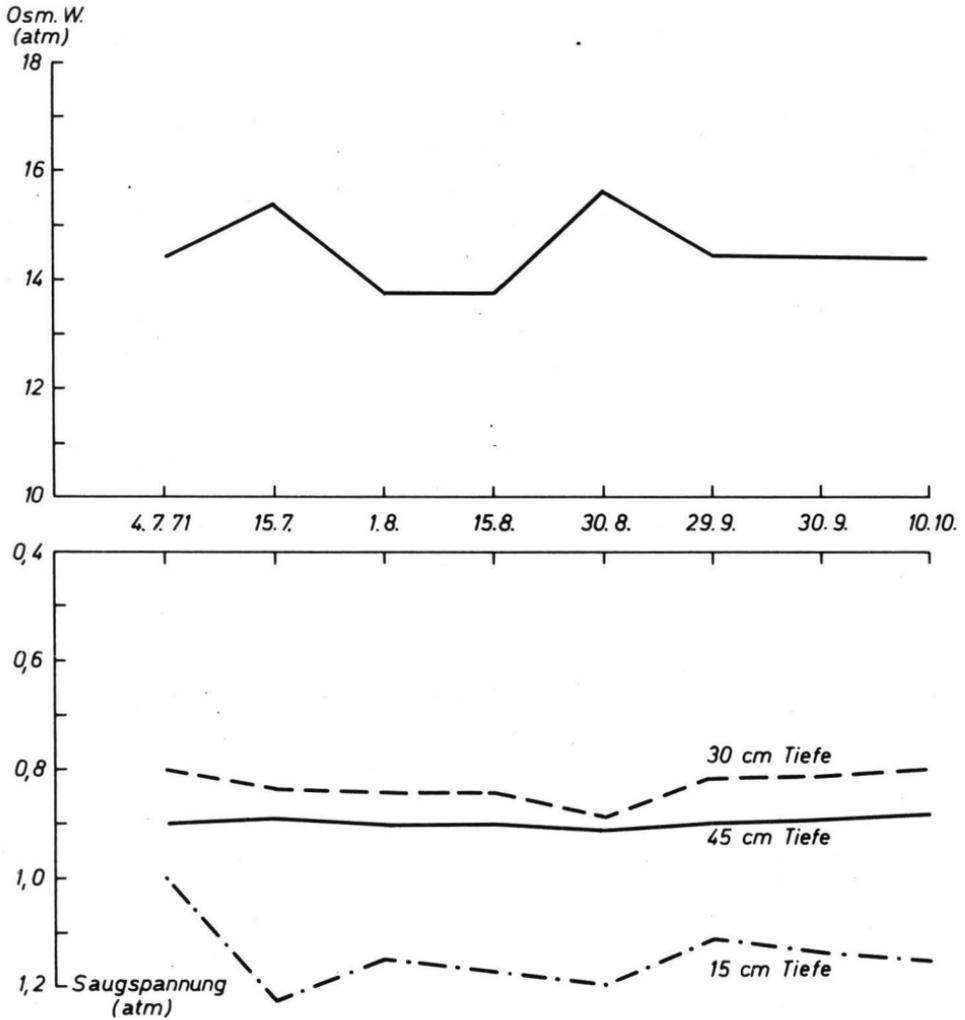
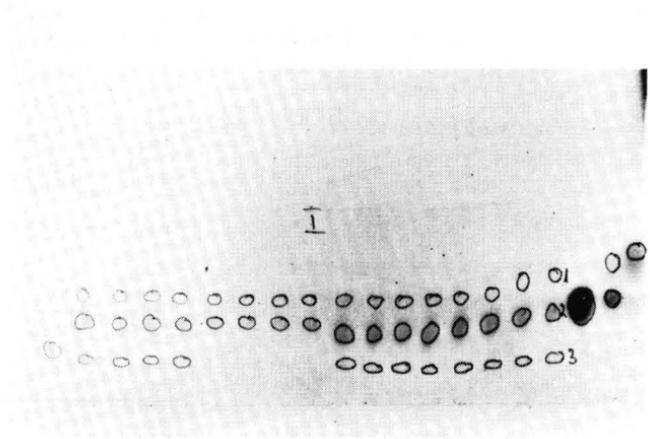
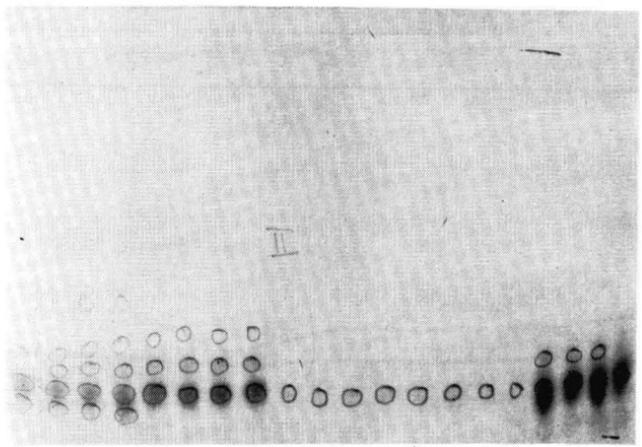


Abb 25 a

Chromatographische Trennung von Zuckern (Mais 1972)



H₁-H₄ W₁-W₄ H₁-H₄ W₁-W₄ Test
23.6. 12.7.



W₁-W₄ H₁-H₄ W₁-W₄ H₁-H₄ W₁-W₄
24.7. 16.8. 7.9.

Am 24.7. treten bei $W_1 - W_4$ zusätzlich zu Fructose, Glucose und Saccharose drei nicht näher bestimmte Zucker auf. Bei $H_1 - H_4$ fehlt Saccharose, zeigt aber auch zusätzlich einen nicht bestimmten Zucker. Die Bodenfeuchte schwankt von diesem Zeitpunkt an zwischen den einzelnen Varianten erheblich.

Nach der Maisblüte, am 16.8. ist in allen Varianten nur Glucose nachzuweisen. Am 7.9. sind in allen Versuchsgliedern $W_1 - W_4$ bzw. $H_1 - H_4$ Fructose, Glucose und Saccharose schwach nachweisbar.

Im Versuchsjahr 1973 treten in den mit Wiesenschwingel be-pflanzten Varianten $W_1 - W_4$ und $H_1 - H_4$ alle drei Zucker (Fr, Gl, Sa) auf (Abb. 25b).

Da nur die vegetative Wachstumsphase beobachtet wird, treten keine durch physiologische Alterung bedingte Veränderungen in der Anzahl der nachgewiesenen Zucker auf. Auch kurzfristige Änderungen im Wasserhaushalt rufen keine Änderungen im chromatographischen Zuckerspektrum hervor (Angaben über die jeweilige Bodenfeuchte der einzelnen Varianten in Tab. 8).

6.3.2.2 Der Gehalt an Carbonsäuren

In Abbildung 26 werden die Ergebnisse der chromatographischen Untersuchungen der Tricarbonensäuren dargestellt:

In den Versuchspflanzen Mais und Wiesenschwingel können Fumarsäure, Apfelsäure, Citronensäure, BTS, und Oxaloesigsäure nachgewiesen werden. Die in den Abbildungen dargestellten Chromatogramme stellen eine Auswahl aus vielen sich kaum unterscheidenden Exemplaren dar.

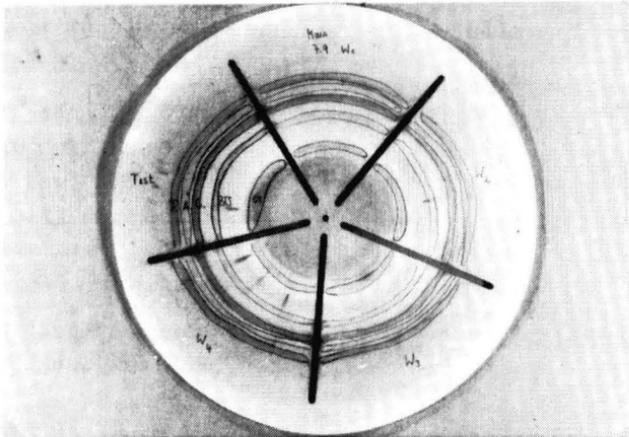
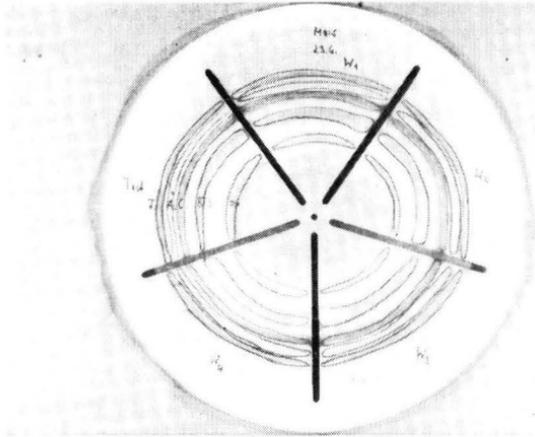
Qualitative (Anzahl der Carbonsäuren) Unterschiede zwischen den einzelnen unterschiedlicher Bodenfeuchte ausgesetzten Varianten sind nicht feststellbar. Die schwachen Reaktionszonen machen eine quantitative Unterscheidung unmöglich.

6.3.2.3 Der Gehalt an freien Aminosäuren

In den Versuchsjahren 1971 bis 1973 werden Preßsäfte und Extrakte (Gewinnung siehe Kap. 5.2) von *Deschampsia caespitosa*, *Zea mays* und *Festuca pratensis* chromatographisch untersucht.

Abb. 26 a

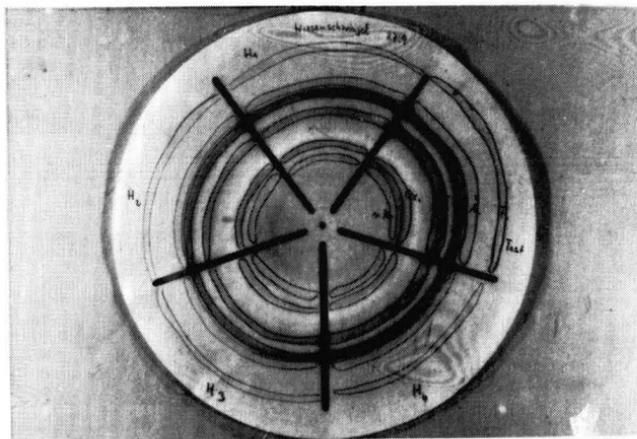
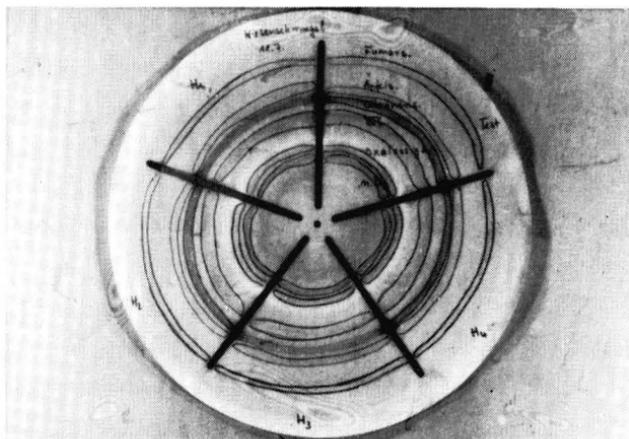
Chromatographische Trennung von org. Säuren(Mais 1972)



F=Fumarsäure, Ä= Äpfelsäure, C= Citronensäure,
BTS= Brenztraubensäure, Ox= Oxalessigsäure (von außen n. innen)

Abb 26b

Chromatographische Trennung von org. Säuren (Wiesenschwingel 1973)



Auf die Darstellung der Preßsaftuntersuchungen wird verzichtet, da wegen der geringen Aminosäurekonzentration am Start große Mengen aufgetragen werden müssen, wodurch die Trennung der einzelnen Aminosäuren beeinträchtigt wird. Außerdem wird durch unterschiedlichen Wassergehalt des Probenmaterials selbst eine halbquantitative Aussage erschwert. Auf eine Darstellung der Untersuchungen von *Deschampsia caespitosa* von den Freilandstandorten (Preßsäfte und Extrakte) wird ebenfalls verzichtet, weil eine Deutung der Aminosäurespektren, die durch den Ökotyp, durch die vom Wasserhaushalt des Standortes beeinflusste N-Dynamik und durch die Bodenfeuchte selbst bestimmt werden, im Rahmen dieser Arbeit nicht diskutiert werden soll.

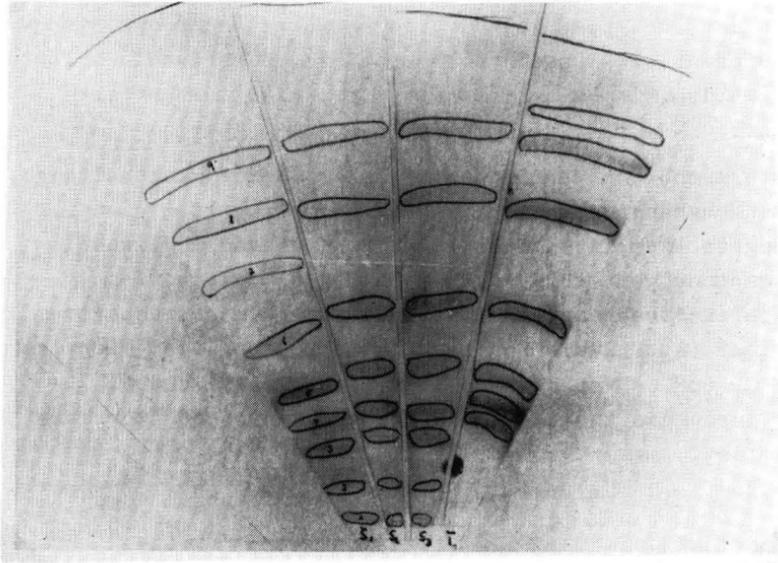
In Voruntersuchungen, bei denen *Primula specios* (gleichaltrige, unter Gewächshausbedingungen in Blumentöpfen mit gleicher Erde gezogene Exemplare) drei Tage lang unterschiedlichen Bodensaugspannungen (pF 0, pF 2,25, pF 2,6) unterworfen wird, sind bodenfeuchteabhängige Differenzen im Aminosäurespektrum feststellbar (Abb. 27a). Deutlich ist erkennbar, daß sich das Spektrum S_1 (pF 0) von den Spektren S_2 (pF 2,25) und S_3 (pF 2,6) durch die zusätzlich vorhandene Aminoisobuttersäure unterscheidet.

Bei den folgenden Untersuchungen an landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, die auf das gleiche Phänomen geprüft werden sollen, muß ein anderes Chromatographieverfahren (siehe Kap. 5.2.4) angewendet werden. Die gegenüber der *Primel* umfangreicheren Aminosäurespektren von Mais und Wiesenschwingel erfordern ein leistungsfähigeres Trennverfahren.

Im Versuchsjahr 1972 können im einzelnen für Mais folgende Aminosäuren identifiziert werden (Tab. 7), (Abb. 27b).

Abb. 27a

Papierchromatographische Trennung von Aminosäuren aus Extrakten von Primula species bei unterschiedlicher Durchfeuchtung des Bodens ($S_1 = p^F 0$, $S_2 = p^F 2,25$, $S_3 = p^F 2,6$)



Identifizierte Aminosäuren

- | | |
|---------------|-------------------------|
| 1.) Cys | 6.) Ala |
| 2.) Lys | 7.) Aminoisobuttersäure |
| 3.) Asp | 8.) Val |
| 4.) Asp + Gln | 9.) Leu |
| 5.) Gly | |

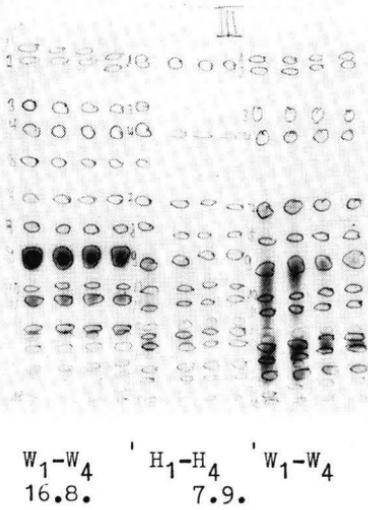
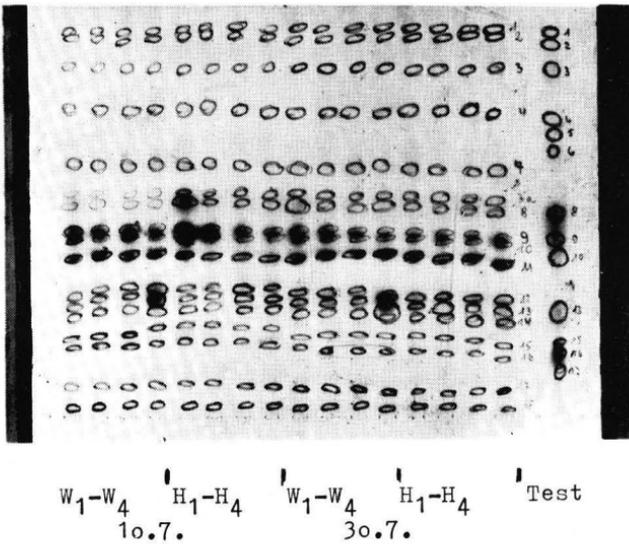


Abb. 27 c

Chromatographische Trennung freier Aminosäuren
(Wiesenschwengel 1973, Auswahl)



Tab. 7

Spektren freier Aminosäuren aus Extrakten von Mais
der Lysimeter H₁ - H₄ und W₁ - W₄

Nr.	Aminosäure	Mais		12.7.		27.7.		16.8.		7.9.	
		H	W	H	W	H	W	H	W	H	W
1	Leu	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
2	Ile	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
3	Phe	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
4	Val	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	Met	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	Try	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
7	Tyr	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+
8	Pro	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
9	Ala	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10	Thr	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+
11	Glu	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12	Ser	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
13	Gly	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+
14	Asp + Gln	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+
15	Arg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
16	His	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+
17	Lys	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+
18	Cys	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
n = 18		n = 12 12		10 13		8 16		11 17		14 16	

Zu Beginn der Vegetationsperiode zeigen die Pflanzen beider Standorte bei vergleichbarer Bodenfeuchte ein übereinstimmendes Aminosäurespektrum, wobei die Pflanzen von den Lysimetern W höhere Aminosäuregehalte aufweisen (geschlossen aus Farbintensität und Größe der Reaktionszonen).

Im Verlauf der Vegetationsperiode treten standortsspezifisch qualitative Veränderungen auf, die möglicherweise auf Unterschiede in der N-Dynamik bzw. physiologische Alterung zurückzuführen sind.

So sind am 12.7. bei $H_1 - H_4$ die Aminosäuren Leucin, Tyrosin und Threonin nicht nachweisbar. Bei $W_1 - W_4$ fehlt nur Threonin.

Am 24.7. fehlen bei $H_1 - H_4$ Tyrosin, Threonin, Glycin, Asparaginsäure, Glutamin und Histidin; Leucin tritt wieder auf. Bei $W_1 - W_4$ fehlt wieder nur Threonin; Isoleucin, Phenylalanin und Tryptophan treten auf.

Am 16.8. tritt bei $H_1 - H_4$ Tyrosin wieder auf; Threonin, Glycin und Asparaginsäure/Glutamin fehlen.

Am 7.9. fehlt Tryptophan bei $W_1 - W_4$.

Zwischen den Varianten $W_1 - W_4$ bzw. $H_1 - H_4$ können keine qualitativen, wohl aber quantitative Unterschiede festgestellt werden.

Pflanzen von trockenen Standorten (W_1, H_1 27.7., 16.8., 7.9., W_2, H_2 27.7., W_3, H_3 16.8.) weisen einen höheren Gehalt an freien Aminosäuren auf als Pflanzen von feuchten bzw. nassen Standorten (W_4, H_4 27.7., 16.8., 7.9., W_2, H_2 16.8., H_2 7.9., W_3, H_3 7.9.).

In den Trockenvarianten scheint jedoch Prolin, vor allem oberhalb 1000 cm WS Bodenfeuchtespannung, in stärkerem Maße angereichert zu sein als die anderen Aminosäuren, während die Pflanzen der Feucht- bzw. Naßvarianten Prolin nur in Spuren aufweisen.

In der nachfolgenden Tabelle 8 wird ein Überblick über die Prolinanreicherung bei vorliegender Bodenfeuchte gegeben. Erhöhte Prolingehalte sind hierbei durch ++, Spuren von Prolin durch + gekennzeichnet.

Tab. 8

Prolingehalt von Mais und Bodenfeuchtespannung (BF)

Datum	Standort:	W ₁	W ₂	W ₃	W ₄	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄
23.6.72	BF (cmWS)	81	110	82	110	136	150	140	120
	Pro	+	+	+	+	+	+	+	+
12.7.	BF	475	545	218	180	450	255	220	150
	Pro	+	+	+	+	+	+	+	+
27.7.	BF	1030	610	190	70	950	830	110	60
	Pro	++	+	+	+	+	+	+	+
16.8.	BF	2000	70	550	70	2000	120	88	60
	Pro	++	+	+	+	+	+	+	+
7.9.	BF	8000	1300	70	80	2500	220	100	60
	Pro	++	++	+	+	++	+	+	+

Die chromatographischen Aminosäureuntersuchungen von Wiesenschwingel (Versuchsjahr 1973) ergeben folgendes:

Die standortspezifischen Unterschiede im Gesamtgehalt und Spektrum der Aminosäuren treten für W und H nicht auf. Zusätzlich zu den für Mais identifizierten und in Tab. 7 zusammengestellten AS kann für Wiesenschwingel Aminoisobuttersäure bestimmt werden. Die Pflanzen der Trockenvarianten zeigen einen höheren Gesamtaminosäuregehalt als Pflanzen der Naß- bzw. der Feuchtvarianten. Prolin wird hierbei wie bei Mais in stärkerem Maße angereichert als andere Aminosäuren. Die Reaktion des Prolin tritt bei Wiesenschwingel jedoch deutlicher auf als beim Mais (Abb. 27c).

Auf den Naßvarianten des Standortes W ist eine starke Anreicherung im "Glutamin - Asparaginsäure - Asparagin - Block" bei gleichzeitiger Abnahme der anderen Aminosäuren zu beobachten. Zwischenbeobachtungen des Chromatogrammes während der Farbentwicklung zeigen die schnellste und intensivste Reaktion an der Stelle der Asparaginsäure. Diese Beobachtung wird bei vollständiger Entwicklung durch Überlagerung der nur wenig voneinander getrennten Reaktionszonen von Glu, Asp, Asn verdeckt und äußert sich nur in der intensiveren Färbung des

gesamten Blocks. Ähnliches gilt für Prolin und Aminoisobuttersäure, deren Reaktionszonen sich ebenfalls überdecken. In der nachfolgenden Tabelle 9 wird ein Überblick über die Prolin- und Asparaginsäureanreicherung im Vergleich zur Bodenfeuchtespannung gegeben.

Tab. 9

Prolin- und Asparaginsäuregehalt von Wiesenschwingel bei unterschiedlicher Bodenfeuchtespannung (cm WS)

(Spuren: +; Anreicherung: ++; starke Anreicherung: +++; sehr starke Anreicherung: ++++)

Datum	Standort	W ₁	W ₂	W ₃	W ₄	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄
10.7.	BF	1150	900	468	61	1500	1100	465	65
	Pro	++++	+++	++	+	++++	+++	++	+
	Asp	+	+	+	++	+	+	+	+
30.7.	BF	715	435	286	60	640	570	174	57
	Pro	++	++	+	+	++	++	+	+
	Asp	+	+	+	++	+	+	+	+
27.8.	BF	1180	940	380	61	1360	980	400	65
		++++	+++	+	+	++++	+++	++	+
		+	+	+	++	+	+	+	+
10.9.	BF	1600	1280	625	164	1780	1300	750	190
	Pro	++++	++++	++	+	++++	++++	++	+
	Asp	+	+	+	+	+	+	+	+
20.9.	BF	136	68	68	245	204	95	82	230
	Pro	+	+	+	+	++	+	+	+
	Asp	+	+	+	+	+	+	+	+
27.9.	BF	415	180	82	420	465	260	110	338
	Pro	++	+	+	++	++	+	+	+
	Asp	+	+	++	+	+	+	+	+

Standortsspezifische Unterschiede bei der Prolin-anreicherung können aus den vorliegenden Daten nicht geschlossen werden. Es gilt für beide Standorte:

Bodenfeuchtespannung	> 400 cm WS	Prolingehalt	++
"	> 900 cm WS	"	+++
"	> 1100 cm WS	"	++++

14 Tage nach Wiederbefeuchtung ist die Prolinanreicherung abgebaut. Bei erneuter Austrocknung stellt sich wieder ein höherer Prolingehalt ein.

6.3.3 Der Eisen- und Mangangehalt in Boden und Pflanze

6.3.3.1 Der Eisengehalt von *Deschampsia caespitosa* in Abhängigkeit vom Aluminiumchlorid-löslichen Eisen des Bodens

Die Abbildungen 28a, b, c geben eine Darstellung über den Eisengehalt des Bodens in 10, 25, 47 und 85 cm Meßtiefe und Pflanze (*Deschampsia caespitosa*) im Ablauf eines Jahres auf den beschriebenen Standorten. Im Verlauf des Untersuchungsjahres 1971 ändert sich der Eisengehalt in den unteren Bodenschichten nur unwesentlich, was durch den außerordentlich trockenen Sommer 1971 erklärlich ist. Wechselfeuchte trat in diesem Zeitraum im Boden nicht auf. In den oberen Bodenschichten (10-19. 19-32 cm) ist allerdings eine schwache Abnahme des Fe^{2+} -Gehaltes erst ab September festzustellen.

Die Untersuchungen im Versuchsjahr 1972 beschränken sich auf die Bodentiefen von 10, 25 und 70 cm.

Die Fe^{2+} -Gehalte in 25 und 70 cm Meßtiefe zeigen nur Schwankungen innerhalb der Fehlergrenze. In 10 cm Tiefe ist eine Abnahme des Fe^{2+} -Gehaltes nach den vorangegangenen Trockenperioden vom 15.3. und 1.10. - 15.12.72 festzustellen. Der Schwankungsbereich des Fe^{2+} -Gehaltes im Boden im feuchten Versuchsjahr 72 ist geringer als im trockenen Jahr 71.

Den Pflanzen stehen in allen Bodenschichten stets ausreichende Mengen an Fe^{2+} zur Verfügung, bei einer möglichen Verknappung im Oberboden kann der Bedarf auch aus tieferen Bodenschichten gedeckt werden. Es ist deshalb nicht möglich einem beliebigen Bodeneisengehalt einen bestimmten Eisengehalt in der Pflanze zuzuordnen.

Zum Ende der Vegetationsperiode ist eine Abnahme der Eisengehalte in der Pflanze zu verzeichnen. Die Abnahme beträgt beim Versuchsstandort Henstedt 25%, beim eisenreicheren Standort Wasserhorst sogar 40%.

Abb. 28 a

Fe-Gehalt von Pflanze (Deschampsia caespitosa) u. Boden im Jahresablauf

— Versuchstandort Wasserhorst —

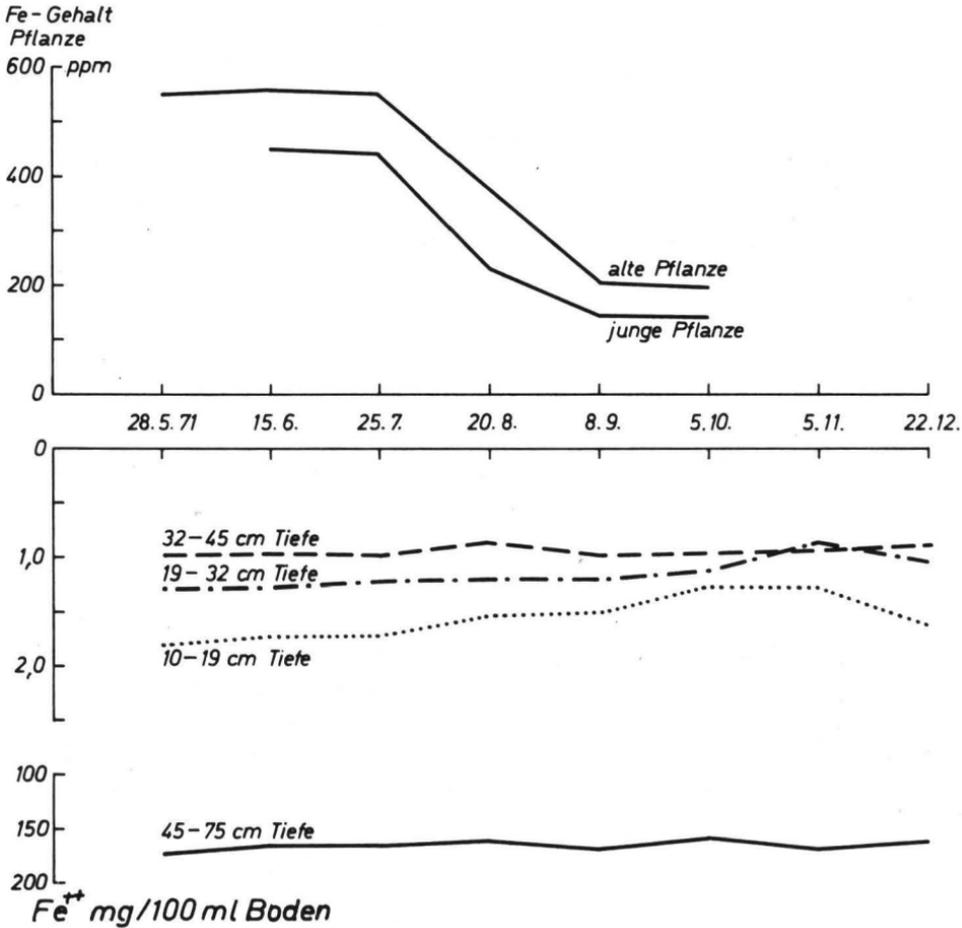
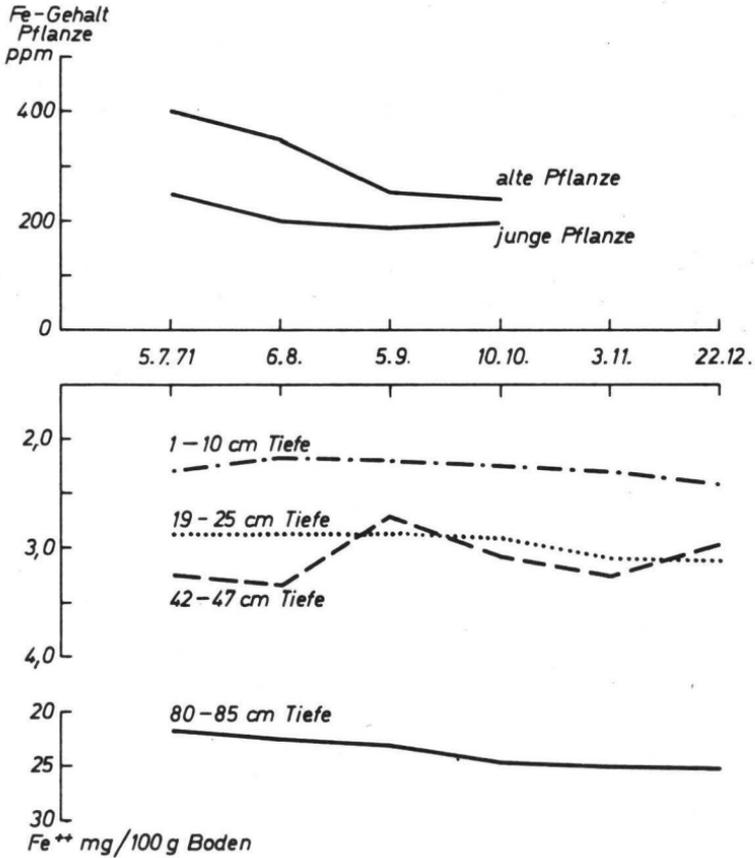


Abb. 28 b

Fe-Gehalt von Pflanze (Deschampsia caespitosa) u. Boden im Jahresablauf

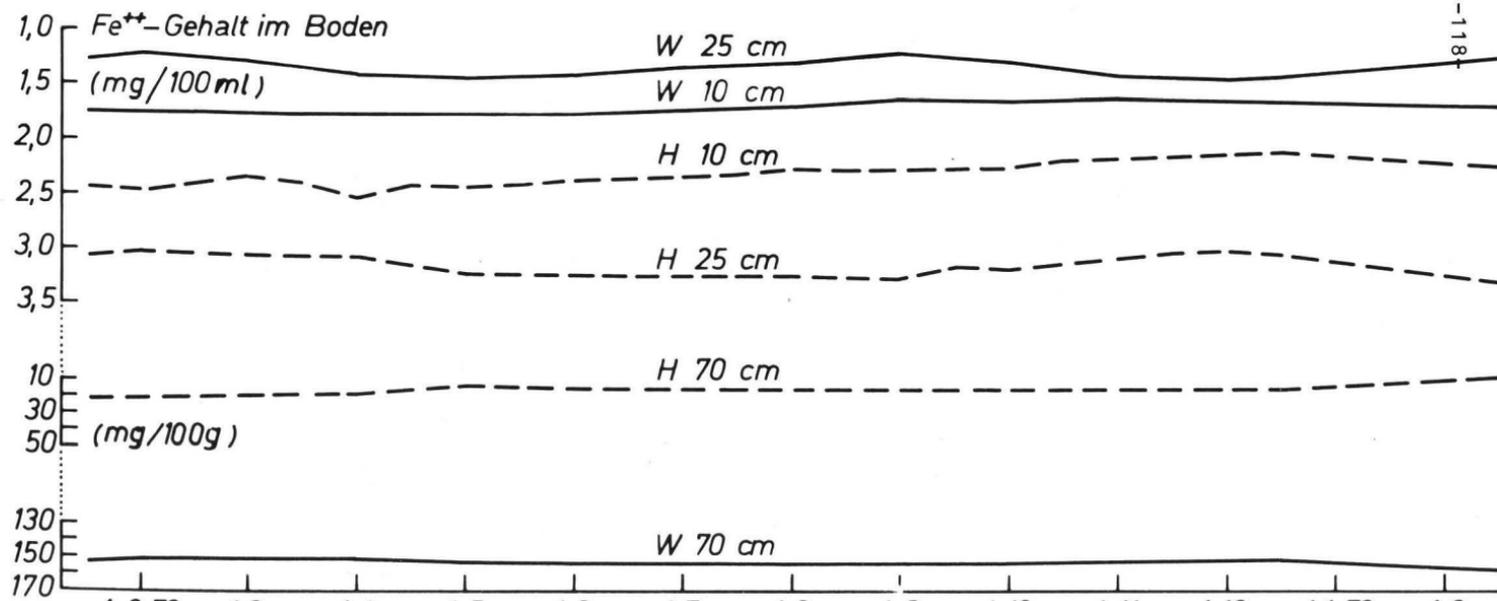
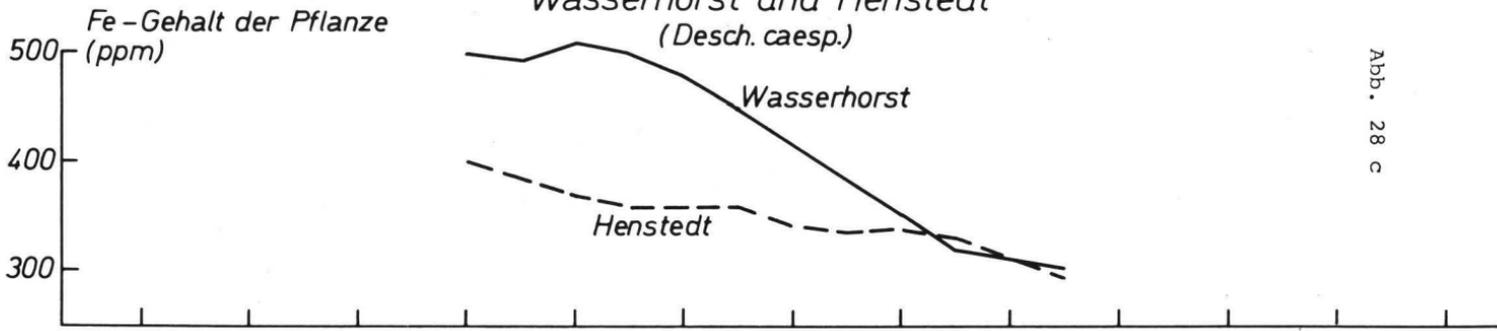
— Versuchsstandort Henstedt —



Eisen-Gehalte in Boden und Pflanze auf den Versuchsstandorten

Wasserhorst und Henstedt (*Desch. caesp.*)

Abb. 28 c



6.3.3.2 Der Mangangehalt von *Deschampsia caespitosa* in Abhängigkeit vom Aktivmangangehalt des Bodens

Beim Mangangehalt der Böden sind stets in 10 cm Tiefe auffallend höhere Werte als in 25 und 70 cm Tiefe festzustellen (Abb. 29a, b, c).

Soweit hier nicht bodengenetische Prozesse zum Ausdruck kommen, muß diese Feststellung auf die langjährige Düngung mit Thomasphosphat zurück geführt werden.

Im Bereich der S_d/G_r -Horizonte bleibt der Mn^{2+} -Gehalt im Jahresablauf konstant, kann im S_w - bzw. G_o -Horizont mit der jahreszeitlichen Änderung der Bodenwassergehalte um 5-6 ppm abnehmen. Bis zum Frühsommer ist die Abnahme des Mn^{2+} -Gehaltes im Boden mit einer Abnahme auch in der Pflanze verbunden.

Im Herbst jedoch ist mit Überschreiten des Maximums der Bodenaustrocknung ein Wiederanstieg des Mn-Gehaltes in der Pflanze festzustellen. Mangan scheint damit ein empfindlicheres Kriterium für Änderungen im Wassergehalt der Böden und damit ihres ROP zu sein als Eisen.

7 DISKUSSION

Zielsetzungen der Untersuchungen ist es, einen pflanzenphysiologischen Indikator für kurzfristige und langfristige Bodenwassergehaltsänderungen zu ermitteln.

Es wird dabei von der Vorstellung ausgegangen, daß erstens der Wasserhaushalt der Pflanze in irgend einer Form als Spiegelbild des Bodenwasserhaushaltes aufzufassen ist, und daß zweitens die durch die Bodenwasserdynamik ausgelösten bodendynamischen und -genetischen Prozesse in spezifischen Reaktionen der Pflanzen Ausdruck finden, welche ihrerseits zur Kennzeichnung des Bodenwasserhaushaltes verwendbar sind.

Für Trockenstandorte und für überflutete Böden werden derartige pflanzenphysiologische Indikatoren z.B. in der Bewässerungstechnik bzw. zur Ermittlung überflutungstoleranter Arten bereits angewandt (31, 95, 142).

Auf Feuchtstandorten wird bisher von dieser Methode nur wenig Gebrauch gemacht (140, 180, 181). Dabei ist zu vermuten, daß

Abb. 29 a

Mn-Gehalt von Pflanze (*Deschampsia caespitosa*) u. Boden
im Jahresablauf

————— Versuchsstandort Wasserhorst —————

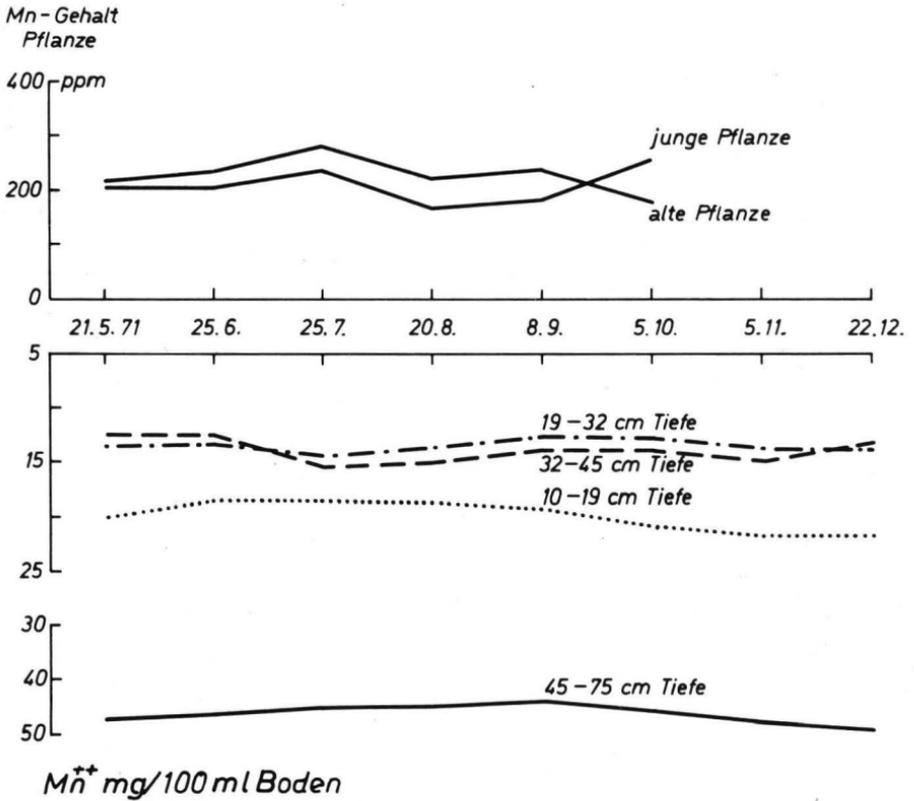
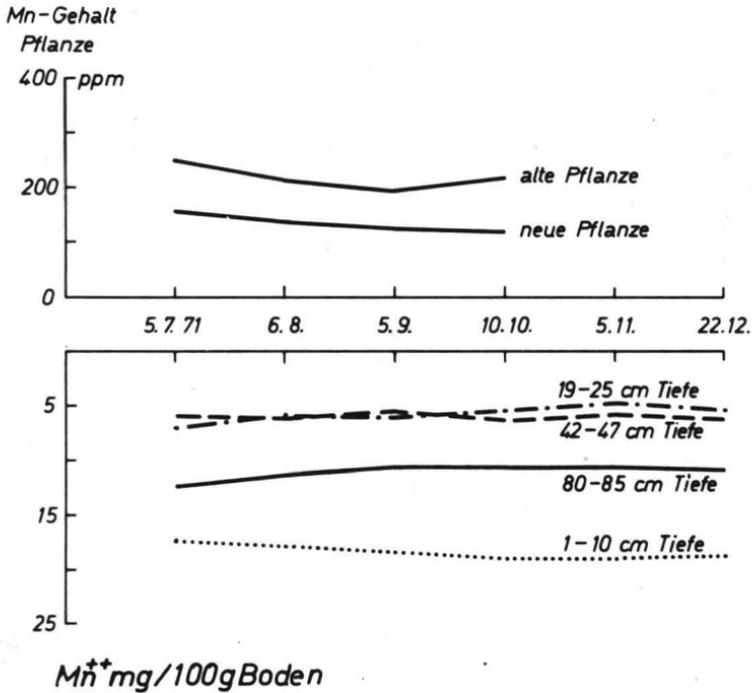


Abb. 29 b

Mn-Gehalt von Pflanze (*Deschampsia caespitosa*) u. Boden
im Jahresablauf
Versuchsstandort Henstedt



die Pflanzen besonders auf staunassen Böden mit ihrem schroffen Wechsel von Vernässung und Austrocknung eine ausgeprägte Reaktion zeigen.

Zunächst kommt es darauf an, in Freiland- und Modellversuchen den schwierigen Wasserhaushalt staunasser Standorte zu kennzeichnen, deren bodenphysikalische und -chemische Kennwerte vorliegen. Im folgenden soll dann die Reaktion der Pflanzen unter genau definierten und einstellbaren (Modellanlage) Bedingungen ermittelt werden.

Wasserdynamik

Die durch Niederschlag und Verdunstung ausgelösten, die Bodenwasserdynamik charakterisierenden Kräfte werden in ihrer Größe und Richtung durch Porenvolumen und -verteilung bestimmt.

Der Verlauf der Bodenfeuchtespannung nach Austrocknung oder Wiederbefeuchtung kann deshalb durch die Verteilung und die Kontinuität der Poren der einzelnen Horizonten gedeutet werden.

Die Porenverteilungsdiagramme (Abb. 7 u. 8) weisen den Standort Wasserhorst mit seiner in allen Horizonten höheren nWK als den Standort mit besserer ungesättigter Leitfähigkeit aus.

Lediglich im A_h zeigen beide Standorte eine nWK vergleichbarer Größenordnung (W 40 Vol%, H 37 Vol%). Die gesättigte Leitfähigkeit wird weitgehend durch den Gehalt an Grobporen bestimmt. Der geringere Gehalt an Grobporen im A_h des Standortes Henstedt bedingt den niedrigeren K_f -Wert gegenüber Wasserhorst, trotz vergleichbarer nWK.

Beim Standort Wasserhorst verursacht der Porensprung zwischen dem S_k - und G_r -Horizont bei abgesenktem Grundwasser und starken Niederschlägen Haftnässe infolge gestörter Versickerung durch Ausbildung tragender Menisken im S_k .

Am Standort Henstedt verursacht ein im Unterboden (S_d) anstehendes verdichtetes Substrat bei positiver klimatischer Wasserbilanz Stauwasser. Hierbei kann es aber auch im A_h zur Haftnässebildung kommen (Porensprung $A_h - S_{w1}$) wie der Bodenfeuchteverlauf im Versuchsjahr 1971 (Abb. 18b) zeigt. Auch die Tagwasserbildung wird hierdurch begünstigt. Die Differenzen zwischen den Meßtiefen für die Bodenfeuchtemessungen und denen

der Profilbeschreibung können unbeachtet bleiben, da der Profilaufbau selbst auf kurze Entfernung sehr stark wechselt. An der Stelle der Profilaufnahme können keine Messungen vorgenommen werden, da hier die Bodenmonolithe für die Modellanlage herauspräpariert wurden.

Die gute hydraulische Leitfähigkeit des Standortes W kommt auch in den Abbildungen 18a, 18b zum Ausdruck. Der Boden sättigt sich im Herbst bei negativer klimatischer Wasserbilanz durch kapillaren Aufstieg aus dem Grundwasser wieder auf.

Im einzelnen soll die Wasserdynamik der Standorte W und H und der Modellböden durch den Verlauf der Bodenfeuchtespannung an den Lysimetern unter Mais diskutiert werden (Abb. 20a, b).

Die Absenkung des Grundwassers (simuliertes Stauwasser) auf 120 cm Tiefe bei H_1 , W_1 u. H_2 , W_2 verursacht bis zum 2.7.72 auf beiden Standorten einen etwa gleichen Anstieg der Bodenfeuchtespannung in 15 cm Tiefe. Die vergleichbare Porenverteilung im A_n beider Böden ist dafür ausschlaggebend. Der frühere und steilere Anstieg der Bodenfeuchtespannung in 45 und 70 cm Meßtiefe bei H_1/H_2 resultiert aus der geringeren nWK des S_{w1}/S_{w2} beim Boden H gegenüber dem S_k bei W, in dem nur geringe Bodenfeuchteänderung zu verzeichnen ist.

Ab 2.7. beginnt beim Boden W_1/W_2 die Bodenfeuchtespannung in 15 cm Tiefe (190 cm WS) stärker anzusteigen als bei H. Möglicherweise kommt der hohe Gehalt an dränenden Poren im S_{w1} zum Tragen, in den das Tensiometer z.T. hineinragt.

Relativ geringe nWK und kapillare Leitfähigkeit bedingen in allen drei Meßtiefen bei H einen stärkeren Anstieg der Bodenfeuchtespannung als beim Boden W. Der Endwert der Bodenfeuchtespannungen in 15 cm Tiefe der sich bei W mit pF 3,9 (8000 cm WS) und bei H mit pF 3,4 (2500 cm WS) einstellt, kann nicht aus der Porenverteilung erklärt werden.

Es kann beobachtet werden, daß zunehmende Austrocknung und fehlende Beschattung bei W die Bildung einer 3-4 cm mächtigen Mullschicht ermöglichen, die bei Wiederbefeuchtung nur sehr schlecht benetzbar ist (Hysteresis). Die hohen Endwerte der Bodenfeuchtespannung können durch die Veränderung dieser oberflächennahen Schicht erklärt werden. Für diese Erklärung

spricht auch der höhere Wasserspannungswert der zunächst naß und dann trocken gehaltenen Variante H₃ gegenüber W₃ am 16.8. Die Bildung der MULLschicht ist zu diesem Zeitpunkt noch gering.

Die schnellere Wiederbefeuchtung des Standortes H gegenüber W nach Einstellung von Grundwasserständen bei 30 cm u. GOK erklärt sich ebenfalls aus der Porenverteilung. Die geringere nWK in den betreffenden Bodenschichten führt zu einer schnelleren Auffüllung des Porenvolumens in den betreffenden Bodenschichten bei H.

Aus dem Vergleich des Austrocknungs- mit dem Wiederbefeuchtungsverlauf kann bei beiden Standorten nicht auf Hysteresiseffekt geschlossen werden, obwohl dieses besonders bei W (hoher Gehalt an org. Substanz beeinträchtigt die Benetzbarkeit bei Wiederbefeuchtung) erwartet werden kann.

Der Austrocknungsverlauf in den einzelnen Meßperioden unter Wiesenschwingel im Versuchsjahr 1973 (Abb. 21a, b) zeigt deutlich die Auswirkung eines flachen Wurzelsystems. Die Bodenfeuchtespannung in 15 cm Meßtiefe steigt rascher an als unter Mais. Die Wasserspannungen in 45 und 70 cm Meßtiefe kennzeichnen wie unter Mais die schnellere Ausschöpfung von H gegenüber W.

Die meist niedrigeren Endwerte der Wasserspannung bei W bestätigen die Vermutung, daß die hohen Endwerte unter Mais durch Mullbildung im oberen Krumbereich verursacht werden. Unter Wiesenschwingel stellt sich eine ausreichende Beschattung ein, die eine zu hohe Austrocknung verhindert.

Der Verlauf der Wiederbefeuchtung ist willkürlich und soll deshalb nicht diskutiert werden.

Die in den Abbildungen 12 und 13 dargestellte Porenraumverteilung der Modellböden L/S und S/L erklärt den Verlauf der Wasserspannung bei Austrocknung. Hohe Grundwasserstände (GW bei L/S im L, bei S/L im S d.h. 30 cm u. GOK) führen zu geringem Anstieg der Saugspannungen. Hierbei bleibt die Saugspannung bei S/L während der gesamten Meßperiode unverändert, während sich bei L/S in Abhängigkeit von der Witterung (E_{pot}) Schwankungen einstellen, wofür die höhere

gesättigte Wasserleitfähigkeit von S gegenüber L verantwortlich ist (Abb. 22b).

Bei abgesenktem Grundwasser (Stauwasser)(GW bei S/L im L, bei L/S im S d.h. 70 cm u. GOK) erklärt sich die zunächst weiterhin niedrige Bodensaugspannung bei S/L (Abb. 20c, 22b) aus der hohen Speicherfähigkeit bei FK. Ist die Speicherkapazität bei FK erschöpft, erfolgt unmittelbar ein rascher Anstieg der Bodenfeuchte, der durch die geringe nWK und ungesättigte Wasserleitfähigkeit bedingt ist. Die geringe kapillare Nachlieferung trotz relativer Grundwassernähe begünstigt die rasche Ausschöpfung dieses Standortes.

Der dargestellte Austrocknungsverlauf ist typisch für alle Stauwasserpseudogleye.

Der Modellboden L/S weist eine geringere Speicherkapazität bei FK auf als S/L, ein unmittelbarer Anstieg der Bodenfeuchtespannung nach Grundwasserabsenkung ist die Folge. Eine rasche Ausschöpfung wie bei S/L tritt trotz ebenfalls geringer nWK nicht ein, da die höhere ungesättigte Leitfähigkeit eine bessere Nachlieferung aus dem Grundwasser ermöglicht.

Ein Vergleich der Ausschöpfung der beiden Standorte durch die beiden Testpflanzen Mais und Wiesenschwingel muß unterbleiben, da der Wiesenschwingel im Versuchsjahr 1973 besonders auf S/L ein ungleichmäßiges Wachstum zeigt.

Im folgenden soll die kapillare Wassernachlieferung der einzelnen Standorte in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte im Hinblick auf deren Leitfähigkeit im ungesättigten Zustand betrachtet werden.

Da im Bereich niederer Wasserspannungen (k_u -abhängig) die kapillare Nachlieferung vor allem durch klimatische Einflüsse bestimmt wird (39, 67, 146) soll die Wassernachlieferung durch das Verhältnis aktueller Wasserverbrauch ($WV_{akt} = E_{akt}$) zu potentieller Wasserverbrauch ($WV_{pot} = E_{pot}$) gekennzeichnet werden.

Bei guter Wasserversorgung der Pflanzen gilt $E_{akt} = E_{pot}$ d.h. $E_{akt}/E_{pot} = 1$. Das Verhältnis E_{akt}/E_{pot} wird jedoch immer kleiner und damit ungünstiger, je mehr E_{akt} im Vergleich zu E_{pot} abnimmt.

Trägt man $E_{\text{akt}}/E_{\text{pot}}$ gegen die Bodenfeuchtespannung auf, kann daraus auf k_u bei entsprechender Bodenfeuchte geschlossen werden.

Da bei trocken und feucht angezogenen Pflanzen verschiedene Umkehrpunkte der Bodenfeuchtespannung für den Wasserverbrauch vorliegen (trocken > feucht, Kap. 6.2), werden die Varianten W_2, H_2 (eine Woche feucht, dann Austrocknung) und W_3, H_3 (zwei Wochen feucht, dann trocken) gesondert betrachtet. Der unterschiedliche Wasserbedarf der Pflanzen während der einzelnen Vegetationsphasen (K-Faktor, 192) führt zu erheblichen Schwankungen bei den Meßwerten. In Abb. 30 wird der Übersicht halber nur die repräsentierende Kurve dargestellt. Die einzelnen Werte finden sich in Tab. A1.

Mit steigender Saugspannung im Boden ergibt sich ein S-förmiger Verlauf dieser so deutlich zu machenden Wassernachlieferung aus dem Boden (Abb. 30).

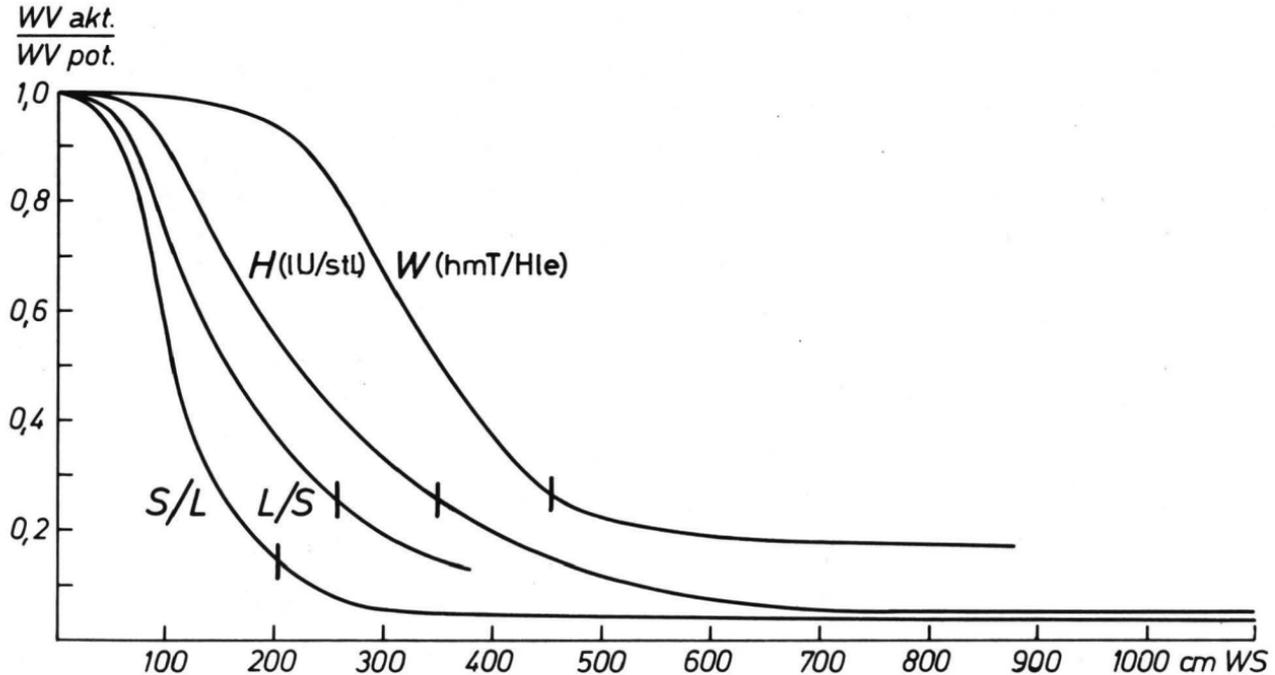
Der Modellboden S/L weist danach den stärksten Abfall der ungesättigten Leitfähigkeit auf. Im Bereich von 50-150 cm WS stellt sich hierbei zunächst eine sehr starke Abnahme ein, die dann mit geringerer Neigung einem Endwert bei 1100 cm WS zustrebt.

Für den Boden L/S kann das Verhalten nur im Bereich von 0-260 cm WS verfolgt werden. Im Bereich 60-260 zeigt sich mit zunehmender Bodenfeuchtespannung ein ähnlich schräges Absinken der ungesättigten Leitfähigkeit wie bei S/L.

Der fast parallele Verlauf der S-Kurven von W und H deutet auf ein ähnliches Verhalten der ungesättigten Leitfähigkeit bei Austrocknung. Die tieferliegende Kurve H bringt hierbei die geringere ungesättigte Leitfähigkeit des Standortes Henstedt gegenüber Wasserhorst zum Ausdruck. Der vergleichsweise hohe Endwert von W gegenüber H bzw. S/L macht die gute ungesättigte Wasserleitfähigkeit von W auch bei höheren Bodensaugspannungen besonders deutlich.

Sofern man besondere verdunstungshemmende Mechanismen (z.B. Xeromorphie) der Versuchspflanzen ausschließt, dürfte der untere Wendepunkt der jeweiligen Kurve den zur Wasserversorgung der Pflanzen ausreichenden Saugspannungsbereich der

Die kap. Wassernachlieferung in Abhängigkeit
 von ansteigender Bodensaugspannung
 bei verschiedenen Bodenarten unter *Festuca prat.*



einzelnen Standorte begrenzen, d.h. bei S < 200 cm WS, bei T < 250 cm WS, bei H und W < 450 cm WS.

Auf die Darstellung des Wasserverbrauchs der Varianten W_2 , H_2 wird hierbei verzichtet, da nur Aussagen über die ungesättigte kapillare Leitfähigkeit der Standorte erfolgen sollen. Für eindeutige Aussagen über den Einfluß des Entwicklungszustandes (Sproß und Wurzel) von bei unterschiedlichen Bodenfeuchtebedingungen aufgezogenen Pflanzen auf den Wasserverbrauch reichen die Meßwerte W_2 , H_2 nicht aus. Aus Abbildung 22a kann jedoch abgeleitet werden, daß die unter trockenen Bedingungen aufgezogenen Pflanzen auf W_2 , H_2 aufgrund ihrer intensiveren Durchwurzelung länger (Umkehrpunkte des Wasserverbrauches: W_2 ab 360 cm WS abnehmender Verbrauch, H_2 ab 280 cm WS abnehmender Verbrauch) befähigt sind - bei gleichzeitig geringerem Wasserverbrauch (W_2 2,5 mm, H_2 2,5 mm bzw. W_3 4,6 mm, H_3 4,4 mm) - Wasser aus dem Boden aufzunehmen als die unter feuchten Bedingungen gezogenen auf W_3 , H_3 (Umkehrpunkt des Wasserverbrauches W_3 ab 260 cm WS, H_3 ab 200 cm WS). Die bessere ungesättigte Leitfähigkeit bedingt dabei die in beiden Fällen höheren Saugspannungswerte von W (s.o.).

Wasserdynamik der Pflanze

Nachdem einige Staunässemerkmale der untersuchten Standorte mit Hilfe der Wasserdynamik bestimmt wurden, erhebt sich die Frage ob der Pflanzenwasserhaushalt diese Ergebnisse bestätigt.

Die in Abb. 23a, b, c, d dargestellten Tagesschwankungen des osm. Wertes erklären sich auf verschiedene Weise. Erhöhte Transpiration (T) als Ausdruck gesteigerter Stoffwechselaktivität (Strahlungsintensität) oder eines hohen Sättigungsdefizites führt bei konstanter Wasseraufnahme (R) zu einem Bilanzquotienten ≥ 1 .

Es handelt sich hierbei um eine passive Erhöhung des osmotischen Wertes (Zunahme der Zellsaftkonzentration durch Abnahme des Wassergehaltes). Eine passive Erhöhung des osm. Wertes ist an wolkenlosen Tagen in den Vormittagsstunden bis 12 Uhr oder an bedeckten Tagen während Aufheiterungsperioden (erhöhtes Sättigungsdefizit) zu beobachten.

Von der passiven ist die aktive Erhöhung der Zellsaftkonzentration zu unterscheiden. Die Anreicherung osmotisch wirksamer

Substanzen (GAP, F6P, G6P) infolge gesteigerter Stoffwechselaktivität nach Zunahme der Strahlungsintensität verursachen hierbei selbst bei kurzen Aufheiterungen die Hydraturabnahme. Die tatsächliche Änderung des osm. Wertes ist als Summeneffekt aktiver und passiver Einflüsse aufzufassen.

Einer zu starken Hydraturabnahme wirkt die Pflanze entgegen durch Einschränkung der Transpiration (Einschränkung der stomatären Transpiration durch Schließen der Spaltöffnungen, der kutikulären durch Membranentquellung, 163, 172) oder Bildung osmotisch unwirksamer Substanzen (Saccharose, Stärke). Der Anstieg des osm. Wertes in den Vormittagsstunden und das Maximum der Tageswerte in der Zeit von 12-14 Uhr an wolkenlosen Tagen ist so zu erklären (38. 94, 95).

Der Abfall zum Abend hin resultiert aus der gegenüber der eingeschränkten bzw. absinkenden Transpiration gesteigerten Wasseraufnahme ($\frac{T}{R} \leq 1$).

Die stets höheren osmotischen Werte in der Pflanze in den Abendstunden gegenüber den Ausgangswerten vom Morgen werden durch Anreicherung osm. wirksamer Substanzen verursacht. Atmungsintensität und Syntheseleistung während der Nacht bestimmen die Höhe des folgenden Morgenwertes. Bei ausreichendem Wasserangebot kann der Einfluß direkter klimatischer Einflüsse (Sättigungsdefizit, Strahlungsintensität) auf die Hydratur durch physiologische Reaktionen reguliert werden.

Tritt eine passive Erhöhung des osm. Wertes ($\frac{T}{R} > 1$) durch Einschränkung von R infolge Wasserverknappung im Boden ein, so sind der physiologischen Regulation jedoch Grenzen gesetzt. Die Aufrechterhaltung optimaler Hydraturverhältnisse gelingt in diesem Falle nur durch morphologische Anpassung an die vom Bodenwassergehalt abhängige Wasseraufnahme nach der von Walter (172, 173) postulierten Kausalkette: Erschwerte Wasserversorgung - Erhöhung der Zellsaftkonzentration - Anstieg des osm. Wertes - Hydraturabnahme von Zellsaft und Plasma - Änderung der Plasmastruktur - morphologische abweichende Ausbildung der neugebildeten Organe.

Die in Abb. 23c, d dargestellten Tagesgänge zeigen hierbei deutlich standortspezifische Reaktionen.

Abhängig von der Bodenfeuchtespannung stellen sich auf den einzelnen Standorten folgende Tagesamplitudendes osm. Wertes ein:

W_4 60 cm WS: 0,2 atm; W_3 260 cm WS: 1,1 atm; W_1 715 cm WS: 0,4 atm.

H_4 57 cm WS: 0,2 atm; H_3 175 cm WS: 0,45 atm; H_1 645 cm WS: 0,8 atm.

S/L_1 70 cm WS: 0,2 atm; S/L_2 340 cm WS: 1,2 atm.

L/S_1 80 cm WS: 0,2 atm; L/S_2 300 cm WS: 0,6 atm.

Auf den Standorten **H, S/L** mit der geringeren nWK und der schlechteren Porenkontinuität im Wurzelraum (geringere ungesättigte Leitfähigkeit bei vorliegender Bodenfeuchte: geschlossen aus Abb. 30) weisen die Tagesgänge bei gleicher klimatischer Beeinflussung im Bereich der Bodensaugspannungen > 300 cm WS größere Amplituden aus, als auf den Standorten mit höherer nWK und Porenkontinuität (**W, L/S**). Die bessere Kapillarität von **W** bzw. **L/S** gegenüber **H** bzw. **S/L** verursacht auch den Rückgang der Abendwerte auf den morgendlichen Ausgangswert bei den ersten Standorten.

Im Bereich niedriger Wasserspannungen zeigen die Tagesschwankungen nur geringe Amplituden. Bei 57-80 cm WS sind dabei beim Vergleich von **S/L** und **H** (Stauwasserpseudogley) mit **L/S** und **W** (Haftnässepseudogley) keine standortspezifischen Unterschiede feststellbar. Die Wasserversorgung erscheint zu jedem Zeitpunkt optimal.

Hingegen treten bei Bodensaugspannungen von 190 (**W**) bzw. 150 cm WS (**H**) zwischen den Tagesgängen der osm. Werte von Mais der Standorte Wasserhorst und Henstedt deutliche Abweichungen auf (Abb. 23c). Die bessere gesättigte Leitfähigkeit (0,2 · 10⁻⁴ cm sec) des S_{w1} von **H** gegenüber den S_k von **W** 0,1 · 10⁻⁵) bewirkt möglicherweise bei hohem Grundwasserstand (30 cm u. GOK) eine günstigere Wasserversorgung, die sich in der kleineren Amplitude der Tagesschwankungen äußert.

Die osm. Werte der untersuchten Pflanzen auf Standorten mit Haftnässe zeigen danach von hoher Bodenfeuchte (FK) ausgehend mit fortschreitender Austrocknung zunächst relativ geringe, dann steigende, später wieder abnehmende Tagesschwankungen.

Auf Standorten mit Stauwasser stellen sich anfangs geringe, später höhere Tagesschwankungen des osm. Wertes ein.

Es wäre für diese Untersuchungen interessant gewesen, den Tagesgang der korrespondierenden Bodenfeuchte zu messen. Mit den verwendeten Tensiometern konnte dieses nicht geschehen (Auflösungsvermögen zu gering). Auch die Schreibtensiometer der Fa. Thies liefern hier keine verwertbaren Ergebnisse.

Aus Untersuchungen von Renger (138) ist bekannt, daß in der Bodenschicht bis zu 20 cm Tiefe deutliche Wassergehaltsschwankungen im Laufe eines Tages auftreten können.

Hierbei treten an niederschlagsfreien Tagen zwischen 12 und 15⁰⁰ Uhr infolge Evapotranspiration die geringsten, zwischen 21 und 3⁰⁰ Uhr infolge kapillarer Aufsättigung die höchsten Wassergehalte ein.

Derartige korrespondierende Messungen der Tagesschwankungen von Bodenfeuchtespannung, Bodenwassergehalt und osm. Wert ermöglichen es, neben einer Berechnung von Tagesschwankungen der Evapotranspiration und ungesättigter Wasserleitfähigkeit (11, 93, 138) die physiologische Reaktion der betreffenden Pflanze quantitativ zu erfassen. Die Hydraturänderung je Zeiteinheit bei vorliegender Bodenfeuchtespannung kann dabei zur Charakterisierung der hydraulischen Leitfähigkeit bei der abgrenzenden Beurteilung von Standorten herangezogen werden.

Die passive Erhöhung des osm. Wertes durch Verringerung der Wasseraufnahme (R) kann nur begrenzt durch physiologische Reaktionen ausgeglichen werden. Die morphologische Anpassung erfordert einen längeren Zeitraum. Kurzfristige, größere Verknappungen im Bodenwasserangebot verursachen deshalb ein Ansteigen des osm. Wertes, d.h. der Tagesgang erreicht sein Ausgangsniveau nicht wieder.

Die als Jahresgang (Abb. 18a, b, 19a, b, 20a, b, c, 21a, b) im Vergleich zur Bodenfeuchte in drei Meßtiefen dargestellten osmotischen Werte geben diese Abhängigkeit wieder. Dabei reagieren die einzelnen untersuchten Pflanzen unterschiedlich. Mais und Rasenschmiele versorgen sich bei Wasserverknappung im Hauptwurzelraum über ihr ausgeprägtes Wurzelsystem aus tieferen Bodenschichten. Dies wird besonders deutlich in Abb. 20a, b. Bei ausreichender Wasserversorgung im Hauptwurzelraum ist eine Parallelität zwischen den osm. Werten

und den Bodenfeuchtwerten in 15 cm Tiefe zu beobachten. Mit zunehmender Austrocknung des Hauptwurzelraumes stellt sich ab 15.7. eine Parallelität des osm. Wertes zu den Bodenfeuchtwerten in 40 cm Tiefe ein (H_1, H_2, W_1, W_2).

Wiesenschwingel vermag sein bei Feuchtigkeit ausgebildetes Wurzelsystem nicht in gleichem Maße ausdehnen. Die osm. Werte steigen deshalb bei Austrocknung im Hauptwurzelraum stärker an (Abb. 21a, b). Die Förderung des Wurzelwachstums bei Trockenheit erklärt sich folgendermaßen: Bei Hydraturabnahme des Zellsaftes strebt das Wurzelwachstum zunächst einem Maximalwert zu, und nimmt erst danach ab, während das Sproßwachstum unmittelbar stark abfällt (171, 172), Erbsenwurzeln zeigen ein deutliches Wachstumsoptimum bei 6,7 atm. Nach Kausch (zit. in 171) liegt das Optimum für das Längenwachstum für Hauptwurzeln bei Bodenfeuchtespannungen von 6-7 atm, für Seitenwurzeln bei 0 atm.

Verstärkt wird dieser Effekt dadurch, daß bei Wasserverknappung die Hydratur im Sproß stärker absinkt als in der Wurzel. Neben dem Einfluß von Durchlüftung und Nährstoffverfügbarkeit erklärt dies, daß Pflanzen auf nassen Standorten flache, stark verzweigte Wurzelsysteme zeigen, während auf trockenen Standorten eine tiefe Durchwurzelung vorliegt (171).

Mais und Rasenschmiele sind auf Grund ihrer Fähigkeit zum verstärkten Wurzelwachstum bei Austrocknung als mehr hydrostabile Arten zu bezeichnen, während Wiesenschwingel hydrolabil reagiert.

Der spontane Anstieg des osm. Wertes von Mais nach der Blüte (Abb. 20a, b W_4, H_4) zeigt den Einfluß physiologischer Alterung. Der Grund dafür ist vor allem die aktive Hydraturabnahme. Von diesem Zeitpunkt an ist der bodenfeuchtebedingte Einfluß durch Subtraktion der Werte W_4, H_4 von W_1, W_2, W_3 bzw. H_1, H_2, H_3 zu bestimmen. Deshalb werden für folgende Betrachtungen nur die osm. Werte bis Blühbeginn verwendet. Die empfindlichere Reaktion des osm. Wertes von zunächst feucht gegenüber sofort trocken gezogenen Pflanzen bei weiterer Bodenwasserverknappung folgt aus deren unterschiedlicher Wurzelaktivität und irreversibler, aktiver Hydraturabnahme.

Es handelt sich hier um ein Phänomen der Standortanpassung, welches auch als Erklärung dafür dienen kann, daß trocken aufgezogene Pflanzen ihren Wasserbedarf bei gleichzeitig eingeschränktem

Wasserverbrauch länger (bei höheren Bodenfeuchtespannungen) decken können als feucht aufgezogene Pflanzen.

Eine derartige Einordnung von Pflanzen in ein durch ihren Wasserhaushalt (Hydratur) gekennzeichnetes System berücksichtigt alle bodenbedingten, witterungsabhängigen, physiologischen und morphologischen Parameter (Bodenwasserhaushalt, Sättigungsdefizit, physiologische und morphologische Anpassung).

Die unterschiedliche physiologische und morphologische Reaktion der untersuchten Pflanzen zeigt sich besonders deutlich, wenn der osm. Wert W (Ordinate) direkt in Abhängigkeit von der Bodenfeuchtespannung (Abszisse, Matrixpotential ψ) in 15 cm Meßtiefe dargestellt wird (Abb. 31. Doppellogarithmische Darstellung). Für Wiesenschwingel ergibt sich dabei eine S-förmige Kurve, die der von Baumann (8) für Luzerne beschriebenen gleicht. (Tab A2)

Mais und Rasenschmiele zeigen diesen Verlauf nur unvollständig, da unter den gegebenen Voraussetzungen eine höhere Austrocknung nicht erreichbar war. (Tab A3, Tab A4)

Die im Vergleich zur Literatur niedrigeren osm. Werte sind in der abgewandelten Untersuchungsmethode begründet (Kap. 5.2). Um die Klarheit der Abbildungen zu gewährleisten, sind nur die die jeweilige Werteschar repräsentierenden Kurven dargestellt. Die einzelnen Werte können Tabelle A 2 (Anhang) entnommen werden.

Die Kurve gliedert sich in vier Abschnitte.

Im ersten, waagerechten Abschnitt, der bei den drei untersuchten Pflanzenarten in verschiedener Höhe liegt (Rasenschmiele (D) 4,8-5,8 atm; Mais (Z) 3,5-4 atm; Wiesenschwingel (F) 3,4-4,2 atm) und unterschiedlich lang ist, (D 0-150 cm WS; Z 0-100 cm WS; F 0-120 cm WS) schwanken die Werte um W_{opt} .

Es folgt die zweite Phase des langsamen Anstieges. Dieser Bereich ist dadurch gekennzeichnet, daß der durch Wasserverknappung erhöhte osm. Wert bei Wiederbefeuchtung auf oder unter seinen Ausgangswert zurückfallen kann (Abb. 19a, 1. Juli 20a, b H_4 , W_4 15.7.-1.8.).

(D 150-380 cm WS, 6,5 atm; Z ab 100 cm WS, 4,5 atm; F 120-200 WS, 4 atm).

ψ - W - Beziehung

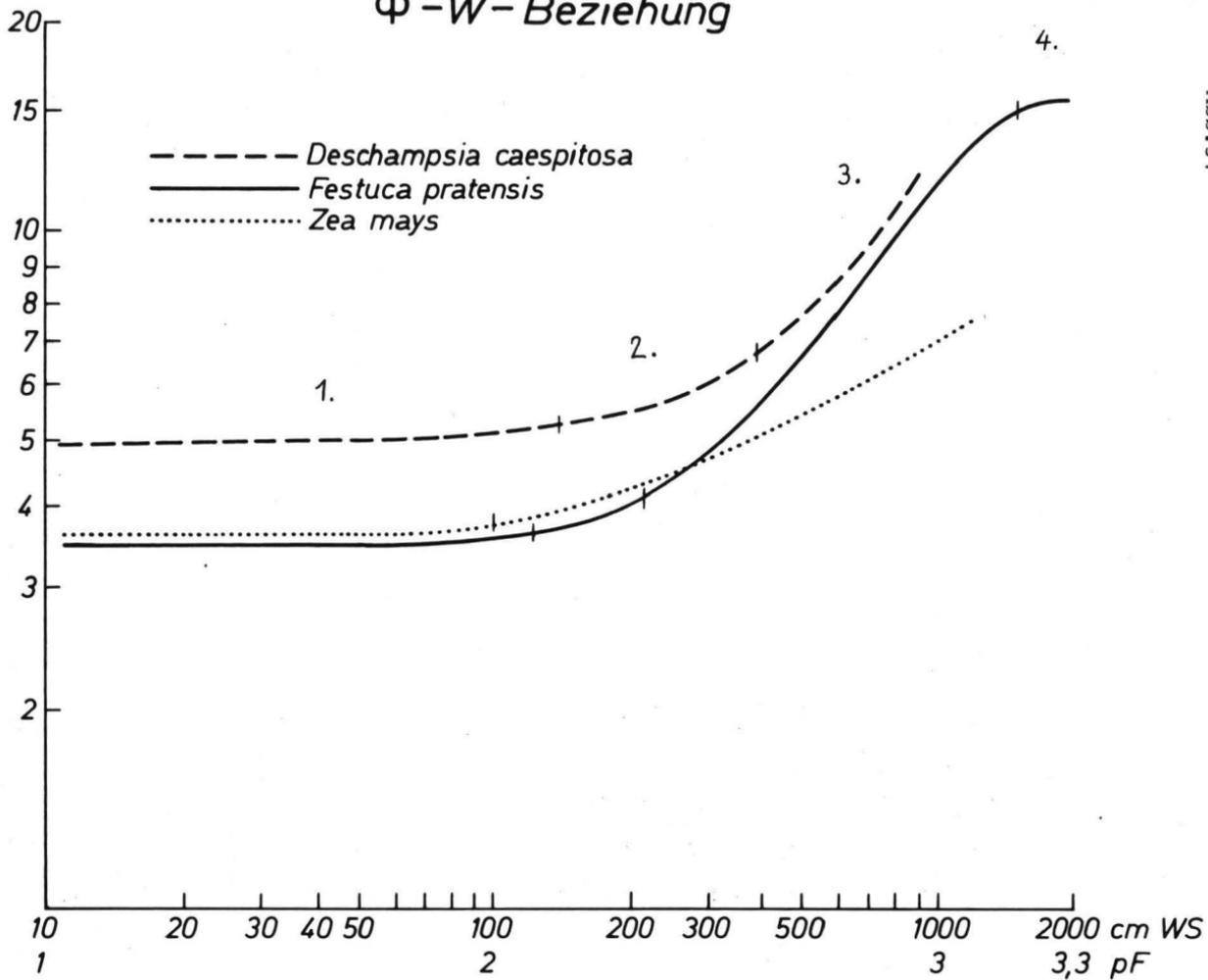


Abb. 31

In der dritten Phase des starken Anstieges (D ab 380 cm WS; F 200-1500 cm WS, ~ 15 atm) erreicht der osm. Wert bei Wiederbefeuchtung seinen Ausgangswert nicht wieder (Abb. 19b August, 20a, b W_2, H_2 27.7.; W_3, H_3 16.8.). Hierbei ist allerdings auch der Einfluß der physiologischen Alterung zu berücksichtigen. Die bodenfeuchteabhängige Zunahme ist durch Subtraktion der osm. Werte W_4, H_4 von W_1, W_2, W_3 bzw. H_1, H_2, H_3 zu ermitteln. Die vierte und letzte Phase zeigt nur noch ein schwaches Ansteigen auf bzw. Schwanken um den Höchstwert W_{\max} . Die Auswirkungen der einzelnen Hydraturphasen auf die Ertragsbildung kann nicht beobachtet werden, da exakte Ertragsmessungen wegen der unterschiedlichen Verwendung des Probematerials vom gleichen Lysimeter (Kap. 5) nicht durchführbar sind. Es wird hierzu auf die Untersuchungen von Baumann (8) verwiesen.

Der annähernd lineare Zuwachs des osm. Wertes während der Phase des langsamen Anstieges kann für die einzelnen untersuchten Arten durch folgende Korrelationen ermittelt werden (x = Bodenfeuchte, y = osm. Wert):

Rasenschmiele $y = 0,0095x + 3,61$ $r = 0,96$ $n = 31$

Mais $y = 0,0036x + 3,2$ $r = 0,93$ $n = 20$

Wiesenschwingel $y = 0,0068x + 4,1$ $r = 0,77$ $n = 28$

Die Korrelationen sind bei den vorliegenden Korrelationskoeffizienten und der Anzahl der Wertepaare als hoch gesichert anzusehen.

Eine derartige Beziehung zwischen osm. Wert und Bodenfeuchte-spannung könnte dazu benutzt werden, Zeitpunkt und Menge von Zusatzwassergaben zu berechnen (13,94,95,127,176).

Dazu müßten die Bodenfeuchtwerte, die dazugehörigen osm. Werte und korrespondierenden Ertragsmessungen miteinander korreliert werden.

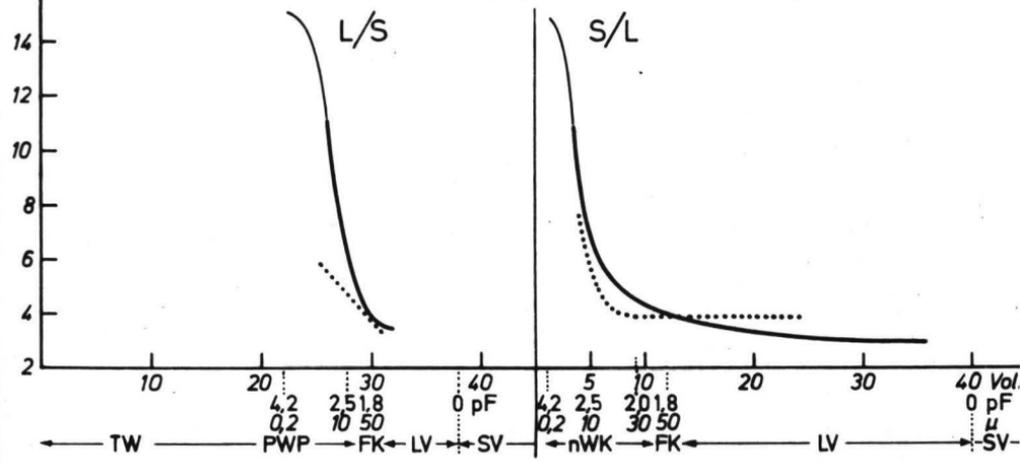
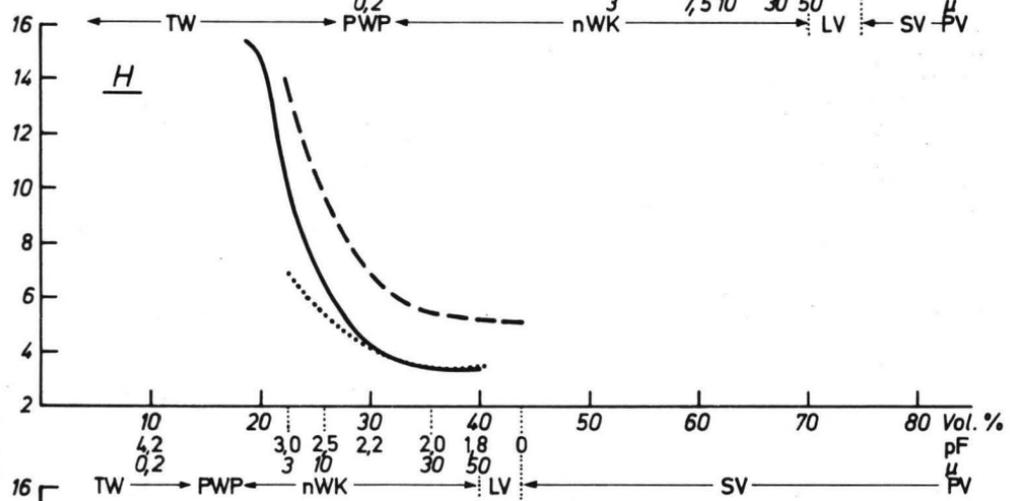
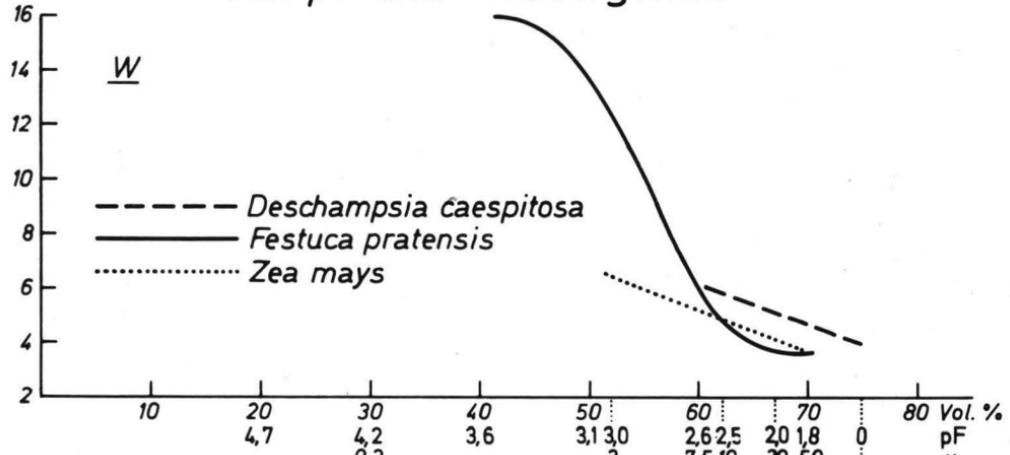
Der unterschiedliche Einfluß des Standortes auf das Verhalten des osm. Wertes bei Bodenfeuchteänderung ist aus den Abbildungen 32 und 33 zu ersehen.

In Abbildung 32 sind die auf der Abszisse neben der Bodenfeuchtespannung Ψ (pF), der entsprechende Wassergehalt (Vol%) mit den dazugehörigen Äquivalentporengrößen (μ) und die Poren-

Abb. 32

Der osmotische Wert in Abhängigkeit von pF und Wassergehalt

sm. W. (atm)



raumgliederung dargestellt. Der Wassergehalt wird hierbei mit Hilfe der den Hauptwurzelraum charakterisierenden Desorptionskurve (15 cm Meßtiefe) und den entsprechenden Bodenfeuchtwerten bestimmt.

Deutlicher als in Abb. 31 zeigt sich, daß im Gegensatz zur pF -Kurve, bei der sich die Bodenfeuchtespannung im gesamten Bereich der möglichen Wassersättigung verändert, die Ψ - W -Kurve nur im Bereich der nutzbaren Wasserkapazität eine Abhängigkeit aufweist. Im Bereich von Totwasser und freiem Wasser stellen sich maximale (W_{max}) bzw. minimale (W_{opt}) osm. Werte ein.

Der Kurvenverlauf wird also bestimmt durch die Porenraumverteilung innerhalb nWK , die hydraulische Leitfähigkeit (Kontinuität der Porenverteilung in den einzelnen Horizonten) sowie die bereits beschriebenen physiologischen und morphologischen Reaktionen der Pflanzen.

Zur Verdeutlichung des standortspezifischen Einflusses auf das Verhalten des osm. Wertes bei Austrocknung ist in Abbildung 33 W in Abhängigkeit von der Wassersättigung (%FK) dargestellt. Bei 100% FK und darüber schwanken die osm. Werte um W_{opt} .

Bei L ist bereits bei 98% FK ein Anstieg des osm. Wertes feststellbar, während W bei 85%, H bei 80% und S bei $< 75\%$ weiter abnehmende Wassergehalte zu einem unterschiedlich schnellen und steilen Anstieg der osm. Werte führen. Die Reihenfolge der Werte stellt sich so ein, wie sie die Abschätzung der Porenverteilung erwarten läßt.

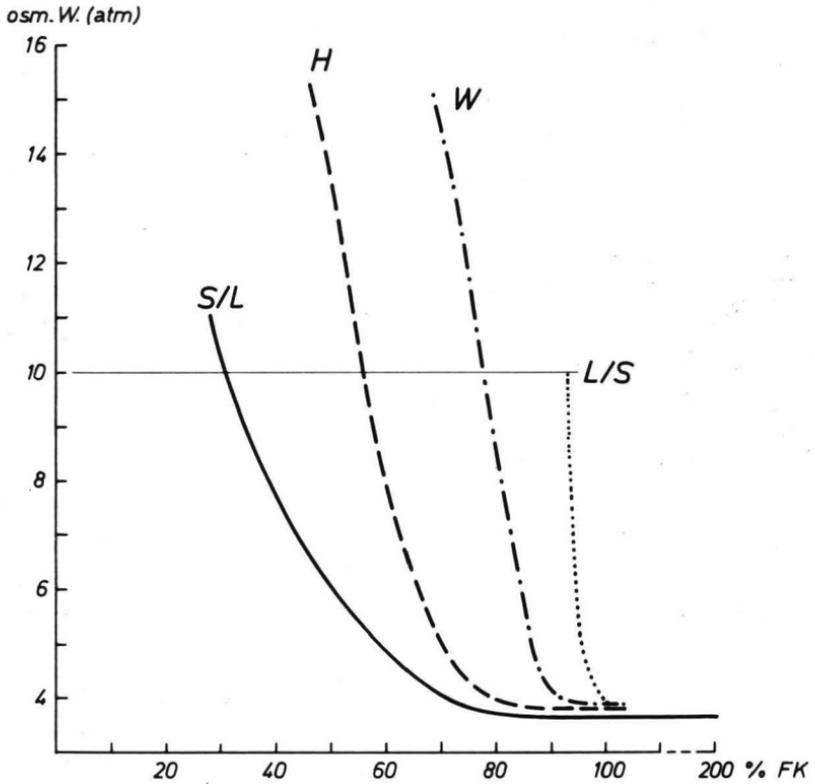
Betrachtet man das Verhältnis der Poren 30-50 μ (in diesem Porenbereich $-pF$ 1, 78-2,0- schwankt die Hydratur um W_{opt} , s. Abb. 31) zu FK (W 79 Vol%, H 40 Vol%, L/S 30 Vol%, S/L 12 Vol%), so ergeben sich folgende Werte L/S 3% $< W$ 4,2% $< H$ 10% $< S$ 25%.

In diesen Werten kommt vor allem der unterschiedliche Gehalt an Totwasser (S/L 1 Vol% $< H$ 9 Vol% $< L/S$ 22 Vol% $< W$ 31 Vol%) zum Ausdruck.

Der unterschiedlich steile Anstieg der W -Kurve (in Abb. 33 nicht so deutlich wie in Abb. 32) $S/L \geq L/S > H > W$ resultiert aus dem sich in gleicher Reihenfolge einstellenden Mittel- und

Abb. 33

Der osmotische Wert in Abhängigkeit
von der Wasser-Sättigung (%FK) des Bodens



Feinporengehalt (30-0,2 μ S/L 8 Vol% \leq L/S 7 Vol% $<$ H 27 Vol%
 $<$ W 37 Vol% .

Bei einer Wassersättigung von S/L 31% FK, H 56% FK, W 77% FK und L/S 93% FK liegt für Wiesenschwingel ein osm. Wert von 10 atm vor. Dieser Wert wird verursacht durch die Bindungsintensität des Wassers bei vorliegender Wassersättigung (W pF 2,7; H pF 3,0; L/S pF 2,7; S/L pF 3,0). Bei vergleichbarer Bodenfeuchtespannung und gleichem osm. Wert weisen die mehr stauwasserbeeinflussten Böden S/L und H eine geringere Wassersättigung auf, als die mehr haftenbeeinflussten L/S und W. Aus Abbildung 33 läßt sich auch das unterschiedliche Verhalten der Tagesamplituden auf Haften- bzw. Stauwasserböden (Abb. 23c,d) bei Wasserverknappung erklären.

Stauwasserböden verfügen vom gesättigten Zustand ausgehend rel. lange über schwach gebundenes Bodenwasser. Die Wasserversorgung der Pflanzen kann zu diesem Zeitpunkt auch bei steigendem Bedarf (Transpiration) ausreichend gedeckt werden (hohe k_f , gute Durchwurzelung, da meist ausreichend LV). Geringe Hydraturschwankungen sind die Folge. Nach Ausschöpfung der Speicherkapazität führen geringe k_u und kap. Nachlieferung zu relativ hohen Hydraturschwankungen.

Haftenböden (L/Su,W) verfügen auch bei hoher Wassersättigung nur über geringe Mengen freien oder schwach gebundenen Wassers. Bei geringer Austrocknung treten deshalb bereits relativ höhere Hydraturschwankungen auf.

Mit fortschreitender Austrocknung gewährleisten höhere k_u bzw. kap. Aufstieg eine bessere Wasserversorgung als auf Stauwasserböden. In wie weit diese Erscheinungen durch Anpassung (feucht aufgezogene Pflanzen reagieren bei nachfolgender Bodenfeuchteänderung stärker, als trocken aufgezogene (Abb. 20a, b 15.8. W₂, W₃, H₂, H₃) überlagert werden, bedarf weiterer Prüfung.

Der unterschiedliche Verlauf der ψ -W-Kurve der untersuchten Pflanzen am gleichen Standort resultiert aus deren abweichender physiologischen und morphologischen Reaktion. Die mit fortschreitender Wasserverknappung langsamer ansteigenden osm. Werte von Mais gegenüber Wiesenschwingel machen die bessere Anpassungsfähigkeit des ersteren an Trockenheit deutlich.

Rasenschmiele bewegt sich zwar auf einem niedrigeren Hydraturniveau als Mais und Wiesenschwingel, der Anstieg der osm. Werte nach Austrocknung erscheint jedoch vor allem ab pF 2,5 flacher als bei Wiesenschwingel (Abb. 32, H).

Zusammenfassend kann der prinzipielle in vier Phasen zu gliedernde S-förmige Verlauf der ψ -W-Kurve für alle untersuchten Pflanzen unterstellt werden. Art- und (oder) standortspezifische Einflüsse bewirken jedoch, daß die verschiedenen Phasen unterschiedlich schnell durchlaufen werden.

Deshalb gestattet die ψ -W-Beziehung Rückschlüsse auf den Standort nur bei der Betrachtung der Änderung von W auf verschiedenen Böden im zeitlichen Vergleich.

Im Freiland (Abb. 19a, b) zeigt der rasche, hohe Anstieg des osm. Wertes von Rasenschmiele beim Standort Henstedt sehr deutlich die intensivere Ausschöpfung gegenüber Wasserhorst. Die osm. Werte zeigen hier ausgehend von vergleichbarer Bodenfeuchte (W 1.8.72, 160 cm WS; H 13.7., 150 cm WS) im Zeitraum von 14 Tagen bei H eine Steigerung um 6 atm, bei W um 0,2 atm.

In den Lysimeterversuchen kommt der Vergleich zwischen W und H nicht so deutlich zum Ausdruck. Die kapillare Nachlieferung stellt sich hier bei gleichem Grundwasserstand (120 cm u. GOK) in vergleichbarer Größenordnung ein.

Für L/S und S/L stellen sich die osm. Werte 14 Tage nach Beginn einer Austrocknungsperiode für Mais und Wiesenschwingel mit folgendem Niveau ein:

Mais: L/S 15.7.-30.8. 6,2 atm; S/L 15.7.-30.8. 7,3 atm
Wiesenschwingel: 27.8. 5,64 atm; S/L 27.8. 10,86 atm

Die Reihenfolge entspricht der umgekehrten, die diese Böden in der ungesättigten Leitfähigkeit einnehmen.

Eine Möglichkeit auch die Bodenfeuchteverhältnisse in tieferen Bodenschichten zu berücksichtigen, bietet die Potentialtheorie (9, 11, 93, 117, 138, 144, 162). Bei ihrer Anwendung gehen die Meßwerte aus zwei Meßtiefen in die Berechnung ein.

Die Potentialtheorie berücksichtigt den Energiezustand des Bodenwassers der durch die Eigenschaft der Wassermoleküle und der auf diese einwirkenden verschiedenen Kraftkomponenten

bestimmt wird. Als Potential wird hierbei die Arbeit verstanden, die aufzuwenden ist, um eine Einheit Bodenwasser zwischen zwei Bezugspunkten zu bewegen. (144)

Es kann zwischen dem Einfluß der Gravitation, der Kapillarkräfte (Matrix), osmotischer und pneumatischer Kraftfelder unterschieden werden. Dementsprechend wird je nach Krafteinwirkung vom Gravitations-, Kapillar- bzw. Matrix-, osmotischen und pneumatischen Potential gesprochen. Gravitations-, Matrix- und pneumatisches Potential bilden das hydraulische Potential Ψ_h .

Bei Tensiometermessungen beschränkt sich das Gesamtpotential auf die beiden gut meßbaren Größen des hydraulischen Potentials, Gravitationspotential Ψ_g , z und Matrixpotential Ψ_m bzw. Ψ .

Hierbei stellt Ψ_g die zu leistende Arbeit in cm WS dar, die aufzuwenden ist, um eine Mengeneinheit Wasser gegen die Erdanziehung um die Entfernung z in cm anzuheben (z in cm = Ψ_g in cm WS). Ψ_m kennzeichnet die Bindungsintensität des Wassers.

Es gilt $\Psi_h = \Psi_g + \Psi_m$ oder
 $\Psi_h = z + \Psi$

Besteht zwischen zwei Bezugspunkten eine Potentialdifferenz, bewegt sich das Wasser solange vom höheren zum niederen Potential, bis ein Ausgleich eingetreten ist. Die Richtung und Größe der antreibenden Kraft einer vertikalen nur durch Niederschlag und Evapotranspiration ausgelösten Wasserbewegung wird durch den hydraulischen Gradienten \vec{G} bestimmt. Wird das Gravitationspotential Ψ_g vom Schnittpunkt der horizontalen Bezugsebene mit der Bodenoberfläche abwärts in cm d.h. als $-z$ (Meßtiefe negativ) und das Matrixpotentials $-\Psi$ bestimmt, errechnet sich der hydraulische Gradient nach Strebel (162) durch Subtraktion der hydraulischen Potentiale zweier Meßtiefen ($d\Psi$) und anschließende Division durch die Entfernung der Meßtiefen (dz) voneinander.

$$\vec{G} = \frac{d\Psi}{dz} = \frac{d\Psi}{dz} - 1$$

Positive Gradienten zeigen Sickerwasser, negative Evapotranspiration an. (55)

Die Abbildung 34 (Doppellogarithmische Darstellung) zeigt die

osm. W.

Der osm. Wert verschiedener Pflanzenarten in Abhängigkeit vom hydraulischen Gradienten

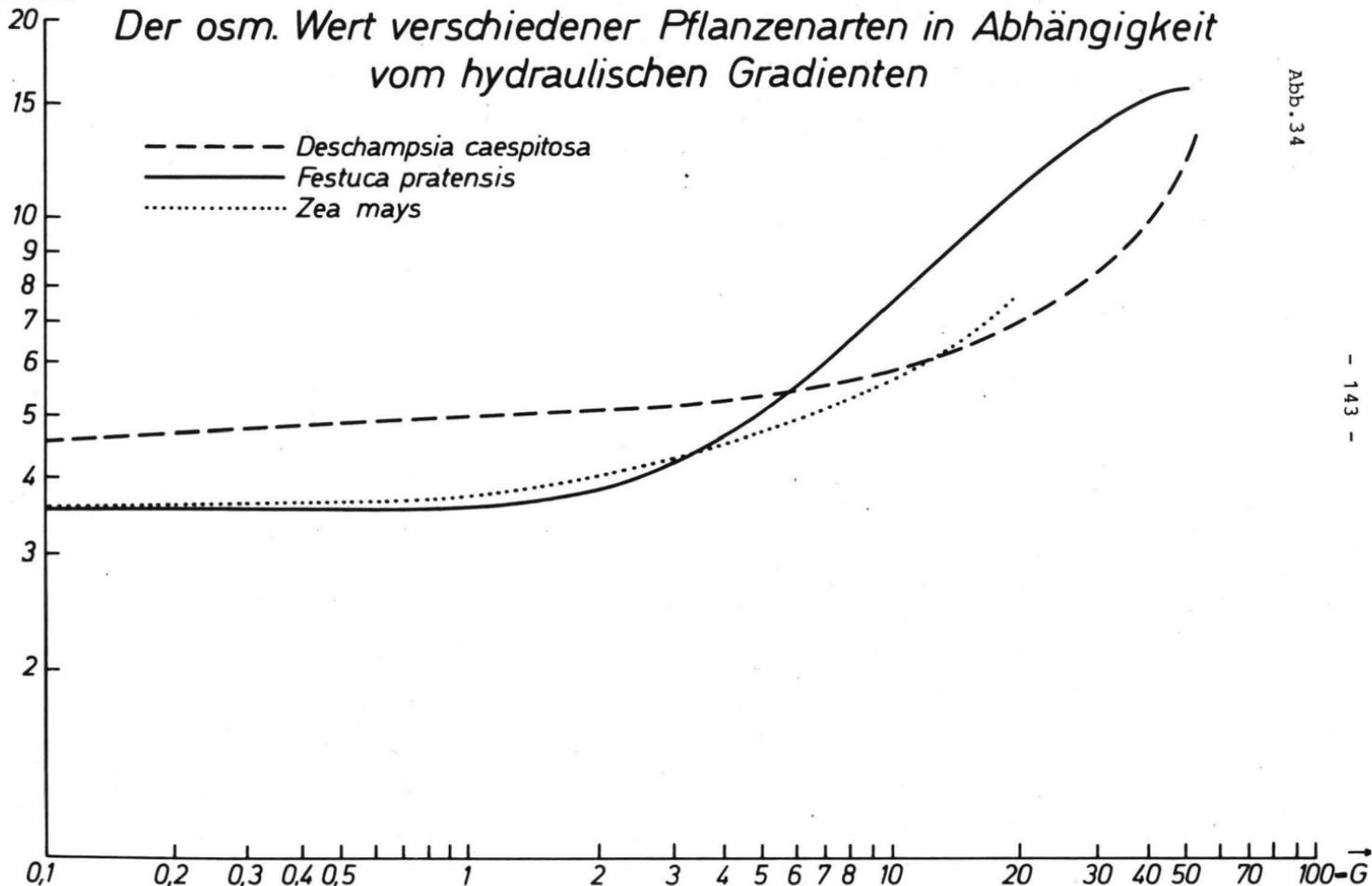


Abb. 34

Abhängigkeit des osm. Wertes von Wiesenschwingel vom hydraulischen Gradienten für verschiedene Standorte. Mit fortschreitender Austrocknung stellt sich der von der Ψ -W-Kurve bekannte s-förmige Anstieg des osm. Wertes ein.

Die Lage der Meßwerte ergibt, daß alle Standorte durch eine Kurve repräsentiert werden können. (Tab A2)

Der lineare Bereich dieser Kurve kann durch die Korrelation $y = 0,39x + 2,95$ $r = 0,78$ $n = 25$ ($y = W$, $x = \bar{G}$)

Rückschlüsse auf den Standort sind wie mit der Ψ -W-Beziehung nur beim zeitlichen Vergleich des Austrocknungsverlaufes möglich.

Die Abbildung 35 zeigt die Abhängigkeit des osm. Wertes verschiedener Pflanzenarten vom hydraulischen Gradienten am gleichen Standort. Wiesenschwingel weist wie bei der Ψ -W-Beziehung gegenüber Mais und Rasenschmiele ein mehr steno-hydras Verhalten auf.

Nachdem durch simultane Messung des osm. Wertes verschiedener Pflanzen bei unterschiedlicher Bodenfeuchtespannung ein Reagieren des pflanzlichen Stoffwechsels auf Wasserhaushaltsänderungen zu erkennen ist, sollen mit der Untersuchung pflanzlicher Inhaltsstoffe die näheren Ursachen aufgeklärt werden.

Hierzu bieten sich Untersuchungen über lösliche Zucker, freie Aminosäuren und Carbonsäuren an.

Zuckeruntersuchungen

Die chromatographische Bestimmung der Zucker beschränkt sich auf die Untersuchung von Fructose, Glucose und Saccharose, weil diese wie in Kap. 2.1.4.2 dargestellt unmittelbar durch Bodenfeuchteänderungen beeinflussbar erscheinen.

Ein derartiger Einfluß läßt sich an Hand der durchgeführten Untersuchungen nicht nachweisen. Es scheint, als ob die durch physiologische Alterung bedingten Neu- und Umbildungen der Zucker die durch Bodenfeuchteänderungen hervorgerufenen Veränderungen überlagern.

Der Einfluß des Bodenwasserhaushaltes auf den KH-Stoffwechsel kommt damit nur durch den beschleunigten physiologischen Reife-prozeß bei Wasserverknappung zum Ausdruck.

osm. wert
(atm)

Der osm. Wert von Festuca prat. in Abhängigkeit vom hydraulischen Gradienten auf verschiedenen Standorten

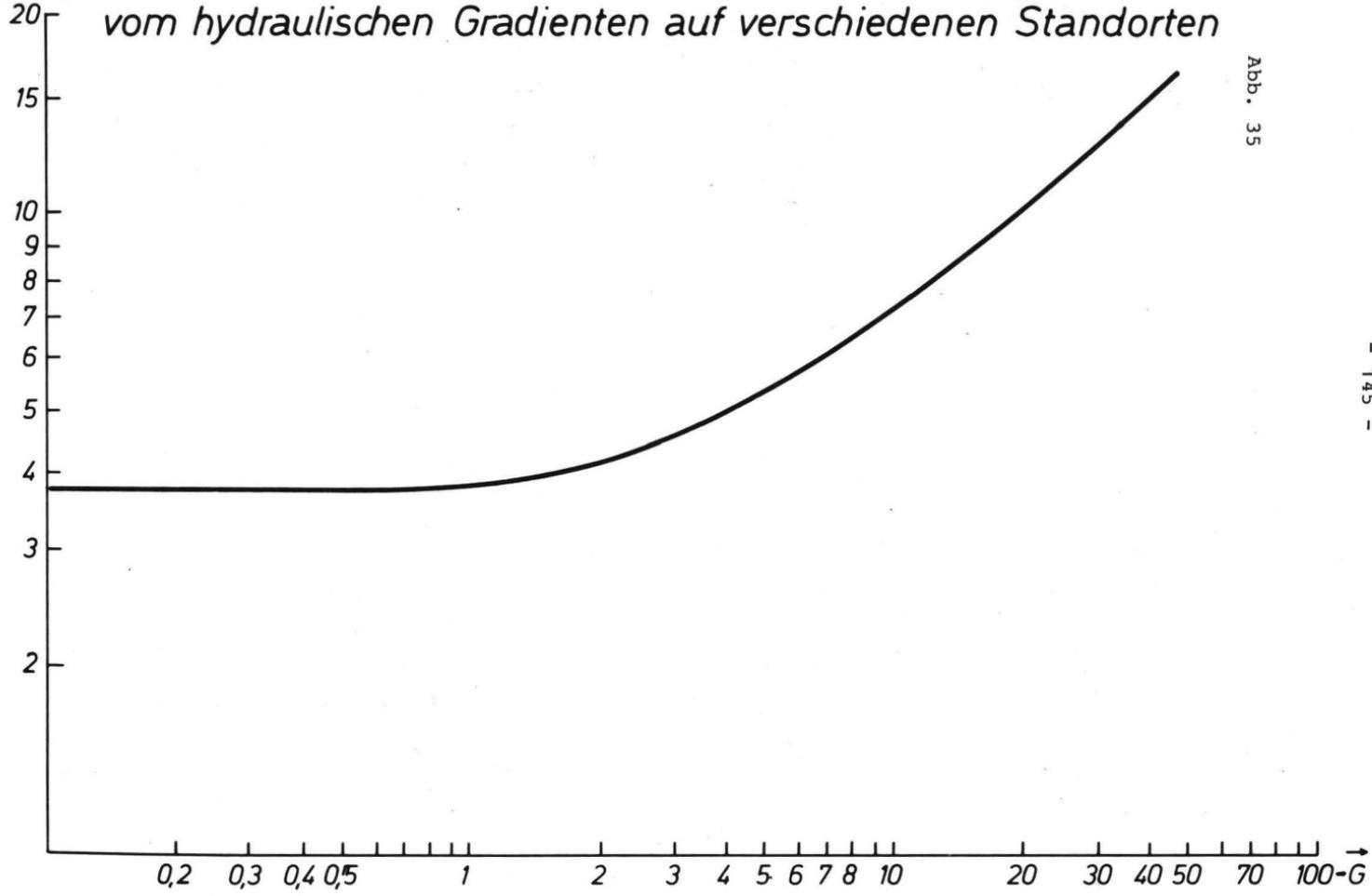


Abb. 35

Die beobachtete Zunahme von Glucose und Fructose in den vegetativen Organen bis zum Beginn der Blüte, die gleichzeitige Abnahme des Saccharosegehaltes und die geringen Zuckergehalte während der Reife steht im Einklang mit Aussagen anderer Autoren (96, 97, 150, 187, 189).

Die Beobachtung erklärt sich aus der zentralen Rolle der Saccharose im KH-Stoffwechsel. Die KH-Synthese und -Transformation in den einzelnen Vegetationsphasen ist ein komplexer Vorgang und wird von den verschiedenen Autoren unter unterschiedlichen Aspekten behandelt. Kühbauch (96, 97) betrachtet die Zunahme der Monosaccharide Glucose und Fructose bei gleichzeitiger Abnahme der Saccharose als Voraussetzung von Polymerisationsprozessen zur Fructosanbildung. Begründet wird dieses mit der intensiven Saccharoseabnahme im Stengel, bei gleichzeitig gesteigerter Fructosaneinlagerung gegenüber dem Blatt. Saccharose ist gleichzeitig die Transportform der Kohlehydrate zwischen den einzelnen Organen der Pflanze. Ghadini (190) erklärt so die Abnahme der Saccharosegehalte in den vegetativen Organen nach der Blüte bzw. die geringen Gehalte während der Reifephase.

Zur weiteren Deutung dieser komplexen Vorgänge wird auf die einschlägige Fachliteratur verwiesen (97, 98, 150).

Ein möglicher Anstieg der KH-Fraktion in den Trockenvarianten kann auch durch die gesteigerte Prolinsynthese verhindert werden. Fischnich und Heiliger (49) konnten beobachten, daß einem zunehmendem Prolingehalt ein Sinken der KH gegenübersteht. Dies wird bestätigt durch Versuche mit Phospholierungshemmern (2,4 DNP) von Palfi (131).

Carbonsäureuntersuchungen

Begleitendes Merkmal der Staunässe ist Luftmangel (O_2) im Wurzelraum der Pflanzen. Luftmangel im Wurzelraum führt zu O_2 -Mangel der Pflanze. Die oxidative Decarboxylierung (TCC) wird blockiert. Es kommt zur Anreicherung von bestimmten Tricarbonensäuren (Kap. 2.1.4.3) Crawford (31-37) berichtet darüber bei Untersuchungen des Stoffwechsels von überflutungstoleranten Pflanzenarten.

Nach den vorliegenden Ergebnissen der chromatographischen

Carbonsäureuntersuchungen kann ein derartiger Effekt für Stau-
nässeböden auch nach längeren Nässeperioden nicht beobachtet
werden.

Die Anreicherung von Asparaginsäure bei den Naßvarianten des
Standortes W (s. Untersuchung freier Aminosäuren) macht jedoch
eine verstärkte Tricarbonsäurebildung wahrscheinlich. Reich-
liches N-Angebot führt auf diesem Standort jedoch zu einer ge-
steigerten Asn-Synthese, wodurch eine mögliche Oxalacetat-
bzw. Malatanreicherung nicht in Erscheinung tritt.

Leider kann auch auf dem N-ärmeren Standort eine gesteigerte
Carbonsäureproduktion nicht nachgewiesen werden.

Die bessere Verfügbarkeit der TCC-aktivierenden Schwermetalle
Eisen und Mangan auf staunassen Böden läßt ebenfalls eine
gesteigerte Säureproduktion erwarten (72, 91, 106, 114, 115,
168). Die mit der Papierchromatographie nicht erfassbaren mög-
lichen Unterschiede könnten sicher mit empfindlicheren Ana-
lysenverfahren bestimmt werden.

Untersuchungen auf freie Aminosäuren

Der höhere Gehalt an freien Aminosäuren der Pflanzen des Stand-
ortes W gegenüber denen des Standortes H, erklärt sich aus dem
unterschiedlichen Gehalt an organischer **Bodensubstanz**. Die orga-
nische Substanz **des Bodens erweist sich** bei Austrocknung und
zunehmendem Nährstoffentzug gegen Ende der Vegetationsperiode
als kontinuierlich fließende N-Quelle.

Derartige standortspezifische Unterschiede im Gehalt der freien
Aminosäuren mindern ihren Indikatorwert, der aus der beobachte-
ten Zunahme des Gesamtaminosäuregehaltes bei Wasserverknappung
geschlossen werden könnte. Zu einem derartigen Schluß kommt
auch Palfi (131) bei Untersuchungen über einen biochemischen
Indikator für Wasserstreß. Die Anreicherung der freien Amino-
säuren ist bei Wasserverknappung auf eine gestörte Protein-
synthese zurückzuführen, wie aus Untersuchungen von Barnett
und Naylor (7) hervorgeht. Bei einer guten Nährstoffversorgung,
wie dieses beim Standort W der Fall ist, geht eine intensive
Proteinsynthese häufig **mit hohen Gesamtaminosäuregehalten der Pflanz**
ze einher (130, 161). Auch ungünstige klimatische Einflüsse und
Krankheiten führen in den Pflanzen zur Anreicherung der NPN-
Fraktion (12, 45, 130-131).

Als spezifische Reaktion auf eine Wasserverknappung im Boden erweist sich die Prolinanreicherung. Wie die Beobachtungen besonders bei Wiesenschwingel zeigen, erscheint die Prolinanreicherung infolge Wassermangel standortunabhängig zu verlaufen.

Zur Anreicherung von Prolin kommt es, wenn seine Synthese aus Glutaminsäure unvermindert weiterläuft, während seine Transformation gehemmt ist. Hydrolyseversuche von Palfi (130-131) zeigen, daß freies Prolin in einer welkenden Pflanze de novo gebildet wird und auch nicht durch Proteolyse entsteht, wie dies für einige andere Aminosäuren zutrifft (130-131, 161).

Die Prolinanreicherung bei Wasserstreß kann nach Palfi (131) nur im oberirdischen Pflanzenmaterial beobachtet werden. Diese Beobachtung wird erklärt durch Untersuchungen von Duranton und Maille (189) sowie Breyhan et al. (22,23) die die Bedeutung des Prolin für die Chlorophyllsynthese bzw. Pigmentsynthese aufklärten. Prolin leitet hierbei in den Chloroplasten nach Übergang in Pyrrolincarbonsäure und Glutaminsemialdehyd in Glutaminsäure die Chlorophyllsynthese ein.

Glutaminsäure wird zu α -Ketoglutarsäure desaminiert, welche unter Anlagerung von CoA und Abspaltung von CO_2 in aktivierte Bernsteinsäure umgewandelt wird. Unter Anlagerung von Glycin entsteht hierbei nach Carboxylierung über α -Amino- β Keto adipinsäure die Aminolävulinssäure als Vorstufe von Chlorophyll. Die native Glutaminsäure (durch reduktive Aminierung aus α -Ketoglutarsäure) greift nach Beobachtungen von Breyhan et al. (22) in diesen Prozeß nicht ein.

Neben seiner Bedeutung für die Chlorophyllsynthese fungiert Prolin bei Wassermangel sicher auch als N-speicherndes Substrat (Reserve C-N-Quelle, 130-131) für den gesamten Aminosäurestoffwechsel (21, 22, 59, 161).

Auf den Einfluß des Prolin auf die Hydratation des Protoplasmas (verstärkte Hydratation bei Prolinanreicherung (132) soll hingewiesen werden. Die Prolinanreicherung bei Kältestreß dürfte sicher zum Teil durch die gleichen Stoffwechselreaktionen hervorgerufen werden, denn infolge Kälte ist nicht nur die Wasseraufnahme sondern auch die Verfügbarkeit beeinträchtigt (132).

Auch die Prolinanreicherung in Pflanzen auf Salzstandorten ist auf eine beeinträchtigte Wasserversorgung zurückzuführen (physiologische Trockenheit (44,56).

In Abb. 36 ist die Abhängigkeit des Prolingehaltes von Mais und Wiesenschwingel von der Bodenfeuchtespannung dargestellt.

Die abweichende Reaktion beider Pflanzen auf zunehmende Wasserverknappung läßt sich hieraus deutlich ablesen, trotz der unterschiedlichen Prolingehalte in Naß- und Feuchtphasen. Wiesenschwingel zeigt bereits bei 400 cm WS ein Anstieg im Prolingehalt, während Mais erst ab 1000 cm WS reagiert. Bei vergleichbarer Bodenfeuchte oder fortschreitender Austrocknung zeigt Wiesenschwingel eine wesentlich stärkere Prolinanreicherung als Mais.

Betrachtet man die Prolinanreicherung als Maß für die Austrocknungsverträglichkeit der Pflanzen, so ist Mais als dürreresistenter gegenüber Wiesenschwingel zu bezeichnen.

Aussagen über die Wasserdynamik eines Standortes an Hand der Prolinanreicherung können ähnlich der ψ -W-Beziehung nur beim zeitlichen Vergleich verschiedener Standorte gemacht werden. Hierzu müßte jedoch der Einfluß der Bodenfeuchte und des Standortes auf Zusammensetzung der Aminosäurespektren und Gehalt an freien Aminosäuren in exakten quantitativen Untersuchungen (AS-Analyser) ermittelt werden. Als empfindlicher Indikator für physiologische Trockenheit könnte dann die Prolinanreicherung gegebenenfalls in der Berechnungstechnik als Entscheidungshilfe zur optimalen Dosierung von Zusatzwassergaben verwendet werden.

Die Anreicherung von Asparagin und Asparaginsäure in den Pflanzen auf den Naßstandorten W spricht für eine vermehrte CO_2 -Fixierung über den PEP-Oxalessigsäure-Weg. Bei ausreichendem N-Angebot bildet sich durch red. Aminierung unmittelbar Asparaginsäure bzw. durch weitere Transaminierung Asparagin.

Auf den Standorten mit geringeren Gehalten an org. Substanz müßte es demnach zur Anreicherung von Oxalessigsäure kommen. Zu derartigen Beobachtungen kommen auch Crawford und Vester (31-37, 167) bei Untersuchungen über die Überflutungstoleranz von Bäumen. Sie finden, daß besonders überflutungstolerante Arten vorhandene Nitratvorräte in stärkerem Maße assimilieren als überflutungsintolerante Arten (37, 167).

Überträgt man die Schlußfolgerungen von Crawford und Gill (37,191) die die Überflutungstoleranz von Pflanzen nach der Fähigkeit zur CO_2 -Dunkelfixierung über den PEP-Oxalacetat-Weg bewerten (Anreicherung von Apfelsäure, Asparaginsäure, Asparagin als Stoffwechselfolgeprodukte der Oxallessigsäure) auf staunasse Böden, so erweist sich Wiesenschwingel als staunäsetoleranter als Mais.

Die bei Vorversuchen mit *Primula specios* in der Naßvariante zusätzlich gegenüber den Trockenvarianten bestimmte Aminoisobuttersäure ist zwar auch in dem Feuchtstandort bevorzugenden Wiesenschwingel nachweisbar, zeigt aber hier keine bodenfeuchteabhängige Reaktion. Inwieweit hier Zusammenhänge bestehen (Standortanpassung), müßte in weiteren, vor allem quantitativen Untersuchungen geklärt werden.

Eisengehalt in Boden und Pflanze

Geringe Wassergehaltsänderungen (keine Wechselfeuchte) während des Untersuchungszeitraumes sowie abnehmende Gehalte an leicht zersetzlicher organischer Substanz gestatten in Bodentiefen unterhalb 30 cm nur unbedeutende Änderungen des ROP (24, 114).

Annähernd konstante Fe^{2+} -Gehalte in diesen Bodenschichten sind die Folge. Bei relativ hohen Gehalten an leicht zersetzlicher organischer Substanz führen Wassergehaltsänderungen (Wechselfeuchte) im Hauptwurzelraum zu stärkeren Veränderungen der Redox-Verhältnisse, was sich durch die unterschiedlichen Fe^{2+} -Gehalte im Verlauf des Jahres dokumentiert.

Hierbei zeigt der in den A_h - S_k -Horizonten grobporenreichere Standort Wasserhorst eine intensivere Dynamik als Henstedt. Die Beschwerung beider Standorte dürfte in der gleichen Größenordnung liegen. Die hohen Eisengehalte der A_h -Horizonte sind auf Thomasphosphatdüngung zurückzuführen. Der Eisengehalt der Pflanze wird durch die geringen Schwankungen des AlCl_3 -löslichen Eisens in ihrem Wurzelraum nicht beeinflusst. Dafür sind verschiedene Erklärungen möglich.

- a) Mit steigender Nährstoffkonzentration erfolgt die Anreicherung in der Pflanze nicht linear, sondern in Form einer Sättigungskurve, Störungen im Eisenstoffwechsel sind auf den
- b) Eine Verknappung von Fe^{2+} im A_h -Horizont wird durch vermehrte Aufnahme aus tieferen Bodenschichten ausgeglichen.

- c) Wurzelausscheidungen, reduzierende Substanzen und H^+ schaffen geeignete Löslichkeitsbedingungen oder überführen Fe^{3+} in Fe^{2+} . Marschner (113, 114) beobachtete bei verschiedenen Pflanzen einen Regulationsmechanismus, bei dem ausgelöst durch Eisenmangel eine verstärkte Ausscheidung organischer Säuren zur Gewinnung pflanzenverfügbaren Eisens einsetzt (gestörte Aminosäure- und Proteinsynthese bei Eisenmangel führt zur Anreicherung von Ketosäuren in der Pflanze).

Störungen im Eisenstoffwechsel sind deshalb auf den untersuchten, eisenreichen Böden sicher weniger gut deutlich zu machen.

Die starke Abnahme der Eisengehalte in der Pflanze im Verlauf der Vegetationsperiode muß als Folge einer verminderten Stoffwechselintensität aufgefaßt werden. Der Eisengehalt der Pflanze ist deshalb nicht dazu geeignet, Aussagen über den Grad der Vernässung zu machen.

Mangangehalt in Boden und Pflanze

Als empfindlicherer Indikator für wechselnde Redoxverhältnisse im Boden erweist sich Mangan. In Bodentiefen unter 40 cm unterliegt der Aktivmangangehalt ähnlich dem Fe^{2+} -Gehalt nur unbedeutenden Veränderungen. Oberhalb dieser Bodentiefe lassen sich jedoch in Abhängigkeit von Bodenfeuchte und Gehalt an leicht zersetzlicher organischer Substanz größere Schwankungen feststellen als bei Eisen. Die grobporenrreicheren Horizonte A_n - S_k am Standort Wasserhorst zeigen hier ebenfalls eine ausgeprägtere Dynamik als bei Henstedt. Die bei gleichem pH-Wert und gleicher Durchfeuchtung gegenüber Eisen intensivere Mangan-dynamik erklärt sich aus dem höheren Normalpotential des Redox-Paares $Mn^{2+} \rightarrow Mn^{3+}$ (24, 144, 156).

Verstärkt wird dieser Effekt durch die Überführung von Mn^{3+} in Mn^{2+} durch Fe^{2+} ($Fe^{2+} + Mn^{3+} \rightarrow Fe^{3+} + Mn^{2+}$ (24, 144).

Brümmer und Ottow (24, 129) beobachteten in Modellversuchen schon wenige Stunden nach Überflutung ein starkes Absinken des ROP. Dieses scheint im Freiland nicht einzutreten. Es ist vielmehr erst nach Tagen ein Anstieg der Fe^{2+} und Mn^{2+} -Gehalte zu verzeichnen. Diese Beobachtung deckt sich mit Angaben von Robinson sowie Scott (194, 195), die für staunasse Böden typische Reaktionsprodukte (Mn^{2+} , Fe^{2+} , H_2S , N_2) erst 6-8 Tage nach Unterbindung der Sauerstoffzufuhr feststellen. Nach ihren Angaben ist mit einer verstärkten Bildung reduzierter Formen nur im Falle einer völligen Überflutung des Bodens über längere

Zeit zu rechnen. Eine längere Überflutung tritt jedoch im Untersuchungszeitraum selbst während der Wintermonate nicht auf. Das erklärt die relativ geringen, schwachen Schwankungen der Eisen- und Mangandynamik.

Trotz der geringen Schwankungen zeigt der Aktivmangengehalt des Bodens deutlich Auswirkungen auf den Mangengehalt der Pflanze. Die Beziehungen werden aber nur durch einen Trend der Werte dargestellt, eine Quantifizierung ist wegen der verschiedenen sich überschneidenden Parameter des Manganhaushaltes (Versorgung aus tieferen Bodenschichten, Ausscheidung pflanzeneigener Chelatoren, exponentielle Anreicherung Zeitfaktor) nicht möglich.

Hierbei ist eine zeitliche Phasenverschiebung zwischen Änderung des Aktivmangengehaltes und der Mangananreicherung in der Pflanze zu beobachten (Abb. 28c).

Diese Phasenverschiebung zwischen Ursache und Wirkung wird vor allem durch die Beweglichkeit des aufgenommenen Elementes in der Pflanze bestimmt.

Eine Abnahme des Gesamtangengehaltes in der Pflanze nach Rückgang des Aktivmangengehaltes ist bei Pflanzen gleicher Sproßentwicklung und physiologisch gleichen Alters nicht zu erwarten, da eine Festlegung in unlöslichen Verbindungen (91) oder eine Abscheidung in die Vakuole erfolgt. Diese internen Veränderungen werden durch den Gesamtangengehalt nicht erfaßt.

Die von Finck und Schachtschabel (46-48, 51, 144) beobachteten Korrelationen zwischen Aktivmangengehalt des Bodens und Mangengehalt der Pflanze gelten nur für im gesamten Profil manganarme Böden (Podsol auf pleistozänen Sanden, organogene Böden).

Der Mangengehalt der Pflanze und seine relative Änderung ist auf manganreichen Standorten nicht zur quantitativen Kennzeichnung des Staunässegrades geeignet. Hierfür sprechen auch Untersuchungen von Tiller und Wassermann (164), die zwar nach Überflutung eine Verdoppelung der pflanzenverfügbaren Manganmenge feststellen, zugleich aber eine Abnahme des Mangengehaltes in der Pflanze selbst beobachten. Diese Beobachtung ist durch die Beeinträchtigung der atmungsabhängigen, aktiven Stoffaufnahme bei O_2 -Mangel im Boden erklärbar.

Ausblick

Bei der Anwendung der hier beschriebenen pflanzenphysiologischen Indikatoren zur Kennzeichnung von Bodeneigenschaften bzw. der Bodenwasserdynamik sind jedoch Einschränkungen zu beachten. Zunächst sind pflanzenphysiologische Indikatoren nur während der Vegetationsperiode zu verwenden. Staunässe tritt jedoch häufig auch in der vegetationsfreien Zeit auf, dann allerdings nur die Bodenbearbeitung störend.

Für die Untersuchungen darf nur Material von Pflanzen vergleichbaren physiologischen Alters verwendet werden. Es muß bei der Probenahme beachtet werden, daß der osm. Wert in den einzelnen Organen bei gleichen Witterungs- und Bodenfeuchteverhältnissen ein unterschiedliches Niveau zeigt (Sonnenblätter - Schattenblätter, Stengel - Blatt, Wuchshöhe, 170, 193).

Durch geeignete Auswahl der Testpflanzen muß sichergestellt sein, daß die physiologischen Reaktionen auch während des gesamten Änderungsbereiches der entsprechenden Parameter auftreten. Hierbei ist darauf zu achten, inwieweit eine Phasenverschiebung zwischen Ursache und Wirkung bzw. Hysteresis auftritt.

Die biochemischen Stoffwechseluntersuchungen sind weitgehend qualitativ geblieben, weil zunächst Möglichkeiten für ein Schnellverfahren zur Kennzeichnung des Bodenwasserhaushaltes geprüft werden sollten. Die gute Reaktion des Prolin kann in einem von Palfi (80) vorgeschlagenen Verfahren zum Schnellnachweis von Wasserstreß genutzt werden. Pflanzenpreßsäfte können hierbei auf ein Filterpapier getropft und nach Eintrocknen mit Isatin unmittelbar angefärbt werden. Die typische, kräftige dunkelblaue Reaktionszone des Prolin überdeckt je nach Konzentration die schwächeren, rotbraunen Reaktionszonen der anderen Aminosäuren.

Die Keilstreifentechnik nach Müller (121) als Schnellverfahren zur Kennzeichnung des Zucker- und Tricarbonsäurehaushaltes eignet sich für Blattpreßsäfte nicht. Dieses läßt sich nach den Ergebnissen der Zucker- und Tricarbonsäureuntersuchungen aus Extrakten erwarten.

Die halbquantitativen Ergebnisse besonders der Aminosäureuntersuchungen können als Ansatzpunkt für weitere, vertiefende,

quantitative Untersuchungen (AS-Analyser, enzymatische Untersuchungen, C₁₄-Markierung) betrachtet werden, in denen vor allem die physiologische Auswirkung von Nässeperioden besser geklärt werden müßte.

Unter Berücksichtigung der genannten Einschränkungen sind Hydratur und Prolinreaktion ein brauchbares Hilfsmittel für eine mehr dynamische Interpretation von Bodenkennwerten, die gesondert betrachtet nur eine Momentaufnahme darstellen.

8 ZUSAMMENFASSUNG

Der Arbeit wird eine kurzgefaßte Übersicht über den aktuellen Wissensstand des Problemkreises "Staunasse Böden - Pflanze" vorangestellt, soweit dieses für die nachfolgenden Untersuchungen erforderlich ist. Die Darstellung erfolgt in der Reihenfolge der Kausalkette: Bodengenetische Faktoren, bodengenetische Prozesse, Merkmale staunasser Böden, mögliche pflanzenphysiologische Auswirkungen, ökologische Aspekte und Standortverbesserungen.

Ungünstige hydraulische Eigenschaften sowie geringe Speicherkapazität im Wurzelraum der Pflanze verursachen bei positiver klimatischer Wasserbilanz pflanzenschädigendes Stauwasser bzw. Haftnässe, bei negativer klimatischer Wasserbilanz - Wassermangel.

Wichtigste ökologische Folge der Staunässe ist neben einer Beeinträchtigung des Wärmehaushaltes periodischer Luftmangel mit seinen Auswirkungen auf die Nährstoff- und Gefügedynamik des Bodens sowie Wurzelwachstum und Nährstoffaufnahme der Pflanzen.

Gegenstand dieser Arbeit ist die Frage nach einem pflanzenphysiologischen Indikator für Vernässungs- bzw. Austrocknungsvorgänge im Boden zur besseren räumlichen und zeitlichen Kennzeichnung bzw. Abgrenzung staunasser Standorte.

Nachdem die bodenchemischen, bodenphysikalischen, hydrologischen und pflanzensoziologischen Eigenschaften der verwendeten Böden ermittelt sind, wird in Freiland- und Modellversuchen der Einfluß von wechselndem, genau definiertem Wasserangebot bzw. seinen bodendynamischen Auswirkungen auf den Wasserhaushalt und Stoffwechsel verschiedener Zeiger- und Testpflanzen untersucht.

Im einzelnen werden die Hydratur, der Kohlenhydrat-, Tricarbonsäure- und freie Aminosäurehaushalt, sowie der Eisen- und Mangangehalt in Abhängigkeit von Bodenfeuchteänderungen betrachtet. Die Hydratur erweist sich als brauchbarer Indikator für Bodenwasserverknappung.

Die Hydraturänderung (Tagesamplitude, Verlauf bei Austrocknung) zeigt deutlich standortspezifische Reaktionen. Hieraus ergeben sich Möglichkeiten für die Standortbeurteilung und -verbesserung (Entscheidungshilfe beim Einsatz von Meliorationen).

Im Zucker- und Tricarbonsäurehaushalt lassen sich keine standortspezifischen Reaktionen feststellen.

Der Gehalt an freien Aminosäuren zeigt weitgehend standortunabhängig mit fortschreitender Bodenwasserverknappung eine zunehmende Prolinatreicherung. Diese Erscheinung läßt sich als Entscheidungshilfe bei der Applikation von Zusatzwassergaben verwenden.

Auf Standorten mit einer intensiven N-Dynamik stellt sich bei längerer Vernässung eine Asparaginsäureanreicherung ein.

Der Eisenhaushalt in Boden und Pflanze zeigt auf den untersuchten Standorten kein eindeutiges, bodenfeuchteabhängiges Verhalten.

Hingegen erscheint der Manganhaushalt von Boden und Pflanze unter Berücksichtigung einer Phasenverschiebung als empfindlicheres Kriterium. Im vorliegenden Fall ist Mangan jedoch nicht als Indikator für kurzfristige Bodenfeuchteänderungen geeignet.

- 1 Ahrens, R. et al. Über die Bodenstruktur, den Wasserhaushalt und die Ertragsfähigkeit von Pseudogleyen
Z.f.Acker-u.Pflanzenb. 107 S. 67-98 (1958)
- 2 Ambler, J.E. Sites of iron reduction in soybean plants
Agron. J. 63, S. 95-97 (1971)
- 3 App, A.A. and Meiss, P. Effect of aeration on rice alcohol dehydration
Arch.Biochemi Biophys. 77, S. 181-190 (1958)
- 4 Baden, W. und Eggelsmann, R. Die Durchlässigkeit der Moorböden
Z.f.Kulturtechn. u. Flurber. 4, S. 226-254 (1964)
- 5 Baden, W. et al. Lehrbuch der Bodenkunde
Ulmer Verlag Stuttgart 184ff (1969)
- 6 Bandurskie, R.S. Further studies on the enzymatic synthesis of oxalacetat from phosphoenolpyruvat and carbondioxide
J.Biol.Chem. 217, S. 137-150 (1955)
- 7 Barnett, N.M. and Naylor, A.W. Aminoacids and protein metabolism in Bermuda grass during water stress
Plant Physiol. 41, S. 1222-1230 (1966)
- 8 Baumann, L. Über die Beziehung zwischen Hydratur und Ertrag
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 70, S. 67-78 (1957)
- 9 Baver, L.D. et al. Soil Physics
Fourth edition, John Wiley a. sons, Inc. New York
- 10 Bear, F.E. Symposium on bicarbonates
Amer. Society for Hort. Sci.
Soil Sci. 89/5 S. 241-302 (1960)
- 11 Becher, H.H. Eine Methode zur Messung der Wasserleitfähigkeit im ungesättigten Zustand
Diss. TU Hannover (1970)
- 12 Belal, H.M. Studie zur chemischen Bekämpfung des echten Mehltaus
Diss. Inst. f. Phytopathologie Göttingen (1971)
- 13 Belik, V.F. Zur Bestimmung des Wasserbedarfs von Tomatenpflanzen durch Messung der Saugspannung und der Zellsaftkonzentration der Blätter
Fisiol.Rast. 7 S. 95-97 (1960)

- 14 Bennecke, P. Bodenphysikalische Kennwerte mit besonderer Berücksichtigung der Durchlässigkeit
Mitt.Dtsch.Bdcl.Ges. 1, S. 275-282 (1963)
- 15 Bennecke, P. Über die Wasserbewegung in Parabraunerden aus Löss
Mitt.Dtsch.Bdcl.Ges. 4, S. 163-180 (1965)
- 16 Bidulph, O. and Woodbrigde, C.G. The uptake of phosphorus by bean plants with particular reference to the effect of iron
Plant Physiol. 27, S. 431-444 (1952)
- 17 Blümel, Meliorationsverfahren bei hydromorphen Böden
Pseudogley und Gley S. 769-771
Verlag Chemie Weinheim 1973
- 18 Blume, H.P. Stauwasserböden
Arbeiten d.Uni. Hohenheim Bd. 42
Ulmer Verlag Stuttgart 1968
- 19 Bollmann A. u. Schwanitz, F. Über den Eisengehalt in Pflanzen eines eisenreichen Standortes
Z.Bot. 45, S. 39-42 (1957)
- 20 Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie
Springer Verlag Wien 3. Aufl. 1964
- 21 Bradfort, R. et al. Soils in relation to fruit growing in New York
N.Y.State Agr.Exp.Sta.Bull. 592 (1934)
- 22 Breyhan, T. et al. Über das Vorkommen und die Bedeutung von Prolin in der Kartoffel
Landwirtsch.Forsch. 12, S. 293-295 (1958)
- 23 Breyhan, T. et al. Stoffwechsel- und Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Kartoffelkeimen
Landbauforsch. Völkenrode 11/4 (1962)
- 24 Brümmer, G. Redox-Reaktionen als merkmalsprägende Prozesse hydromorpher Böden
Pseudogley und Gley S. 17-29
Verlag Chemie Weinheim 1973
- 25 Bromfield, S.M. The properties of biological formed manganese oxide, its availability to oats and its solution by roots washing
Plant and Soil 9 S. 325-337 (1958)
- 26 Brown, J.C. Iron absorption by roots as affected by plant species and concentration of chelating agents
Agron. J. 53. S. 81-85 (1961)

- 27 Bussler, W. Manganmangelsymptome bei höheren Pflanzen
Z.f.Pflern., Dg. u. Bdk. 81, S. 256-265
(1958)
- 28 Chapmann, H.D. The relation of iron and manganese to
chlorosis in plants
New Phytologiste 30, S. 266-283
- 29 Ceratzki, W. Die Charakterisierung von bearbeitungsbeeinflussenden Bodeneigenschaften in Beziehung zum Pflanzenwachstum
Landbauforsch.Völkenrode 16, S. 37-42
(1966)
- 30 Coic, Y. and de Baisse, J. Evolution of manganese in different organs of the potato
Acad.Sci. Paris 228, S. 1379-1381 (1951)
- 31 Crawford, R.M.M. Landwirtschaftliche Nutzpflanzen: Größere Überflutungstoleranz
Umschau in Wiss.u.Techn. 17, S. 535-541
(1969)
- 32 Crawford, R.M.M. et al. Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots
J.Ecol. 57, S. 235-344 (1969)
- 33 Crawford, R.M.M. et al. Induktive responses of alcohol and malic dehydrogenases in relation to flooding tolerance in roots
J.Exp.Bot. Vol. 9 No 60, S. 435-441 (1968)
- 34 Crawford, R.M.M. et al. The control of anaerobic respiration as a determining factor in the distribution of the genus Senecio
J.Ecol. 54, S. 403-413 (1967)
- 35 Crawford, R.M.M. et al. Alcohol dehydrogenase activity in relation to flooding tolerance in roots
J.Exp.Bot. 18, S. 458-465 (1968)
- 36 Crawford, R.M.M. et al. Physiologische Ökologie: Ein Vergleich der Anpassung von Pflanzen und Tieren an sauerstoffarme Umgebung
Flora 161, S. 209-233 (1972)
- 37 Crawford, R.M.M. and Garcia-Novo, F. Soil aeration, nitrat reduction and flooding tolerance in higher plants
New.Phytologiste 72 (1973)

- 38 Eger, G. Beiträge zur Kenntnis des Mikroklimas der Mähweiden und der osm. Werte einiger Wiesenpflanzen
Z.f.Acker- u. Pflanzenbau 106/4 S. 337-358 (1957)
- 39 Eimern van, J. Zum Begriff und zur Messung der pot. Evapotranspiration
Meteor.Rdsch. 17, S. 33-42 (1964)
- 40 Ellenberg, H. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde
Ulmer Verlag Stuttgart (1957)
- 41 Ellenberg, H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen
Einführung in die Phytologie IV/2
Ulmer Verlag Stuttgart (1963)
- 42 Ellenberg, H. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Beurteilung
Ulmer Verlag Stuttgart (1953)
- 43 Ellenberg, H. Zur Stickstoff- und Wasserversorgung ungedüngter und gedüngter Feuchtwiesen
Veröffentl.d.Geobot.Inst. ETH 2 41
- 44 El-Saidi, M.T. and Effect of different salinity levels on growth, development and some physiological processes of cotton plants
Kortam, M.A. Z.f.Acker- u. Pflanzenbau 139/2 S. 123-132 (1974)
- 45 Engelbrecht, L. Beiträge zum Problem der Akkumulation von Aminosäuren
Flora 150 S. 73-86 (1961)
- 46 Fink, A. Bestimmung des für Hafer verfügbaren Mangan
Z.f.Pflern., Dg. u. Bdk. 67 S. 198 (1954)
- 47 Fink, A. und Der Manganhaushalt Schleswig-Holsteiner und niederländischer Marschböden
de Groot, A.J. Sonderh.Landwirtsch.Forsch. XIX, S. 60 (1965)
- 48 Fink, A. Untersuchungen zur Manganversorgung einiger Bodentypen Schleswig-Holsteins
Z.f.Pflern., Dg. u. Bdk. 136/2-3 S. 122-137 (1965)
- 49 Fischnich, O. Stoffwechsel- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Kartoffelkeimen
Landbauforsch. Völkenrode 13/2 (1963)

- 50 Fisher, F.C. An inexpensive method of determining plant moisture stress using freezing point depression
Soil Sci. 113/6 S. 383-385 (1972)
- 51 Friedrichsen, J.u. Untersuchungen zur Toxizität von Fink, A. Aluminium und Mangan auf sauren Böden
Mitt.Dtsch.Bdcl.Ges. 8, S. 143-158 (1968)
- 52 Grable, A.R. Soil aeration and plant growth
Agron. 18, S. 58-106 (1966)
- 53 Geisler, G. Bodenluft und Pflanzenwachstum unter besonderer Berücksichtigung der Wurzel
Arbeiten d. Uni Hohenheim 40
Ulmer Verlag Stuttgart 1968
- 54 Geisler, G. Morphogenetische Wirkung der CO₂ und O₂-Konzentration im Boden auf das Wurzelsystem unter Berücksichtigung des Bodenwassergehaltes
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim 1973
- 55 Giesel, W. et al. Berechnung des kapillaren Aufstieges aus dem Grundwasser in den Wurzelraum unter stationären Bedingungen
Z.f.Pflern.u.Bdk. 132, S. 17-30 (1972)
- 56 Goas, M. Contribution à l'étude de metabolisme azoté des halophytes. Acides aminés et amides libre d'aster tripolium
Acad.Sci.D. 263, S. 200-263 (1966)
- 57 Gora, A. Mehrjährige Untersuchungen über den Einfluß der Tiefenlockerung und Kalkung auf den Pflanzenertrag
Arch.f.Bodenfruchtbar. 15/2 S. 107-124 (1973)
- 58 Graß, K. Der Einfluß von Tiefenlockerung und Tiefendüngung auf pseudovergleyten Parabraunerden und Pseudogleyen
Pseudogley und Gley S. 667-677
Verlag Chemie Weinheim 1973
- 59 Grimmer, B. Biochemie
BI Hochschultaschenbücher 187/187a
Bibliograph.Inst. Mannheim 1969

- 60 Grosse, B. et al. Ergebnisse der Tiefumbruchversuche von Parabraunerden aus Löß in Niedersachsen Arbeitskr.f.Unterb.- u. Tiefenbearb.- Maßnahmen d.Forschungsr.f.Ern., Landwirtsch. u. Forsten H 5 1972
- 61 Habig, F. Ein Beitrag zur Dynamik und Genetik stauwasserbeeinflusster Böden
Diss. Hann.-Münden 1953
- 62 Hack, H.R. et al. An application of a method of gas microanalysis to the study of soil air
Soil.Sci. 82, S. 217-231 (1956)
- 63 Hartge, K.H. Versuche mit Tensiometern
Z.f.Kulturtechnik 4, S. 115 (1963)
- 64 Hartge, K.H. Die physikalische Untersuchung von Böden
Ferdinand Enke Verlag Stuttgart 1971
- 65 Hartge, K.H. u. Baily, F. Beziehungen zwischen Staunässemerkmalen, Wasserleitfähigkeit und Porenkontinuität
Z.f.Pflern., Dg. u. Bdk. 116, S. 10-25 (1967)
- 66 Hartge, K.H. u. Baily, F. Durchlässigkeit und Stauvermögen
Z.f.Kulturtechn. 8, S. 10-25 (1967)
- 67 Haude, W. Zur Bestimmung der aktuellen und potentiellen Evapotranspiration
Mitt.Dtsch.Wetterd. 8 (1954)
- 68 Hecht-Buchholz, Ch. Mono- und disaccharide, osm. Wert und N/P Verhältnis von Hafer und Tomate bei Phosphatmangel
Z.f.Pflern.u.Bdk. 121/3 S. 245-255 (1968)
- 69 Hecht-Buchholz, Ch. Wirkung der Mineralstoffernährung auf die Feinstruktur der Zelle
Z.f.Pflern. u. Bdk. (1972)
- 70 Hewitt, E.J. The role of mineral elements in the activity of plant enzyme systems
Hdb.d.Pfl.-Physiol.Bd. IV S. 427-481 (1958)
- 71 Hoffmann, W. u. Frercks, S. Festschrift zum 75-jährigen Bestehen der Staatl. Moorversuchsst. in Bremen, S. 123
- 72 Höfner, S. Aufnahme und Sorption von zwei- und dreiwertigem Eisen durch Heliantus annuus
Z.f.Pflern.u.Bdk. 13/2 S. 126-130 (1973)

- 73 Hohmeyer, B. et al. Herstellung von Lysimetern mit Böden in natürlicher Lagerung (Monolith-Lysimeter) als Durchlauf-, Unterdruck- oder Grundwasserlysimeter
Z.f.Pflern.u.Bdk. 136/3 S. 242-245 (1974)
- 74 Ignatieff, n.n.
Soil Sci. 51 S. 244 (1941)
- 75 Jackson, W.A. and Fixation of carbon dioxide by plant roots
Colemann, N.T. through phosphoenolpyruvate carboxylase
Plant and Soil 11, S. 1-16 (1959)
- 76 Jensen, et al. Tracer studies of oxygen diffusion through roots of barley, corn and rice
Soil Sci. 103, S. 29-32 (1967)
- 77 Jones, L.M. and The availability of various manganese
Leeper, G.W. oxides to plants
Plant and Soil 3, S. 141-159 (1951)
- 78 Junck, A. et al. Wirkung des Eisens auf einige physiologische Eigenschaften von Tomaten
Z.f.Pflern.u.Bdk. 13 S. 143-155 (1972)
- 79 Karlson, R. Biochemie
Thieme Verlag Stuttgart 7. Aufl. 1970
- 80 Kartieranleitung Bundesanstalt f. Bodenf. u. Geol. Landesämter
- 81 Kerpen, W. Die Böden des Versuchsgutes Rengen, Kartierung, Eigenschaften und Standortwert
Wiss. Ber. d. Landw. Fak. Bonn
Reihe B 5, S. 45ff (1960)
- 82 Kick, H. Pflanzennährstoffe
Hdb. d. Pflern. u. Dg. I/1 S. 90-121
Springer Verlag Wien 1969
- 83 Klapp, E. Wiesen und Weiden
Parey Verlag Berlin 1971
- 84 Klapp, E. Grünlandvegetation und Standort
Parey Verlag Berlin 1968
- 85 Knapp, R. Einführung in die Pflanzensoziologie
Ulmer Verlag Stuttgart 1971
- 86 Kock de, P.C. and The metabolism of chlorotic leaves.
Morrison, R.J. 2. Organic acids
Biochem. J. 70, S. 272-277
- 87 Koepf, H. Bodenklima und Bodenatmung
Ber. Dtsch. Wetterd. 32, S. 34-37 (1952)

- 88 Koepf, H. Die Bodenluft
In Scharrer: Hdb.d.Pflern.u.Dg. II/1
S. 717-741, Springer Verlag Wien (1966)
- 89 Kopp, E. Erhaltungsdauer der Auflockerung
Symposium ü.d. Tiefenbearbeitung d.
Bodens, Giessen 23. - 25.6.1969
- 90 Korte, W. Die klimatische Wasserbilanz als Charak-
teristik der Witterung
Landbauforsch. Völkenrode 11, S. 9-11
(1961)
- 91 Koronowski, P. Mangan
In Sorauer: Hdb.d.Pfl.Krankh. 7. Aufl.
2. Lief. I/2 S. 211-146
Springer Verlag Berlin
- 92 Kosegarten, E. Veränderungen des aktiven Mangan von
Bodenproben in Abhängigkeit von Wasserge-
halt und Mikrobentätigkeit
Landwirtsch.Forsch. 10, S. 214-222
- 93 Kramer, U. Bestimmungen der ungesättigten Wasser-
leitfähigkeit k_u an Grund- und Stauwasser-
böden in situ nach der Verdunstungsmethode
mit der Neutronen- Gamma-Sonde und Tensio-
metern
Diss. Landwirtsch. Fak. Bonn
- 94 Kreeb, K.H. Hydratur und Ertrag
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 70, S. 121-136
- 95 Kreeb, K.H. Okophysiologische Grundlagen der
Bewässerungskulturen in den Subtropen
Gustav Fischer Verlag Stuttgart (1964)
- 96 Kreeb, K.H. Okophysiologie natürlicher Stresswirkungen
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 9, S. 485-496 (1971)
- 97 Kühbauch, W. Veränderungen der Gehalte an Glucose,
Fructose, Saccharose und Fruktosan sowie
des Polymerisationsgrades von Fructosan-
molekülen in Blättern und Stengeln einiger
Knaulgrassorten während des Wachstums
Landw.Forsch. 62/2 S. 173-181 (1973)
- 98 Kühbauch, W. Veränderungen von Kohlenhydratfraktionen
in Blättern und Stengeln einiger Knaul-
grassorten
Landwirtsch.Forsch. 62/3 S. 213-221 (1973)

- 99 Kuntze, H. Physikalische Untersuchungsmethoden für
Moor- und Anmoorböden
Landw. Forschung 18, S. 178-191 (1965)
- 100 Kuntze, H. Bodenkriterien zur zweckmäßigen Boden-
nutzung
Z.f.Kulturtechn.u.Fluber. 12,
S. 221-233 (1971)
- 101 Kuntze, H. Ein neues Verfahren zur Verbesserung
staunasser besandeter Hochmoore
Z.f.Kulturtechnik 14, S. 160-167 (1973)
- 102 Labanaukas, T. et al. Effects of soil oxigen and irrigation
on the accumulation of macro- and micro-
nutrients in citrus seedlings
Siol Sci. 101/5 (1961)
- 103 Larcher, W. The influence of water stress on the
relationship between CO₂ uptake and
transpiration In: B. Slavik, water stress
in plants, The Hagne (1965)
- 104 Larcher, W. Ökologie der Pflanzen
UTB 232 Ulmer Verlag Stuttgart(1974)
- 105 Latzko, E. und Über die spezifischen Funktionen minera-
Claus, D. lischer Nährstoffe im intermediären
Stoffwechsel
Landw.Forsch. 11 Sonderh. 101 (1958)
- 106 Leh, H.O. Eisen
In Sorauer: Hdb.d.Pfl.Krankh. 7. Aufl.
2. Lief. I/2 S. 247-289 (1969)
Parey Verlag Berlin
- 107 Leytey, S. et al. Influence of soil oxigen on growth and
mineral concentration of barley
Agron. J. 54 S. 538-540 (1962)
- 108 Linskens, H.F. Papierchromatographie in der Botanik
2. Aufl. Springer Verlag Berlin
- 109 Lobov, M.F. Die Beziehung zwischen dem Wachstum und
der Zellsaftkonzentration der Pflanzen
Bot. J. 36, S. 21-28 (1951)
- 110 Löhnis, M.P. Manganese toxicity in field and marked
garden crops
Plant and soil, The Hague 3, S. 193-221
(1951)

- 111 Lüders, R. Verbreitung und Eigenschaften von Pseudogleyen und Gleyen aus Kalken der Überkreide und deren Umwandlungsprodukten Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim, S. 263-269 (1973)
- 112 Luthin, J.N. The amelioration of gley and pseudogley soils
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim, S. 615-622 (1973)
- 113 Marschner, H. Regulierungsmechanismen bei der Eisenaufnahme von Sonnenblumen
Vortrag b.d. Lufa-Jahrestagung (1972)
- 114 Marschner, H. Einfluß der CO₂-Versorgung der Wurzeln auf Mineralstoffaufnahme und Pflanzenwachstum
Verlag Chemie Weinheim, S. 541-556 (1973)
- 115 Mengel, K. Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze
Gustav Fischer Verlag Stuttgart (1968)
- 116 Michael, G. Bodenkohlensäure und Wurzelwachstum
Z.f.Pflern, Dg.u.Bdk. 65/1-3 S. 180-194 (1954)
- 117 Miller, R.O. and Richard, F. Hydraulic gradients during infiltration in soils
Soil Sci.Soc.Amer.Proc 16, S. 33-38 (1952)
- 118 Mückenhausen, E. Der Wasserhaushalt der Pseudogleye und dessen Bedeutung für die Pflanze
Verh.d. II u. IV Kom.d.Intern.Bdkl.Ges. II S. 105-111 Hamburg 1958
- 119 Mückenhausen, E. Entstehung, Eigenschaften und Systematik der Böden der BR Deutschland
DIG Verlag Ffm (1962)
- 120 Mückenhausen, E. Pseudogleye und Gleye in der Bodengesellschaft der humiden gemäßigt warmen Klimazone
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim (1973)
- 121 Müller, K. Farbschnelltest für Zucker u. org. Säuren
GIT Zeitschrift 15, S. 52
- 122 Müller, W. et al. Zur Kennzeichnung und Melioration stauwasser Böden
Pseudogley und Gley S. 693-646
Verlag Chemie Weinheim 1973

- 123 Müller, W. et al. Bodenphysikalische Kennwerte wichtiger Böden, Erfassungsmethodik, Klasseneinteilung und kartographische Darstellung Beiheft 99 zum geologischen Jb Hannover (1970)
- 124 Neenan, M. The effects of soil acidity on the growth of cereals with particular reference to the differential reaction thereto Plant and soil, The Hague 12, S. 324-338 (1960)
- 125 Neumann, K.H. Der Eintritt der Nährstoffe in den Stoffwechsel und ihre weitere Verarbeitung Hdb.d.Pflern.u.Dg. I/1 S. 300-348 (1969) Springer Verlag Wien
- 126 Neumann, K.H. Untersuchungen über den Einfluß des Kinetins und des Eisens auf den Säure- und Proteinstoffwechsel von Karottengewebe Z.f.Pflern.u.Bdk. 131/2 S. 211 (1972)
- 127 Nimah, M.N. Ein Modell zur Bestimmung der Bodenwasser-Pflanze- Atmosphäre- Wechselbeziehungen Z.f.Pflern.u.Bdk. 136/2 S. 186-187 (1973) Originalarbeit in Proc.Soil Sci.Soc America 37, S. 522-532 (1973)
- 128 Oberdörfer, E.P. Pflanzensoziologische Exkursionsflora von Süddeutschland Ulmer Verlag Stuttgart S. 141ff (1962)
- 129 Ottow, J.C.G. Bacterian mechanism of iron reduction and gley formation Pseudogley und Gley Verlag Chemie Weinheim S. 29-37 (1973)
- 130 Palfi, G. Das Prolin, die den Wassermangel der Pflanzen anzeigende Aminosäure Acta Biol.Szeged 15/1-4 S. 65-69 (1969)
- 131 Palfi, G. und Juharez, J. Zusammenhang zwischen Massermangel, salzigem oder kaltem Wurzelmedium sowie Prolin-, Pipecholinsäure und Gesamtaminosäuregehalt der Pflanzen Z.f.Pflern.u.Bdk. 124 S. 36-42 (1969)
- 132 Palfi, G. und Bito, M. Effect of the soil and physiological dryness on the amino acid metabolism of wheat, bean, sunflower and paprica Acta Biol. Szeged 16/3-4 S. 79-91 (1970)

- 133 Pataki, G. Dünnschichtchromatographie in der Aminosäure- und Peptidchemie
De Gruyter Verlag Berlin (1967)
- 134 Possingham, P. The effect of mineral nutrition on the content of free amino acids and amides in tomato plants
Austral.Z.Biol.Sci. 9, S. 539-551 (1956)
- 135 Puustjärvi, V. Water requirement of plants in peat culture
Peat and plant news
Peat research institut of Satoturve
Finland (1970)
- 136 Rediske, J.H. The absorption and translocation of iron
Plant Physiol. 28, S. 376-393 (1953)
- 137 Renger, M. und Henseler, K.L. Erforschung und zahlenmäßige Kennzeichnung des Staunässegrades von wasserstauenden Böden
Unveröffentl. (1970)
- 138 Renger, M. et al. Ergebnisse zur quantitativen Erfassung der Wasserhaushaltskomponenten in der ungesättigten Bodenzone
Z.f.Pflern.u.Bdk. 126/1 S. 15-33 (1970)
- 139 Renger, M. et al. Über den Wasser- Lufthaushalt von stau- und grundwasserbeeinflussten Zweischichtprofilen aus Löss
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim S. 503-515 (1972)
- 140 Renger, M. et al. Die Bedeutung der Häufigkeitsverteilung der klimatischen Wasserbilanz bei der Beurteilung kulturtechnischer und hydrologischer Fragen
Z.f.Pflern.u.Bdk. (1973)
- 141 Rode, A. Das Wasser im Boden
Akademie Verlag Berlin (1959)
- 142 Roth, D. und Bergmann, H. Methoden zur Bestimmung des Pflanzenwasserdefizites und ihre Eignung für die Steuerung der Zusatzwasserversorgung
Übersichtsbeitrag 8
Arch.f. Acker- u. Pflanzenb.u.Bdk. 17/9
S. 675-693 (1973)
- 143 Schachtschabel, P. Bestimmung des Aktivmangan im Boden
In Thun: Methodenbuch Bd. I S. 199
Neumann Verlag Radebeul (1955)

- 144 Scheffer, F. und Lehrbuch der Bodenkunde
Schachtschabel, P. Enke Verlag Stuttgart (1971)
- 145 Scheffer, F. et al. Über säureorganische Verbindungen in
Sproß, Wurzel und im steril gehaltenen
Wurzelraum von Mais
Z.f.Pflern.u.Bdk. 110/3 S. 201-210, 1965
- 146 Schendel, U. Vegetationswasserverbrauch und -wasser-
bedarf
Habilitationsschrift aus d.Inst.f.Wasserw.
u. Meliorationswesen a.d. Uni Kiel (1967)
- 147 Schlegel, H.G. Allgemeine Mikrobiologie
Thieme Verlag Stuttgart (1969)
- 148 Schlichting, E. u. Bodenkundliches Praktikum
Blume, H.P. Parey Verlag Berlin (1966)
- 149 Schlichting, E. Pseudogleye und Gleye- Genese und Nutzung
hydromorpher Böden
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim S. 1-7 (1973)
- 150 Schlubach, H.H. Der Kohlenhydratstoffwechselder Gräser
Fortschr.d.Chem.org.Naturst. XV (1958)
Springer Verlag Wien
- 151 Schmid, G. et al. Ein-, zwei- und dreistufige Meliorationen
von Pseudogleyen
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim S. 735-748 (1973)
- 152 Schopfer, P. Experimente zur Pflanzensoziologie
Rombach Hochschul Paperback Bd. 10 (1970)
Rombach Verlag Freiburg
- 153 Schröder, D. Der Wasserverbrauch verschiedener Kultur-
pflanzen und seine Beziehungen zu Düngung,
Ertrag, Niederschlag und Wurzelwachstum
Diss. Landw. Fak. Bonn (1971)
- 154 Schröder, D. Zur Stellung der Gleye und Pseudogleye in
verschiedenen Klassifizierungssystemen
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim S. 413-420 (1973)
- 155 Schulte-Karring, H. Die meliorative Bodenbewirtschaftung
Landes- Lehr- und Versuchsanstalt Ahr-
weiler (1970)
- 156 Schuylenborgh van, J. Sesquioxide formation and - trans-
formation
Pseudogley und Gley S. 93-102 (1973)
Verlag Chemie Weinheim

- 157 Sideris, C.P. a. Young, H.J. Effects of iron on chlorophyllous pigments, ascorbic acid, acidity and carbonhydrates in *Ananas communis*
Plant Physiol. 19, S. 52-75 (1944)
- 158 Splittstösser, W.E. Dark CO₂-fixation and its role in the growth of plant tissue
Plant Physiol. 41/5 S. 755-759 (1966)
- 159 Stahl, E. Dünnschichtchromatographie
Springer Verlag (1967)
- 160 Stewart, C.R. et al. Changes in the amino acid content of excised leaves during incubation
Plant Physiol. 41, S. 1519-1585 (1966)
- 161 Stewart, F.C. a. Pollard Nitrogen metabolism in plants
Ann.Rev. Plant Physiol. 6, S. 6 -114 (1957)
- 162 Strebel, O. Untersuchungen über die Wasserbewegung in einem Hangwasserpseudogley unter Grünland
Z.f.Pflern.u.Bdk. 127/1 S. 31-40 (1970)
- 163 Stocker, O. Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren
Hdb. Pflanzenphysiol. Bd. 3 (1956)
- 164 Tiller, G. u. Wassermann, P. The effect of flooding on the availability of zinc and manganese to rice
Z.f.Pflern.u.Bdk. 13/1 S. 57-67 (1973)
- 165 Thun, R. Methodenbuch: Die Untersuchung von Böden
Neumann Verlag Radebeul (1955)
- 166 Vennesland, B. a. Conn, E.C. Carboxylating enzymes in plants
Ann.Rev. Plant Physiol. S. 3707-3715 (1952)
- 167 Vester, G. Zur Überflutungstoleranz bei Bäumen
Verhandlungen d.Ges.f. Ökologie Saarbrücken 1973 S. 251-256
- 168 Vlamis, J. u. Williams, D.E. Iron and Manganese relations in rice and barley
Plant a. Soil 20 S. 221 (1964)
- 169 Voigtländer, G.V. et al. Spurenelementgehalt von Luzerne
Z.f.Acker- u.Pflanzenbau 135 S. 204-216
- 170 Walter, H. Die kryoskopische Bestimmung des osm. Wertes bei Pflanzen
In Abderhalden: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden XI 4 S. 353 (1931)
- 171 Walter, H. Grundlagen der Pflanzenverbreitung 1. Teil
2. Aufl. (1960)
Ulmer Verlag Stuttgart

- 172 Walter, H. Grundlagen des Pflanzenlebens 4. Aufl.
Ulmer Verlag 1962
- 173 Walter, H. Die Hydratur der Pflanze als Indikator
ihres Wasserhaushaltes
Handb.d.Pflern.u.Düngung I/2 S. 902-919
Springer Verlag Wien (1971)
- 174 Weller, F. Vergleichende Untersuchungen zur ökolo-
gischen Beurteilung von Pseudogleyen für
die obstbauliche Nutzung
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim S. 587-597 (1973)
- 175 Whiteside, P.E. Phosphates, Sulphates, Carbonates and
Silicates in hydromorphic soils
Pseudogley und Gley
Verlag Chemie Weinheim (1973)
- 176 Wicke, H.J. und Singh, D.P. Untersuchungen über die Beziehungen
zwischen Bodenfeuchte und Wasserzustand
der Pflanze als Beitrag zum Problem der
Steuerung der Getreideberegnung nach
physiologischen Kriterien
Arch.f.Acker- u. Pflanzenb.u.Bdk. 17/7-8
S. 573-584 (1973)
- 177 Williamson, R.F. The effect of root aeration on plant growth
Soil Sci. Soc Americ. Proc. 28 S. 86-90
(1964)
- 178 Williams, D.E. a. The effect of silicon on yield and manga-
Vlamis, J. nese-54 uptake and distribution in the
leaves of barley plants grown in cultur
solutions
Plant Physiol. 32, S. 404-416 (1957)
- 179 Winogradow, A.P. Spurenelemente in der Landwirtschaft
Akademie Verlag Berlin (1958)
- 180 Wittmann, O. Hydroökologische Untersuchungen an
Pelosolen
Bayrisches Landw. Jahrbuch 46/8 (1969)
- 181 Wittmann, O. Über die hydroökologische Beurteilung
von Böden
Mitt.Dtsch.Bdcl.Ges. 10, S. 125-127
(1970)
- 182 Yemm, E.W. a. The metabolism of amino acids and
Folkes, B.F. proteins in plants
Ann.Rev. Plant Physiol. 9, S. 245-280
(1958)

- 183 Yu, P.T. et al. Survival of plants under prolonged flooded conditions
Agron. J. 61 S. 844-847 (1967)
- 184 Zakosek, H. Zur Beurteilung von Pseudogleyen (1954)
- 185 Zakosek, H. Grundwasser und Staunässe
Z.f.Pflern., Dg.u.Bdk. 74/3 S. 240-243 (1956)
- 186 Zakosek, H. Durchlässigkeitsuntersuchungen an Böden unter besonderer Berücksichtigung der Pseudogleye
Abhandl.d.Hess. Landesamtes f. Bodenf. Wiesbaden H 32 (1960)
- 187 Zeid, F.A. und Kühn, H. Protein-Kohlenhydrat-Verhältnis im Verlauf der Vegetationsperiode
Z.f.Pflern.u.Dg. 135/3 S. 226-238 (1973)
- 188 Ziegler, H. Experimentelle Ökologie der Pflanzen
Umschau in Wiss.u.Techn. 2, S. 48-49 (1972)
- 189 Duranton, H. und Maille, M. Étude du métabolisme de la prolin in relation avec la synthèse des pigments chez la topinambur
Comt.rend. 253 S. 1003-1005 (1961)
- 190 Ghadimi, R. Verteilung der reduzierenden und nicht reduzierenden Zucker im Weizen während der Keimungs- und Vegetationszeit
Z.f.Acker u. Pflanzenb. 139 S. 114-123 (1974)
- 191 Gill, C.J. The flooding tolerance of woody species
Forest. Abstr. 31 S. 671-688 (1968)
- 192 Israelsen, O. W. u. Hansen, V. E. Irrigation principles and practices
zit. in Taschenbuch der Wasserwirtschaft
Verl. Wasser u. Boden Hbg 1971
- 193 Kuntze, H. Ermittlung der Bodenfeuchte in Moor und Anmoor an Modellböden mittels pF-Verfahren unter besonderer Berücksichtigung der Tonkomponente zwecks Charakteristik ihrer Hydrologie im Vergleich zu vorliegenden experimentellen Daten.
unveröffentlicht

- 194 Robinson, O.W. Some chemical changes of submerged soil conditions
Soil Sci. 30 S.197-217 (1930)
- 195 Scott et al. Dissolved oxygen in saturated soil
Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 19 S.7-12(1955)
- 196 Potayevitsch, E.V. u. On some physiological peculiarities
Kutchko, L.A. of bog plants
Proceedings of the international Symposium
on forest drainage
Jyväskylä-Oulu, Finland 1974

1o TABELLENANHANG

Häufig benutzte Abkürzungen (nach Schlegel 147)

Aminosäuren (AS):

Ala	Alanin
Arg	Arginin
Asp	Asparaginsäure
Asn	Asparagin
Cys	Cystein
Dap	Diaminoplimelinsäure
Glu	Glutaminsäure
Gln	Glutamin
His	Histidin
Gly	Glycin
Ile	Isoleucin
Leu	Leucin
Lys	Lysin
Met	Methionin
Phe	Phenylalanin
Pro	Prolin
Ser	Serin
Thr	Threonin
Try	Tryptophan
Tyr	Tyrosin

Kohlenhydrate (KH):

FDP	Fructose-1-6-diphosphat
F6P	Fructose-6-phosphat
G1	Glucose
G16P	Glucose-6-phosphat
G11P	Glucose-1-phosphat
PGA	Phosphoglycerinaldehyd
R5P	Ribose-5-phosphat
RDP	Ribulose-1-5-diphosphat
DHAP	Dihydroxyactonphosphat

Org. Säuren:

6PG1S	6-Phosphogluconsäure
3K6PG1S	3-Keto-6-phosphogluconsäure
3PGS	3-Phosphoglycerinsäure
2PGS	2-Phosphoglycerinsäure
PEP	Phosphoenolpyruvat
PEBTS	Phosphoenolbrenztraubensäure
BTS	Brenztraubensäure-Pyruvat

Alkohol:

Ät	Äthanol
Me	Methanol
Bu	Buthanol
Pr	Propanol
G	Glycerin
GP	Glycerinphosphat

Enzyme:

ADP; ATP	Adenosin (di-tri-) Phosphat
NAD ⁺ (P)	Nicotin-Amid -Adenin-Dinucleotid (Phosphat)
CoA	Coenzym A
ADH	Alkoholdehydrogenase
MDH	Malatdehydrogenase

Andere Abkürzungen:

TCC	Tricarbonsaurecyclus
GVP	Gesamtporenvolumen (Vol%)
r _t	Rohdichte (g/ccm)
k _f	hydraulische Leitfähigkeit im wassergesättigten Zustand
k _u	hydraulische Leitfähigkeit im ungesättigten Zustand (cm/A)
nWK	nutzbare Wasserkapazität (vol%)
r _H	Reduktionskraft (5)
ROP	Redoxpotential (mV)
GOF	Geländeoberkante
R-B	Wasservorratsänderung im Boden

Tab A1

Kapillare Wassernachlieferung verschiedener Böden bei Bodenfeuchteänderung($W_2, H_2, L/S, S/L$)

W_2	$\frac{W_{akt}}{W_{pot}}$	H_2	$\frac{W_{akt}}{W_{pot}}$	L/S	$\frac{W_{akt}}{W_{pot}}$	S/L	$\frac{W_{akt}}{W_{pot}}$
BF		BF		BF		BF	
68	1	55	1	60	1	82	1
148	1	81	1	70	1	93	0,8
197	0,93	91	0,9	95	0,95	123	0,52
244	0,75	108	0,87	103	0,81	140	0,50
280	0,73	132	0,8	137	0,62	170	0,43
298	0,69	150	0,82	140	0,64	190	0,19
320	0,71	161	0,85	164	0,59	215	0,15
340	0,68	169	0,68	170	0,51	315	0,06
368	0,53	180	0,6	190	0,35	400	0,07
380	0,42	204	0,52	200	0,37	600	0,04
416	0,33	218	0,42	220	0,31	1080	0,02
450	0,36	240	0,38	250	0,29		
555	0,34	272	0,26	270	0,21		
635	0,21	330	0,26	266	0,24		
675	0,26	417	0,24	300	0,19		
740	0,23	501	0,16				
785	0,21	556	0,2				
820	0,18	600	0,13				
825	0,23	650	0,09				
850	0,09	703	0,04				
895	0,19	810	0,1				
		1100	0,02				

Tab. A2

Festuca pratensis

Bodenfeuchte (pF in cm WS, Wassergehalt in vol%, %FK, \vec{G})
und osm. wert

Wasserhorst					Henstedt					
$W_1 H_1$	pF	WG	%FK	\vec{G}	W	pF	WG	%FK	\vec{G}	W
9.6.	150	67,5	94,5	0,9	4,31	123	34	85	0,2	3,83
10.7.	1150	52	73,5	30	14,00	1500	20,5	51,1	30	13,88
30.7.	715	55	77,5	17	8,81	645	24	60	15	10,01
27.8.	1150	52	73,5	30	15,20	1400	21	53	30	15,24
10.9.	97				10,22	110				11,34
20.9.	136				8,00	205				4,00
27.9.	340				8,35	465				3,85
$W_2 H_2$										
9.6.	61	71	100	2,6	3,80	55	41	102,5	2	3,62
10.7.	900	54	76	22	11,50	1100	22	55	21	10,82
30.7.	570	57,5	81	11	7,82	345	27	67,5	6,6	6,64
27.8.	940	54	76	23	12,00	980	21,5	53,5	21	10,62
10.9.	86				9,54	97				8,66
20.9.	68				8,02	95				7,21
27.9.	180				8,26	260				5,81
$W_3 H_3$										
9.6.	61	71	100	3	3,81	57	40	100	2,2	3,61
10.7.	468	58	82	8,3	5,90	465	25	62,5	9	5,63
30.7.	286	62,5	85	4,4	5,03	174	29	72,5	2	4,52
27.8.	380	59	83	11	6,81	400	25,5	64	7	6,83
10.9.	68				8,00	85				6,58
20.9.	68				5,60	82				5,10
27.9.	82				4,88	110				5,00
$W_4 H_4$										
9.6.	61	71	100	2,6	3,92	61	41	102,5	2,6	3,00
10.7.	62	70	99	3,0	3,64	62,5	40	100	3,0	3,60
30.7.	60	70	99	3,0	3,60	57	40	100	3,0	3,81
27.8.	61	70	99	3,0	3,84	65,5	40	100	3,0	3,80
10.9.	175	63,5	94	0,6	3,95	119	29	72,5	1,0	3,60
20.9.	245	61,5	88	2,1	4,00	230	27,5	69,5	1,2	4,41
27.9.	415	60,5	85	5	6,1	338	26	66,5	4	5,42

L/S	pF	WG	%FK	-G	W	S/L	pF	WG	%FK	-G	W
20.6.	18	30	110	0,2	3,55						
21.6	21	32,5	108	0,4	3,60						
30.6.	22	32,5	108	0,5	3,85	62		11	92	3	3,84
5.7.	23	32,5	108	0,6	3,50	72		10	83,5	3,6	3,50
10.7.	27	32	107	0,8	3,50	80		9	75	4,3	3,82
30.7.(GW 30 cm u. GOK)											
	60	31	103	3,3	3,56	75		10,5	87,5	3,6	3,83
(GW 70cm u. GOK)											
	70	30	100	0,3	4,23	640		4	33		9,21
27.8.(GW 30 cmu. GOK)											
	60	31	103	3,6	3,52	80		9	75	4,3	3,50
(GW 70 cm u. GOK)											
	260	29	97	3,2	5,64	1090		3,5	29		10,86

Zea may^s (1972)Bodenfeuchte(pF in cm WS, Wassergehalt in Vol%, -G →)
und osm. Wert

Wasserhorst			Henstedt						
W ₁	pF	WG	-G →	W	H ₁	pF	WG	-G →	W
23.6.	81,5	70	0,3	3,92	136	33	0,8	3,45	
12.7.	475	58	10	5,32	450	26	4	5,53	
27.7.	1030	51	29	6,63	950	22,5	17	7,36	
8.8.	1600	47,5	40	14,10	1780	19,5	31	12,41	
16.8.	2000			14,43	2000			13,40	
7.9.	8000			17,42	-			14,80	
W ₂				H ₂					
23.6.	110	68	0,3	3,50	150	30	0,8	3,62	
12.7.	545	57	14	5,52	355	27	2	4,62	
27.7.	610	56	20	6,03	830	22,5	17	5,92	
8.8.	230	63	14	7,16	330	25	15	10,32	
16.8.	70	71		7,83	120	35		10,70	
7.9.	1300			14,42	220			11,40	
W ₃				H ₃					
23.6.	82	70	0,3	3,60	140	33	2,5	3,40	
12.7.	218	64	4	5,02	220	28	3	4,10	
27.7.	190	64,5	9	5,21	110	36	6	5,42	
8.8.	340	61	7	8,62	630	24	15	10,52	
16.8.	550			8,32	880			12,90	
7.9.	70			8,40	100			11,00	
W ₄				H ₄					
23.6.	110	69	0,9	3,62	120	32	2	3,56	
12.7.	180	66	3	4,61	150	30	2	3,82	
27.7.	70	70	2,1	3,52	60	40	1,7	3,76	
8.8.	70	70	2,1	6,03	60	39	1,6	8,53	
16.8.	70			6,32	60			9,32	
7.9.	80			7,74	60			10,70	
L/S				S/L					
15.7.	50			3,80	30			4,00	
20.7.	80			4,00	33			-	
30.7.	170			4,20	40			4,00	
5.8.	290			4,60	50			3,86	
10.8.	320			-	70			4,12	
15.8.	420			5,00	100			4,20	
25.8.	700			5,82	390			4,82	
30.8.	760			6,24	860			7,30	

Deschampsia caespitosa

Bodenfeuchte(pF in cm WS, Wassergehalt in Vol%, -G^{->})
und osm. Wert

Wasserhorst (1971)

	pF	WG	-G ^{->}	W	Henstedt(1971)			
					pF	WG	-G ^{->}	W
24.5.	100	68,5	5	5,21	1000	22,5		12,00
20.6.	110	68	4	4,83	1200	21,5		13,14
25.7.	150	66	5	5,04	1070	22		12,94
20.8.	327	61	17	6,03	1080	22		13,08
8.9.	265	62,5	14	6,00	1090	22		14,42
25.9.	200	65	4	5,50	1000	22,5		13,83
					1060	22		14,20
					1020	22		14,20

Wasserhorst(1972)

					Henstedt(1972)				
1.5.	0	75	0	4,00	12	43	1	5,00	2.6.
15.5.	20	72,5	0,9	4,23	25	41	0,9	5,42	16.6.
1.6.	25	72	1	4,52	50	40	0,8	5,66	30.6.
15.6.	40	71	2	4,81	150	32	9	5,81	14.7.
1.7.	20	72,5	1,3	4,62	360	26	16	8,50	22.7.
15.7.	65	69,5	4	5,64	550	24	34	10,94	31.7.
1.8.	165	65,5	8	5,30	120	32,5	5	11,54	16.8.
7.8.	70	69	2	5,42	850	23,5	52	11,56	2.9.
15.8.	275	61	14	5,48	900	22,5	55	11,86	8.9.
22.8.	250	61	13	5,40	500	24,5	28	12,21	16.9.
1.9.	260	62,5	12	5,46	820	23,5	51	12,34	30.9.
7.9.	210	62,5	12	5,48	800	23,5	50	12,50	16.10.
15.9.	260	62,5	22	5,46					
22.9.	270	61	13	5,46					
2.10.	200	65	8	5,84					
7.10.	240	63	11	5,60					
14.10.	250	63	12						

