Zur Methodik kontinuierlicher Wassergehalt-Bestimmungen an Blättern mittels β-Strahlenabsorption

Uwe Buschbom

Botanisches Institut II der Universität Würzburg

Eingegangen am 9. Juli, 13. August 1970

A Method of Continuous Water Content Measurements on Leaves Using Beta-Radiation Absorption

Summary. A brief introduction to the beta-ray gauging technique is given with its application in determining the water content of leaves.

Some aspects for the choice of the radioactive isotope, the detector and the recording system are discussed in respect to their utilization and precision. A short review of the instrumentation used until now is given. The construction of a new beta-ray gauge is described.

Krypton-85 ($E_{\rm max} = 0.67$ mev) with an activity of 0.35 mc served as the radiation source (active diameter = 1 mm). This point-shaped and relatively energy-rich beta-ray source permits a working distance between source and detector of several centimeters and allows within certain limits a choice of test surface area. A halogen-quenched Geiger-Müller-counter with a window of 2 cm diameter and 1.5—2.0 mg/cm² was used. In the construction of the measuring set-up special attention was paid to the reproducibility of the geometry between source, sample and detector. The impulses which reach the detector were recorded by an electronic scaler-timer-system.

Count rate measurements were taken at various distances between emitter, absorber and detector. Furthermore the dependence of beta-ray absorption on the nature of the sample was examined. Comparative measurements were made with homogeneous materials (aluminium foils, plastic sheets and filter paper) and heterogeneous materials (leaves with varying anatomical structure). Large differences were found between the amounts of beta-radiation absorbed by the same weights per unit area of these materials. These differences are discussed.

A calibration method is described which allows an accurate determination of the dependence of count rate on water content of the tested leaf area after the experiment. A difference in weight per unit surface area of 0.1 mg/cm^2 can be exactly determined.

Leaves of the same species were examined under natural conditions in the habitat of the plants. With these continuous measurements of beta-radiation absorption great daily fluctuations in leaf water content were found according to the special weather conditions.

Einleitung

Bei ökologisch-physiologischen Analysen des Stoffwechsels terrestrischer Pflanzen machte sich immer wieder der Mangel bemerkbar, parallel zum Gasstoffwechsel die Wasserzustandsänderungen der Assimilationsorgane nicht messend verfolgen zu können. Dabei hängen die physiologischen Prozesse in besonderem Maße vom Wasserzustand der Gewebe ab. Er wird am besten charakterisiert durch ihr Wasserpotential (Kramer und Brix, 1965). Die exakte Bestimmung dieser thermodynamischen Größe ist jedoch schwierig und zeitraubend, da sie sich aus mehreren Komponenten zusammensetzt (Noy-Meir und Ginzburg, 1967). Unmöglich ist es bisher, Änderungen des Wasserpotentials durch kontinuierliche Messungen zu erfassen. Um trotzdem den Wasserfaktor in die Analyse der Stoffwechselprozesse einbeziehen zu können, läßt sich der Wasserzustand der Blätter in Form kontinuierlicher Wassergehaltsbestimmungen ermitteln. Auf Grund enger Wechselbeziehungen zwischen Wassergehalt und Wasserpotential können aus der Höhe des Wassergehaltes Rückschlüsse auf das Wasserpotential gezogen werden (Weatherley and Slatyer, 1957; Wilson, 1967). Der Wassergehalt ist auf indirektem Wege, über kontinuierliche β -Strahlen-Absorptionsmessungen, bestimmbar. Diese Messungen können an intakten Pflanzen an einem und demselben Probeteil vorgenommen werden. Ihr Vorteil gegenüber der Methode des Abschneidens und Wiegens von Blättern liegt auf der Hand. Die Methode der kontinuierlichen Wassergehaltsmessungen liefert bei Verwendung einer geeigneten Meßeinrichtung und bei Berücksichtigung bestimmter Fehlerquellen sehr genaue Ergebnisse, die den Einblick in die Zusammenhänge der Stoffwechselprozesse erweitern und zur Klärung der Existenzmöglichkeit von Pflanzen an bestimmten Standorten einen wichtigen Beitrag liefern können.

Meßprinzip

Zuverlässige, den Arbeitsgang nicht unterbrechende oder störende Dicken- und Dichtemessungen in der Industrie mittels β -Strahlenabsorption veranlaßten Yamada et al. (1958) und Mederski (1961) als erste, dieses Meßprinzip auch für die Lösung botanischer Probleme anzuwenden. Es besteht darin, daß zwischen einen Detektor und eine β -Strahlenquelle ein Objekt gebracht und aus der Differenz zwischen einfallender und transmittierter β -Strahlung die Dicke bzw. Dichte des Objektes anhand von Eichkurven ermittelt wird.

Bei homogen aufgebauten Materialien eines bestimmten Aggregatzustandes und einer bestimmten Masse pro Flächeneinheit ist mit der Dichte (ϱ) auch die Dicke (d) gegeben. Es gilt die Gleichung

$$d'_{[\mathrm{mg}\cdot\mathrm{cm}^{-2}]} = d_{[\mathrm{cm}]} \cdot \varrho_{[\mathrm{mg}\cdot\mathrm{cm}^{-3}]}.$$

Das Produkt ϱd wird als Flächengewicht, Flächendichte oder auch Massenbelegung (d') bezeichnet. Bei gegebener Dichte (ϱ) wird durch Dickenänderung des Materials das Flächengewicht geändert. Da die Dicke dünner Folien, Papiere etc. nur sehr ungenau direkt in Längeneinheiten gemessen werden kann, erfolgt

in der Praxis die Angabe ihrer "Dicke" in mg \cdot cm⁻². Bei diesem mißverständlichen Gebrauch des Begriffes Dicke ist also das Flächengewicht, die Masse pro Flächeneinheit, gemeint.

Die genannten Autoren erprobten diese Meßmethode an Blättern, um aus deren Flächengewichtsänderungen auf den jeweiligen Wassergehalt zu schließen. Die Masse pro Flächeneinheit (als Maß für die sog. "Blattdicke") ist gegeben mit dem Frischgewicht pro Flächeneinheit des Blattes. Sie ändert sich im wesentlichen mit dem Wassergehalt, da dieser den Hauptbestandteil des Frischgewichtes ausmacht. Trockengewichtsänderungen sind zumindest bei ausgewachsenen Blättern vernachlässigbar gering (Mederski und Alles, 1968). Bei Absorptionsmessungen an Blättern muß berücksichtigt werden, daß sich bei Wassergehaltsänderungen die Dicke (d) auf Grund besonderer anatomischer Strukturen nicht unbedingt entsprechend der Dichte (o) ändert. Da aber die Dichte wie auch die Dicke des bestrahlten Materials Einfluß auf das Ausmaß der β -Strahlenabsorption haben, ist zu erwarten, daß bei Absorptionsmessungen an Blättern das Meßergebnis entsprechend den unterschiedlichen Änderungen der beiden Größen beeinflußt wird.

Nur ein Teil der insgesamt vom radioaktiven Präparat in Richtung auf das Nachweisgerät emittierten β -Strahlen wird von dem Untersuchungsmaterial absorbiert. Der Teil, der vom Absorber durchgelassen wird und den Detektor erreicht, wird gemessen. Mit zunehmender Dicke homogen aufgebauter Absorberfolien gleicher elementarer Zusammensetzung nimmt die gemessene Strahlungsintensität ab. Wird die Dicke so weit vergrößert, daß alle β -Strahlen von der Materie absorbiert werden, so erhält man eine Impulsrate, die als Untergrundstrahlung bezeichnet wird und selbst bei weiterer Dickenzunahme des Absorbers gleichbleibt. Trägt man die Impulsraten als Funktion der Dicke auf, so ergibt sich eine Kurve, deren größter Teil die Form einer Exponentialkurve besitzt, die der Gleichung $I = I_0 \cdot e^{-\mu d}$ folgt. Dabei ist die I_0 die ohne, I die mit Absorber gemessene Impulsrate und μ der Absorptionskoeffizient. Wird die Dicke d durch die Angabe des Flächengewichtes $d' = \varrho d$ ersetzt, so lautet die analoge

Beziehung $I = I_0 \cdot e^{-\frac{\mu}{\varrho}} \cdot \varrho d = I_0 \cdot e^{-\frac{\mu}{\varrho}} \cdot d'$. Der Quotient μ/ϱ charakterisiert das mittlere Verhalten der Zerfallselektronen hinsichtlich ihrer Absorbierbarkeit in Materie und wird Massenabsorptionskoeffizient genannt. Er ist eine Materialkonstante der verschiedenen Strahler, die in cm²/mg angegeben wird. Nach der Berechnungsformel von Gleason et al. (1951) ist der Massenabsorptionskoeffizient z.B. für ⁸⁵Kr 0,03 cm²/mg, für ¹⁴C dagegen 0,24 cm²/mg. Der Koeffizient bestimmt die Form der Absorptionskurve.

Meßvorrichtung

Allgemeine Übersicht

Bei Absorptionsmessungen ist mit der Wahl des radioaktiven Isotops, des Detektors und des Registriersystems eine Begrenzung der Verwendungsmöglichkeit und Meßgenauigkeit gegeben.

Nur wenige der vielen Isotope, die β -Strahlen emittieren, eignen sich als Strahlenquelle für Absorptionsmessungen an Blättern. Entsprechend der Maximalenergie und Energieverteilung des β -Spektrums unterscheiden sich die Isotope im Durchdringungsvermögen ihrer Strahlung. Die Stärke des Durchdringungsvermögens wird aus der Halbwertsdicke des Strahlers ersichtlich, die durch die Masse pro Flächeneinheit definiert ist, bei der die einfallende Strahlungsintensität durch Absorption auf die Hälfte vermindert wird. Die Halbwertsdicke des β -Strahlers sollte in der gleichen Größenordnung liegen wie das Flächengewicht, das man untersuchen will. Da die Zahl der Zerfallsereignisse eines Isotops pro Zeiteinheit statistischen Gesetzen unterliegt, ist die Genauigkeit der Untersuchungsergebnisse von der Anzahl der gemessenen Impulse pro Zeiteinheit abhängig. Deshalb sollte die Strahlungsintensität, die von der Wahl der Aktivität des verwendeten Isotops bestimmt wird, bei einem günstigen Arbeitsabstand der Strahlenquelle vom Detektor die obere Grenze der Nachweisempfindlichkeit des Meßsystems erreichen. Nicht nur auf Grund ungeeigneter Energieverhältnisse, sondern auch wegen ungünstiger Größe der Halbwertszeit entfällt ein Teil der β -Strahler für die praktische Anwendung. Ist die Halbwertszeit des verwendeten Isotops kurz im Vergleich zur Meßdauer einer zusammenhängenden Meßreihe, so müssen alle Einzelwerte auf einen einheitlichen Zeitpunkt umgerechnet werden. Bei sehr kurzer Halbwertszeit ist sogar die Abnahme der Aktivität während der Einzelmessungen in Rechnung zu stellen. Derartige Umrechnungen sind jedoch aufwendig und bergen zusätzliche Fehlermöglichkeiten in sich.

Die bisher als β -Strahlenquellen verwendeten Isotope, ihre Aktivitäten und ihre Abstände vom Detektor sind (soweit angegeben) in der Tabelle aufgeführt. Auf Grund der meist verhältnismäßig geringen Strahlenenergie und Aktivität betrug der Abstand zwischen Strahlenquelle und Nachweisgerät wenige Millimeter. Jarvis und Slatyer (1966a) geben an, daß der Detektor ungefähr 8 mm vom Versuchsblatt entfernt war. Bei Skidmore and Stone (1964) wurde das Versuchsblatt unmittelbar zwischen die mit Filz bekleideten Enden des Detektors und Strahlers gebracht. Nakayama und Ehrler (1964) diskutierten die Verwendbarkeit einiger Isotope für verschiedene Absorberdicken. ¹⁴C eignet sich für Flächengewichte von 5–20 mg·cm⁻². ¹⁴⁷Pm und ⁹⁹Te für 10–40 mg·cm⁻² und ²⁰⁴Tl von 15 bis wenigstens 70 mg·cm⁻². Ihre veröffentlichten Ergebnisse wurden mit ¹⁴⁷Pm als Strahlenquelle an *Gossypium*-Blättern erzielt, die z.B. eine "Blattdicke" von etwa 20 mg·cm⁻² besitzen. Jarvis und Slatyer (1966a) schlagen für Versuche mit unterschiedlich dicken Blättern die Verwendung von ¹⁴⁷Pm mit abgestufter Aktivität und eine ²⁰⁴Tl-Strahlenquelle von 1 mCi vor.

Als Nachweisgeräte für β -Strahlung eignen sich u.a. Geiger-Müller-Zählrohre. Sie werden im Handel mit Fenstern unterschiedlicher Dicke und Größe angeboten, so daß bei der Wahl des GM-Zählrohres die Zweckmäßigkeit beider Eigenschaften beim Versuchsaufbau berücksichtigt werden kann. Für den Nachweis sehr energiearmer β -Strahlung U. Buschbom:

Tabelle. Bisher für β -Strahlenabsorptionsmessungen verwendete Isotope mit Angabe der Halbwertszeit (HWZ,) der Zerfallsart, der maximalen Strahlenenergie E_{\max} in MeV, der Häufigkeit des betreffenden Überganges in Prozent, der verwendeten Aktivität bei bestimmtem Abstand von Strahlenquelle zu Detektor (nach Seelmann-Eggebert u. Pfennig, 1964)

Isotop	HWZ	Strah- len	E _{max} (MeV)	Häufig- keit (%)	Aktivi- tät (µCi)	Abstand SD. (mm)	Autoren
C-14	5730 a	β	0,156	100	5,8	3,175 3,5	Mederski (1961, 1963, 1964), Mederski u. Alles (1968), Whiteman u. Wilson (1963), Nakayama u. Ehrler (1964), Skidmore u. Stone (1964) Rolston u. Horton (1968)
S-35	87 d	β_0^-	0,167	100			Yamada et al. (1958)
Tc-99	$2 \cdot 10^5$ a	β_0^-	0,29	100			Nakayama u. Ehrler (1964), Gardner u. Nieman (1964)
Pm-147	2,67 a	β_0^- β^-	0,23	100 0,01	2,16	1,59	Nakayama u. Ehrler (1964) Ehrler et al. (1965, 1966)
		7	0,12		$egin{array}{c} 300 \\ 600 \\ 3000 \end{array}$		Jarvis u. Slatyer (1966)
					5,13 0,47 100	0,4 1,57	Rolston u. Horton (1968) Yang u. de Jong (1968) Bielorai (1968)
Tl-204	3,8 a	β_0	0,765	98			Nakayama u. Ehrler (1964)
		K ₀		2	100		Jarvis u. Slatyer (1966)
Kr-85	10,7 a	$egin{array}{c} eta_0^- \ eta^- \ \gamma \end{array}$	0,67 0,16 0,51	99,6 0,4	350	50	

ist ein Zählrohr mit ultradünnem Fenster erforderlich, das zwar Laborbedingungen standhält, aber beispielsweise für Untersuchungen im Freiland nicht robust genug ist. Der Aufbau der Meßeinrichtungen wird also weitgehend von den Eigenschaften der Strahlenquelle bestimmt. Der Abstand des Zählrohres von der Strahlenquelle ist während eines Versuches konstant zu halten. Ist der Abstand sehr gering, so ist damit zu rechnen, daß der Wärmehaushalt und eventuell auch der Lichtgenuß des dazwischengeschobenen Versuchsblattes durch die Größe und die Wärmekapazität des Zählrohres und der Strahlenquelle beeinflußt werden. Beide Faktoren beeinflussen jedoch den Wasserhaushalt des Blattgewebes.

Bei Absorptionsmessungen an Blättern wurden bisher ausschließlich GM-Zählrohre als Detektoren benutzt. Es waren vorwiegend Halogen-Zählrohre mit dünnen Glimmer-Endfenstern von 1,4-2,0 mg \cdot cm $^{-2}$ Flächengewicht und 2,54 bzw. 2,8 cm Durchmesser. Jarvis und Slatyer (1966a) verwendeten ein Zählrohr mit einem Durchmesser von nur 1,2 cm.

Die Registrierung der vom GM-Zählrohr erfaßten Impulse kann auf verschiedene Weise erfolgen. Entweder werden die Einzelimpulse digital angezeigt und ausgedruckt, oder aber es wird eine Spannung gemessen, die analog der Anzahl der Impulse pro Zeiteinheit ist. Diese Spannung kann graphisch registriert oder als Zeigerausschlag eines Ratemeters abgelesen werden. Die Zählung der Einzelimpulse ist grundsätzlich nicht an Genauigkeit zu übertreffen. Die graphische Registrierung liefert eine anschaulichere Darstellung des zeitlichen Verlaufes wechselnder Impulsraten. Unter bestimmten Voraussetzungen erreicht auch das Ableseverfahren eine genügende Genauigkeit (Böhm, 1957).

Meßvorrichtung dieser Arbeit

Aufbau. Die vorliegenden Untersuchungen wurden mit Krypton-85 als Strahlenquelle durchgeführt. Die Halbwertszeit dieses Isotops ist mit ca. 11 Jahren etwa dreimal so lang wie die von ²⁰⁴Tl. Die Höhe der Strahlenemission ändert sich also selbst während lange dauernder Untersuchungen nur unwesentlich. Die vom ⁸⁵Kr abgegebene β -Strahlung ist im Vergleich zu vielen anderen β -Strahlern sehr energiereich und besitzt fast die Maximalenergie vom ²⁰⁴Tl. Der Anteil an energiereichen Elektronen des β -Spektrums der verwendeten 0,35 mCi starken ⁸⁵Kr-Strahlenquelle ist groß genug, um bei einem Arbeitsabstand von mehreren Zentimetern zwischen Strahlenquelle und einem GM-Zählrohr mit relativ dickem Endfenster als Detektor noch eine hohe Impulsrate zu erhalten. Die Patrone mit dem radioaktiven Gas ist in eine Kapsel mit 10 mm Durchmesser und 50 mm Länge fest eingebaut. Der aktive Durchmesser der Strahlenquelle beträgt 1 mm. Der Detektor (Valvo-Halogen-Endfensterzählrohr 18505) hat einen Außendurchmesser von 25.5 mm und ein Fenster von 314 mm² mit 1,5–2,0 mg·cm⁻² Flächengewicht. Abb. 1 zeigt die Anordnung von Strahlenquelle, Detektor und einer Klammer zur Halterung der Meßobjekte.

In einer nach oben schwenkbaren Halterung A ist die Strahlenquelle mit zwei Rändelschrauben angebracht. Diese Halterung ist fest auf einen äußeren Tubus B aufgesetzt, der sich durch einen Zahnradtrieb abwärts und aufwärts bewegen läßt. Damit ist der Abstand der Strahlenquelle zum Zählrchr auf 0,1 mm genau einstellbar. In den äußeren Tubus ist ein innerer Tubus C geführt, der zur Fixierung des Meßobjektes eine Klammer D aus zwei 0,5 mm dicken Messingringen $(2 \text{ cm } \emptyset)$ an zwei Plexiglasarmen trägt. Während der untere Plexiglasarm zur



Abb. 1. Meßvorrichtung. Halterung mit Strahlenquelle A, äußerer Tubus B, innerer Tubus C, Blattklammer D, GM-Zählrohr in Fassung E, Vorverstärker F

Einhaltung des Abstandes zwischen Absorber und Strahlenquelle festsitzt, kann der obere abgeschraubt werden, so daß beim Einbringen eines Versuchsblattes in die Klammer dessen natürliche Stellung an der Pflanze nicht verändert zu werden braucht. Mit der vorderen Rändelschraube wird der Abstand der beiden Klammerringe variiert. Sie ist in einem zentralen Schlitz der beiden Plexiglasarme verschiebbar, so daß bei relativ breiten Blättern auch Flächen aus der Blattmitte zwischen die Ringe gebracht werden können. Die Entfernung der Probefläche von der Strahlenquelle kann an Hand einer Millimeterskala am inneren Tubus eingestellt werden. Das GM-Zählrohr ist mit einer Fassung E in den Vorverstärker F (Berthold/Frieseke-Vorverstärker V1/TI) eingeschraubt. Die vom Vorverstärker gelieferten Impulse werden auf ein elektronisches Zähl- und Zeitsteuersystem (Berthold/Frieseke, LB 251) übertragen und angezeigt.

Geometrie. Eine wesentliche Voraussetzung für die Vergleichbarkeit der Meßergebnisse verschiedener Versuche ist die Reproduzierbarkeit der Geometrieverhältnisse der Versuchsanordnung. Die punktförmige ⁸⁵Kr-Strahlenquelle befindet sich genau über dem Zentrum der Zählrohrfensterfläche. Eine seitliche Verschiebung verringert die Impulsrate. Mit Vergrößerung des Abstandes zwischen Strahler und Zählrohr wird diese



Abb. 2. Strahlenkegel. Achsialer Längsschnitt durch Strahlenquelle A, Strahlenkegel, Blattklammer B und GM-Zählrohr C

Beeinflussung der Impulsrate geringer. Bei den vorliegenden Versuchen betrug dieser Abstand 50 mm, während die Proben 5 mm von der Strahlenquelle entfernt waren. Der Vorteil einer punktförmigen Strahlenquelle gegenüber flächenhaften mit z. B. 2,54 cm Durchmesser (Nakayama und Ehrler, 1964; Ehrler et al., 1965, 1966) liegt nicht nur in einer geringeren Licht- und Wärmebeeinflussung der Probefläche, sondern auch in der Möglichkeit, die Größe der Probefläche in bestimmten Grenzen auswählen und trotzdem die gesamte Aktivität ausnutzen zu können. Es wurde zu diesem Zweck experimentell ermittelt, wie stark der Durchmesser des Strahlenkegels mit zunehmender Entfernung von der Krypton-85-Quelle wächst. In 5 mm Entfernung beträgt der Durchmesser z.B. nur 9,2 mm, in 20 mm Entfernung 18,5 mm (Abb. 2). Die Größe der Probefläche kann sich also nach der besonderen morphologischen Gestaltung des Blattes richten. Bei geringem Abstand von der Strahlenquelle können entweder Flächen, die hauptsächlich von einer Blattrippe eingenommen werden, oder aber verhältnismäßig kleine Interkostalfelder ausgewählt werden. Sollen Wassergehaltsänderungen größerer Blattflächen ohne Berücksichtigung der Verteilung von Blattrippen und Interkostalfeldern unter-

U. Buschbom:

sucht werden, so ist der Abstand der Probe von der Strahlenquelle zu vergrößern. Da die Größe der durchstrahlten Fläche eines Versuchsblattes bei bestimmtem Abstand von dem Strahler sehr genau bekannt ist, braucht lediglich dieser Blattausschnitt zur Bestimmung des Sättigungs- und Trockengewichtes sowie zur Kalibrierung verwendet zu werden.

Absorption von β -Strahlung

Absorption in Abhängigkeit von der Geometrie

Die Form der Absorptionskurve hängt nicht nur von der Art des Isotops, sondern in gewissem Umfang auch von der Versuchsanordnung ab (vgl. Schmeiser, 1961, S. 80). Veränderungen des Abstandes zwischen Strahler und Detektor beeinflussen den Verlauf der Absorptionskurve besonders stark. Dieses zeigt Abb. 3, bei der der Abstand zwischen der Strahlenquelle und dem Zählrohr variiert wurde, während sich Plastikfolien als Absorber immer in 5 mm Entfernung von der Strahlenquelle befanden. Bei Verringerung des Abstandes werden die Impulsraten bei gleichem Flächengewicht des Absorbers höher. Dadurch, daß die Absorptionskurven umso steiler verlaufen, je geringer der Abstand ist, wird der Bereich, in dem die Kurven fast linear sind, größer. Bei Versuchen auch mit sehr unterschiedlich dicken Blättern kann also der Abstand zwischen Strahlenquelle und Zählrohr so gewählt werden, daß die möglichen Änderungen der Absorptionsverhältnisse einer Probeblattfläche in einem für hohe Meßgenauigkeit erforderlichen und sich nahezu linear verändernden Impulsratenbereich liegen.

Veränderungen des Abstandes zwischen Strahler und Absorber bei gleicher Entfernung des Strahlers vom Detektor beeinflussen den Verlauf der Absorptionskurve sehr viel weniger. Mit zunehmendem Abstand werden die Impulsraten bei gleichem Flächengewicht größer.

Absorption in Abhängigkeit von Absorbereigenschaften

Viele grundlegenden Erkenntnisse der Wechselwirkung zwischen β -Strahlen und Materie wurden durch Messungen an Aluminiumfolien als Absorber gewonnen. Es liegen Aluminium-Absorptionskurven der β -Strahlung verschiedener radioaktiver Isotope vor. Dabei handelt es sich um Absorptionskurven eines homogen aufgebauten Absorbers. Bei inhomogenen Absorbern, z.B. Blättern, liegen sicherlich andere Absorptionsverhältnisse vor (vgl. dagegen Ehrler et al., 1965; Jarvis und Slatyer, 1966b; Bielorai, 1968). Es muß daher geprüft werden, ob zwischen der Absorptionskurve des Aluminiums und der einer Blattfläche bei gleichen Meßbedingungen die Unterschiede so gering sind, daß die Aluminium-Absorptionskurve als Eichkurve für Flächengewichtsbestim-



Abb. 3. Absorptionskurven mit Plastikfolien als Absorber. Abstand zwischen Strahlenquelle und Plastikfolien: 5 mm; Abstand zwischen Strahlenquelle und Zählrohr: a = 30 mm; b = 40 mm, c = 50 mm, d = 60 mm

mungen an Blättern verwendet werden kann. Es wurden deshalb an Aluminiumfolien und Blattausschnitten sowie an Plastikfolien und an einer Filterpapierscheibe unter vergleichbaren Bedingungen Absorptionsmessungen durchgeführt (Abb. 4).

Bei den Messungen mit Aluminium- und Plastikfolien wurde mit der Anzahl der Folien, die zwischen die Klammerringe geschoben wurden, das Gewicht der durchstrahlten Fläche verändert. Scheiben von Blättern verschiedener Pflanzenarten wurden vom Sättigungsgewicht bis fast zum Erreichen ihres Trockengewichtes angetrocknet und dabei ihr Flächengewicht und die jeweilige Strahlenabsorption bestimmt. Ganz entsprechend wurde eine wassergetränkte Filterpapierscheibe behandelt.

Die Versuchsblätter unterschieden sich sehr stark in ihrer anatomischen Struktur und Dicke. Als Gegensatz zu einem dicken und saftreichen Blatt von *Rhoeo discolor* (Commelinaceae) wurde einerseits *Tropaeolum majus* (Tropaeolaceae) mit sehr dünnen Blättern, andererseits *Encephalartos horridus* (Cycadaceae) mit ebenfalls dicken, aber sehr harten, sklerenchymreichen Fiederblättern gewählt. Von *Tropaeolum majus* wurde eine Probefläche zwischen den Blattrippen verwendet. Dagegen nimmt bei *Hieracium pilosella* mit verhältnismäßig schmalen Blättern die stark hervortretende Mittelrippe im Blattbasisbereich einen großen Teil der Probefläche (11,3 mm \emptyset) ein. Diese wurde mit einer Fläche aus dem Spitzenbereich des Blattes verglichen, wo die Mittelrippe nur noch relativ klein ist.



Abb. 4. Absorptionskurven verschiedener Absorber. Plastikfolien (I), Filterpapierscheibe (II), Aluminiumfolien (III) und Blattscheiben von Tropaeolum majus (IV), Hieracium pilosella aus der Blattspitze (Va), Hieracium pilosella aus der Blattbasis (Vb), Rhoeo discolor (VI), Encephalartos horridus (VII)

Bei gleichem Flächengewicht der Plastik- und Aluminiumfolien und des Filterpapiers sind zwar die Impulsraten verschieden hoch, der Verlauf der Absorptionskurven dieser drei Materialien ist jedoch etwa gleich. Die Kurven der Blattflächen sind dagegen nicht nur untereinander, sondern auch von denen der drei homogen aufgebauten Materialien verschieden. Die sehr unterschiedlichen Impulsraten bei den jeweiligen Flächengewichten der Blattscheiben ergeben Absorptionskurven, die in ihrer Form sehr stark voneinander abweichen.

Diese Befunde können aus der Wechselwirkung zwischen β -Strahlen und Materie folgendermaßen erklärt werden (vgl. Glocker und Macherauch, 1965; Schmeiser, 1961; Siri, 1949).

Beim Durchgang der Elektronen des 85 Kr (Maximalenergie 0,67 MeV) durch Materie finden zwei Prozesse statt, von denen das Ausmaß der Absorption und

Transmission der Elektronen abhängt, nämlich elastische Streuung der Elektronen und deren Bremsung durch Stöße. Im ersten Fall gelangen energiereiche Elektronen in die Nähe von Atomkernen und werden im elektrischen Feld der Kerne von ihrer Flugbahn abgelenkt, ohne jedoch einen nennenswerten Energieverlust zu erleiden. Im zweiten Fall stoßen Elektronen jeweils auf ein Elektron der Atomhüllen und geben unter gleichzeitiger Änderung ihrer Flugrichtung einen Teil ihrer Energie an die Atom-Elektronen ab. Dieses führt zur Bremsung der freien Elektronen und zur Anregung oder Ionisation der getroffenen Atome. Mit zunehmendem Energieverlust, d.h. gegen Ende ihrer Bahn, treten immer häufiger Ionisationsvorgänge auf. Aus dem Atomverband gelöste Elektronen können ihrerseits wieder durch Stöße auf andere Atome Anregungen und Ionisationen hervorrufen.

Die Absorption der β -Strahlen hängt also wesentlich von der Elektronendichte des durchstrahlten Materials ab. Je größer sie ist, umso stärker werden die auftreffenden Elektronen gebremst. Die Anzahl der Elektronen pro Masseneinheit nimmt mit ansteigendem Atomgewicht der Elemente ab. Mit der Höhe des Quotienten Z/A (Z Kernladungszahl, A Massenzahl) der Elemente, die das Untersuchungsmaterial aufbauen, ändert sich auch das Bremsvermögen des Absorbers. Da sich auch die Blätter im wesentlichen aus leichtatomigen Elementen zusammensetzen und die Art der chemischen Bindung praktisch keinen Einfluß auf das Bremsvermögen hat, dürften die großen Unterschiede in den vorliegenden Absorptionskurven nicht durch unterschiedliches Bremsvermögen der elementaren Bausteine zustande kommen.

Bei gleichem Flächengewicht ist die Dicke der untersuchten Absorber sehr verschieden. Damit sind die von den Elektronen im Absorber zurückzulegenden Wegstrecken sehr unterschiedlich lang. Die Wegstrecke bestimmt neben der Dichte des Stoffes, der Kernladungszahl der Elemente und der kinetischen Energie der Elektronen die Winkelverteilung der Streuungen. Mit zunehmender Weglänge wächst die Wahrscheinlichkeit, daß Elektronen des auffallenden Strahlenbündels durch vielfache Ablenkung ihrer Bahn in rückwärtiger Richtung und seitlich aus dem Absorber austreten, so daß sie vom Detektor nicht erfaßt werden. Da die Elektronen längs ihrer Bahn sehr unterschiedlich große Energieverluste erleiden, verändert sich auch die Energieverteilung des Strahlenspektrums. Es tritt eine Verbreiterung und Verflachung der Energieverteilung des ursprünglichen β -Spektrums ein. Die Unterschiede zwischen energiereichsten und energieärmsten β -Strahlen werden mit zunehmender Absorberdicke größer. Das Maximum der Verteilungskurve verschiebt sich dabei zu kleineren Energiewerten. Die mittlere Energie der Elektronen nimmt also ab, so daß bei gegebenem Abstand zwischen Strahlenquelle und Detektor der von ihm erfaßte Anteil der energiereicheren Elektronen immer kleiner wird.

Unterschiedlich starke Rückstreuung und Energieverteilungsänderungen der β -Strahlung sind sicherlich die hauptsächlichen Ursachen für die verschiedenen Formen der Absorptionskurven. Die Blattscheiben unterscheiden sich auf Grund ihres anatomischen Aufbaus bei Wassersättigung nicht nur in der Dicke und Dichte, sondern sie schrumpfen auch unterschiedlich stark mit zunehmendem Wasserverlust. Das hypodermale Sklerenchym des Encephalartos-Blattes bewirkt, daß sich die vollturgeszente Blattscheibe bei steigendem Wasserverlust nur verhältnismäßig wenig in der Dicke ändert. Die Blattscheibe von Rhoeo discolor, die keine Sklerenchymversteifung besitzt, schrumpft dagegen viel stärker. Bei Messungen an Blättern ändern sich also die Absorptionsbedingungen anders als bei Versuchen mit homogen aufgebauten Materialien, da sich bei Blättern die Dicke zumindest im Sättigungsbereich nicht proportional mit dem Flächengewicht ändert. Zunehmende Wassersättigungsdefizite der Probeblattflächen haben deshalb zunächst nur einen verhältnismäßig geringeren Anstieg der Impulsraten zur Folge. Erst bei größeren Wasserverlusten nimmt die gemessene Strahlungsintensität relativ stärker zu als bei Flächengewichtsabnahmen der Folien und des Filterpapieres.

Dies zeigt, daß Aluminiumabsorptionskurven nicht als Kalibrierungsgrundlage für Flächengewichtsbestimmungen an Blättern dienen können, da sie zu stark von den Blattabsorptionskurven abweichen. Wie die Kurven der *Hieracium pilosella*-Blattfläche aus der Blattspitze und der Blattbasis erkennen lassen, können die Absorptionsverhältnisse selbst innerhalb eines Blattes sehr unterschiedlich sein. Es ist deshalb erforderlich, nach jedem Versuch die zuvor durchstrahlte Blattfläche bei unveränderten Geometrieverhältnissen zu kalibrieren.

Kalibrierung

Die durchstrahlte Probefläche eines Blattes wird nach Abschluß des Versuches mit einem Korkbohrer ausgestanzt. Die ausgestanzte Blattfläche sollte jedoch etwas größer sein als der durchstrahlte Bereich, damit der von der Schnittfläche her einsetzende Wasserverlust den Wassergehalt der Probefläche nicht wesentlich beeinflußt. Bei den vorliegenden Untersuchungen betrug die durchstrahlte Fläche 0,66 cm² (9,2 mm \emptyset), die ausgestanzten Blattflächen 1,00 cm² (11,3 mm \emptyset).

Diese Vergrößerung der Probefläche kann in einigen Fällen die Genauigkeit der Messungen beeinträchtigen, da das Sättigungs- und Trockengewicht eines Blattausschnittes nicht proportional der Größe des Ausschnittes zuzunehmen braucht. Dieses gilt besonders für solche Proben, bei denen sich nahe um die durchstrahlte Fläche die Blattstruktur stark ändert. Derartige Abweichungen betreffen jedoch nur die Absolutwerte der Flächengewichte, die als Bezugsgrößen für die gemessenen Impulsraten dienen.

Die Ermittlung des Sättigungs- und Trockengewichtes der Probeblattscheibe ist zur Bestimmung des jeweiligen Wassergehaltes erforderlich. Unter Berücksichtigung der Schwierigkeiten bei der Bestimmung des Sättigungsgewichtes wurde die ausgestanzte Blattscheibe ähnlich wie bei Barrs und Weatherley (1962) im Wasserbad bei konstanter Temperatur von 25° C ($\pm 0.1^{\circ}$ C) auf destilliertem Wasser flottierend aufgesättigt. Zur Kompensation der Trockengewichtsverluste durch Atmung wurde sie dabei mit 500 Lux beleuchtet.

Die Wägungen wurden mit einer Analysenwaage (± 0.01 mg) durchgeführt. Nach Bestimmung des Sättigungsgewichtes wurde die wassergesättigte Blattscheibe sehr schnell in den Strahlenkegel gebracht und die Anzahl der Impulse pro Minute registriert. Als Halterung der Blattscheibe dienten zwei Folien mit übereinanderliegenden Löchern. Es wurde sorgfältig darauf geachtet, daß die Achse des Strahlenkegels durch die Mitte der Blattscheibe verlief. Die Meßvorrichtung befand sich in einer klimatisierbaren Kammer mit hoher Luftfeuchtigkeit, so daß der Wassergehalt der Blattscheibe während der Messungen weitgehend unverändert blieb. Um den zerfallsbedingten statistischen Schwankungen der Impulsrate Rechnung zu tragen, wurde ein Mittelwert aus 10 Einzelmessungen gebildet. Nach diesen Messungen wurde die durchstrahlte Blattscheibe erneut gewogen und das Anfangs- und Endgewicht gemittelt. Durch langsames Antrocknen der Blattscheibe und wiederholtes Wiegen und Messen wurden die Absorptionsänderungen in mg·cm⁻² kalibriert.

Meßgenauigkeit

Die Genauigkeit der Meßergebnisse ist bei der beschriebenen Meßanordnung und Kalibrierung sehr groß. Die vierfache Standardabweichung der Einzelwerte ($4\sigma x$) beträgt z.B. für den in Abb. 4 dargestellten Bereich der Plastikfolien-Absorptionskurve im unteren Abschnitt $\pm 1,48\%$ und im oberen $\pm 0,52\%$. Die vierfache Standardabweichung der Mittelwerte aus jeweils 10 Einzelmessungen ($4\sigma \tilde{x}$) beträgt entsprechend $\pm 0,48\%$ und $\pm 0,16\%$. Tagesschwankungen des Wassergehaltes von Blättern sind gewöhnlich wesentlich größer als diese Streuungen. Nach Bornkamm (1958) ändert sich z.B. der Wassergehalt von *Hieracium pilosella*-Blättern im Laufe eines Tages um etwa 24\%.

Bestimmung des relativen Wassergehaltes

Aus den Flächengewichten sind nach der Formel

% RWG =
$$\frac{\text{FG}-\text{TG}}{\text{SG}-\text{TG}} \times 100$$

die entsprechenden relativen Wassergehalte (RWG) der Probeblattscheibe zu berechnen, wenn zuvor deren Sättigungsgewicht (SG) und Trockengewicht (TG) bestimmt wurden (Weatherley, 1950; Barrs und Weatherley, 1962). Als Frischgewicht (FG) werden dabei die jeweiligen Flächengewichte der Blattscheibe eingesetzt, die durch allmähliche An-

11 Planta (Berl.), Bd. 95

U. Buschbom:



Abb. 5. Verhältnis von Impulsrate zu relativem Wassergehalt (RWG) einer Blattscheibe aus der Blattspitze von *Hieracium pilosella*

trocknung bei der Kalibrierung erhalten wurden. Es läßt sich so eine Absorptionskurve aufstellen, aus der der relative Wassergehalt als Funktion einer bestimmten Impulsrate (Abb, 5) abgelesen werden kann.

Verwendung der Meßvorrichtung im Freiland

Nach der Entwicklung der Methodik wurden erste Messungen im Freiland, am natürlichen Standort der Versuchspflanzen, durchgeführt. Die Stromversorgung des elektronischen Zähl- und Zeitsteuersystems am Standort erfolgte mittels Batterien (12 V), deren Gleichstrom durch einen Thyristor-Wechselrichter in 220 V Wechselstrom umgewandelt wurde. Damit die kleinklimatischen Standortsbedingungen nicht durch zu nahes Aufstellen der Geräte beeinflußt wurden, besaß das Zähl- und Zeitsteuersystem ein 15 m langes Adapterkabel als Impulszuleitung.

Als Versuchspflanze wurde *Hieracium pilosella* L., eine kleine perennierende Rosettenpflanze, gewählt, die oberirdische Ausläufer treibt. Ihre Rosettenblätter sind elliptisch-spatelig, meist nur 3—5 cm lang und 1—1,5 cm breit. Diese sehr formenreiche Art ist ein ausgesprochener Trockenheits- und Magerkeitszeiger mit reichverzweigtem, aber nur flachem Wurzelsystem. Austrocknungen der oberen Bodenschichten führen deshalb leicht zu hohen Wassersättigungsdefiziten in den Blättern. *Hieracium pilosella* ist jedoch dazu befähigt, sehr hohe Wasserverluste ungeschädigt ertragen zu können (Bornkamm, 1958).

Im Sommer 1969 konnte mehrfach beobachtet werden, daß die Blätter von *Hieracium pilosella* auf Binnendünensanden 16 km südöstlich von Würzburg stark welkten und sich z.T. so weit einrollten, daß die weißfilzigen Blattunterseiten der Sonneneinstrahlung ausgesetzt waren. Die Untersuchung des Wasserhaushaltes solcher Pflanzen an einem warmen und trockenen Strahlungstag war deshalb von besonderem Interesse. Die am 1.7.69 untersuchte Versuchspflanze wuchs in einer *Festuco-Sedetalia*-Gesellschaft neben einigen trockenheits- und wärmeliebenden Pflanzenarten.

Am 2. 9. und 22. 10. 69 wurden auch im Botanischen Garten in Würzburg an *Hieracium pilosella*-Exemplaren, die in einem Trockenrasen eines nach Südosten geneigten Muschelkalkhanges wuchsen, Untersuchungen durchgeführt.

Gemessen wurden β -Strahlenabsorptionsänderungen, die durch Wassergehaltsänderungen einer 0,66 cm² großen Blattfläche bedingt waren. Der Tagesgang der Absorption dieser kleinen Fläche verschafft eine gute Vorstellung von der Höhe und dem Verlauf der Trockenbeanspruchung der Pflanze. Die Probeflächen lagen jeweils in der Mitte voll ausgewachsener Rosettenblätter. Neben den 1-minütigen Absorptionsmessungen wurden zur Charakterisierung der Witterungsverhältnisse die Lichtintensität, die relative Luftfeuchtigkeit, die Evaporation, die Luft- und Blattemperatur gemessen. Diese zusätzlichen Messungen gestatten einen gewissen Einblick in die Ursachen der Wassergehaltsänderungen.

Die Messung der Lichtverhältnisse erfolgte mit einem Selen-Sperrschicht-Photoelement (Platinopal-Filter 1:100), die Messung der relativen Luftfeuchtigkeit mit einem Hygrometer. Piche-Evaporimeter mit grünen Papierscheiben (3 cm \emptyset) waren in 100 cm Höhe aufgehängt worden. Die Lufttemperatur in 100 cm Höhe und die Blattemperatur wurden mit Kupfer-Konstantan-Thermoelementen gemessen und von einem Millivolt-Punktschreiber registriert. Die Blattemperatur wurde an einem gleichexponierten Blatt gemessen. Das Versuchsblatt blieb während der Absorptionsmessungen in natürlicher Stellung.

Die Meßergebnisse sind in Abb. 6 zusammengefaßt. Da bei der Bestimmung des Sättigungsgewichtes Fehler auftreten können, wurde von einer Umrechnung der Flächengewichte in relative Wassergehalte abgesehen und nur die Abfolge der Impulsraten dargestellt. Aus den Änderungen der Impulsraten werden bereits die Schwankungen des Wassergehaltes deutlich. Es war angestrebt worden, die Untersuchungen an Tagen mit unterschiedlichem Witterungsablauf durchzuführen.

Am extremsten war der 1. 7. 69. Nach anfänglich bedecktem Himmel riß kurz nach 7 Uhr die Bewölkung auf. Die Intensität der Sonneneinstrahlung 11*



Abb. 6. Tagesgänge der β -Strahlenabsorption (Wassergehalte) A, des Lichtes B, der Evaporation C, der relativen Luftfeuchte D, der Lufttemperatur E und der Blattemperatur F von *Hieracium pilosella*. 22. 10. 69, _____ 2. 9. 69, _____ 1. 7. 69

stieg, unterbrochen von einer vorübergehenden Bewölkung, im Laufe des Vormittags bis auf über 100000 Lux an. In der Mittagszeit wurde es allmählich diesig. Auch den Nachmittag über schien die Sonne nur noch vom milchig blauen Himmel.

In den frühen Morgenstunden des 2. 9. 69 war es diesig aber wolkenlos. Im Laufe des Vormittags und Nachmittags herrschte wechselnde Bewölkung. Über die Mittagszeit war der Himmel bezogen. Bis zum Nachmittag war die Sonneneinstrahlung nur etwa halb so hoch wie am 1. Juli. Der Jahreszeit entsprechend wurde es am Abend sehr viel früher dunkel als am 1. 7.

Die Lichtverhältnisse waren am 22. 10. 69 noch ungünstiger als an dem Spätsommertag. Bis 10,30 Uhr herrschte dichter Nebel, der sich dann jedoch sehr schnell auflöste. Eine Viertelstunde später schien bereits die Sonne. Der Himmel war zwar wolkenlos, aber es blieb den ganzen Tag über stark dunstig, so daß die Lichtintensitäten auch bei Sonneneinstrahlung nie höhere Werte als 43000 Lux erreichten.

An allen drei Versuchstagen war es fast windstill. Die verhältnismäßig hohe relative Luftfeuchtigkeit an dem Herbsttag ließ nur über die Mittagsstunden eine geringe Evaporation aufkommen. Am 2. 9. und ganz besonders am 1. 7. war die Luft viel trockener und dadurch der Wasserdampfgradient vom Blatt zur Umgebungsluft wesentlich größer. Das mittägliche Evaporationsmaximum vom 1. 7. war doppelt so hoch wie das vom 22. 10. Während die relative Luftfeuchtigkeit am Mittag des Herbsttages nur bis auf 45% herunterging, betrug sie an dem Sommertag von morgens bis nachmittags etwa 30%, in der Mittagszeit sogar nur 27%.

Die Lufttemperaturen waren am 1.7. 6—7° C höher als am 2.9.; am 22.10. waren sie 1—3° C niedriger als am 2.9. Die maximale Lufttemperatur von $19,5^{\circ}$ C ist für einen Sommertag nicht sehr hoch. An dem Spätsommertag betrug sie $12,5^{\circ}$ C, an dem Herbsttag nur noch $10,5^{\circ}$ C.

Die Versuchsblätter, die im Winkel von ungefähr 45° nach Süden (1. 7. 69) bzw. 45° nach Südosten geneigt waren, erwärmten sich entsprechend der eingestrahlten Sonnenenergie unterschiedlich stark und folgten weitgehend deren Änderungen. Mit maximal 33° C lag die Temperatur des Versuchsblattes am Vormittag des 1. 7. um 14° C höher als die Lufttemperatur in 100 cm Höhe. Am 2. 9. betrug die maximale Blattemperatur $21,5^{\circ}$ C. Sie trat ebenfalls am Vormittag ein und war 11° C höher als die gleichzeitige Lufttemperatur. Der entsprechende Unterschied war am 22. 10. nur 6° C groß.

Im Teil A der Abb. 6 sind die Ergebnisse der β -Strahlenabsorptionsmessungen zusammengefaßt. Die Mittelwerte aus durchschnittlich 8 Einzelmessungen pro 10 min wurden so über der Zeitachse aufgetragen, daß abfallenden Kurvenabschnitten abnehmende Wassergehalte bzw. zunehmende Wasserverluste entsprechen.

Ähnlich wie bei den Tagesgängen der Klimafaktoren bestehen auch zwischen den drei Kurvenverläufen der β -Strahlenabsorption große Unterschiede. Der Wassergehalt der Probeblätter änderte sich an den drei Tagen entsprechend den Witterungsverhältnissen unterschiedlich stark. Die Absorptionskurve an dem Herbsttag verläuft im Wassersättigungsbereich des Probeblatteiles. Es trat den ganzen Tag über kein nennenswerter Wassermangel auf. An dem Spätsommertag wurden dagegen in dem Versuchsblatt einer Pflanze des gleichen Standortes

Wassersättigungsdefizite bis zu 14% gemessen. Zu Versuchsbeginn war die Probe ebenfalls nahezu wassergesättigt. Bei etwa 5000 Lux morgendlicher Sonneneinstrahlung fing die Pflanze offenbar an zu transpirieren. Die Absorptionskurve fällt sehr steil auf das tiefste Niveau des Tages ab. Daraus wird deutlich, daß das Probeblatt mit zunehmender Lichtintensität, abnehmender relativer Luftfeuchtigkeit und gleichzeitig einsetzender Evaporation innerhalb erstaunlich kurzer Zeit verhältnismäßig viel Wasser verlor. 2 Std nach dem steilen Abfall der Kurve steigt sie sprunghaft an. Der Wassergehalt, der zu dem Zeitpunkt erreicht wurde, blieb bis nachmittags ungefähr gleich. Erst gegen Abend infolge abnehmender Lichtintensität, sinkender Luft- und Blattemperatur sowie ansteigender relativer Luftfeuchtigkeit nimmt er allmählich wieder zu. Die auf Binnendünensanden wachsende Pflanze wies wegen der extremeren Witterungsverhältnisse an dem Sommertag die stärksten Wassergehaltsänderungen auf. Auch diese Pflanze war bei Sonnenaufgang zunächst noch wassergesättigt und der Boden während der Morgenstunden gut durchfeuchtet. Nach einer offensichtlich gleichmäßig starken Wasserabgabe und dadurch stetig anwachsenden Wassergehaltsabnahme stellte sich in diesem Probeblatt ebenfalls am Morgen das höchste Wassersättigungsdefizit des Tages ein. Es betrug ungefähr 24%. Die Blätter der Versuchspflanze waren zu dem Zeitpunkt nur leicht angewelkt. Dem Verlauf der Absorptionskurve nach trat dann auch hier eine Verbesserung des Wasserzustandes ein, allerdings nicht ganz so schnell wie bei dem Blatt, das am 2.9. untersucht wurde. Besonders bemerkenswert ist der am frühen Nachmittag erneut einsetzende Wasserverlust, nachdem sich der Wasserzustand im Blatt zuvor verbessert hatte. Zum Abend hin steigt die Kurve deutlich an. Schon um 16 Uhr erlangt sie ihr Mittagsniveau zurück.' Der Wassergehalt nahm also im Laufe des späten Nachmittags schnell wieder zu. Während zum Zeitpunkt des zweiten Wasserdefizitgipfels die oberen 2 cm des Bodens nur noch 29% des Wassergehaltes enthielten, den diese Bodenschicht bei Sonnenaufgang besessen hatte, waren es am Abend bereits wieder 41%.

Entsprechend den zweigipfligen Transpirations- und Assimilationskurven (vgl. Stocker, 1960) trat bei dem *Hieracium pilosella*-Exemplar auf Sandboden am 1. 7. 69 ein Tagesgang des Wassergehaltes auf, der ebenfalls "zweigipflig" war. Wieweit der Wassergehalt der Blattgewebe in den Regelmechanismus der Stomata eingreift (vgl. Raschke, 1966; Lange, Koch und Schulze, 1969), bleibt zunächst offen. Es ist jedoch anzunehmen, daß derartige Wassergehaltsmessungen für die Klärung dieser Kausalzusammenhänge einen Beitrag liefern können, wenn sie neben den Messungen des Gasstoffwechsels und der Diffusionswiderstände gleichzeitig durchgeführt werden.

Literatur

- Barrs, H. D., Weatherley, P. E.: A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Aust. J. biol. Sci. 15, 413-428 (1962).
- Bielorai, H.: Beta-ray gauging technique for measuring leaf water content changes of *Citrus* seedlings as affected by the moisture status in the soil. J. exp. Bot. 19, 489-495 (1968).
- Böhm, H.: Zählen oder Messen? In: Graul, E. H., Fortschritte der angewandten Radioisotopie und Grenzgebiete, Bd. I, S. 36-53. Heidelberg: Hüthig 1957.
- Bornkamm, R.: Standortsbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im oberen Leinegebiet. Flora (Jena) 146, 23–67 (1958).
- Ehrler, W. L., Nakayama, F. S., Bavel, C. H. M. van: Cyclic changes in water balance and transpiration of cotton leaves in a steady environment. Physiol. Plantarum (Cph.) 18, 766—775 (1965).
- Bavel, C. H. M., van, Nakayama, F. S.: Transpiration, water absorption, and internal water balance of cotton plants as affected by light and changes in saturation deficit. Plant Physiol. 41, 71—74 (1966).
- Gardner, W. R., Nieman, R. H.: Lower limit of water availability to plants. Science 143, 1460-1462 (1964).
- Gleason, G. I., Taylor, J. D., Tabern, D. L.: Absolute beta counting at defined geometries. Nucleonics 8 (5), 12-21 (1951).
- Glocker, R., Macherauch, E.: Röntgen- und Kernphysik für Mediziner und Biophysiker. Stuttgart: Thieme 1965.
- Jarvis, P. G., Slatyer, R. O.: A controlled-environment chamber for studies of gas exchange by each surface of a leaf. Australia, CSIRO, Div. Land Res. Tech. Paper 29, 1-16 (1966a).
- ---- Calibration of β gauges for determining leaf water status. Science 153, 78-79 (1966b).
- Kramer, P. J., Brix, H.: Measurement of water stress in plants. UNESCO, Aride Zone Res., Proc. Montpellier-Symp., p. 343-351 (1965).
- Lange, O. L., Koch, W., Schulze, E. D.: CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflanzen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenzeit. Ber. dtsch. bot. Ges. 82, 39-61 (1969).
- Mederski, H. J.: Determination of internal water status of plants by beta ray gauging. Soil Sci. 92, 143-146 (1961).
- Beta ray gauge senses plant's water stress. Ohio Farm Home Res. 48, 4 (1963).
- Plant water balance determination by beta gauging technique. Agron. Abstr. 56, 126 (1963); zit. nach Barrs, H. D. In: Kozlowski, T. T., Water deficits and plant growth, vol. I. New York-London: Academic Press 1968.
- Alles, W.: Beta gauging leaf water status: Influence of changing leaf characteristics. Plant Physiol. 43, 470—472 (1968).
- Nakayama, F. S., Ehrler, W. L.: Beta ray gauging technique for measuring leaf water content changes and moisture status of plants. Plant Physiol. 39, 95–98 (1964).
- Noy-Meir, I., Ginsburg, B. Z.: An analysis of the water potential isotherm in plant tissue, I. The theory. Aust. J. biol. Sci. 20, 695-721 (1967).
- Raschke, K.: Die Reaktionen des CO₂-Regelsystems in den Schließzellen von Zea mays auf weißes Licht. Planta (Berl.) 68, 111–140 (1966).
- Rolston, D. E., Horton, M. L.: Two beta sources compared for evaluating water status of plants. Agron. J. 60, 333–336 (1968).

166 U. Buschbom: Wassergehalt-Bestimmungen mittels β -Strahlenabsorption

- Schmeiser, K.: Allgemeiner Nachweis radioaktiver Isotope. In: Schwiegk, H., Turba, F.: Künstliche radioaktive Isotope in Physiologie, Diagnostik und Therapie, Bd. I, S. 1—118, Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1961.
- Seelmann-Eggebert, W., Pfennig, G.: Radionuklid-Tabellen. Herausgeber: Bundesministerium für wissenschaftliche Forschung (1964).
- Siri, W. E.: Beta particles. In: Isotopic tracers and nuclear radiations, p. 49—69. New York-Toronto-London: McGraw-Hill 1949.
- Skidmore, E. L., Stone, J. F.: Physiological role in regulating transpiration rate of the cotton plant. Agron. J. 56, 405-410 (1964).
- Stocker, O.: Die photosynthetischen Leistungen der Steppen- und Wüstenpflanzen. In: Handbuch d. Pflanzenphysiol., Bd. V/2, S. 460-491.¹/₄ Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.
- Weatherley, P. E.: Studies in the water relations of the cotton plant, I. The field measurement of water deficits in leaves. New Phytol. 49, 81-97 (1950).
- Slatyer, R. O.: Relationship between relative turgidity and diffusion pressure deficit in leaves. Nature (Lond.) 179, 1085-1086 (1957).
- Whiteman, P. C., Wilson, G. L.: Estimation of diffusion pressure deficit by correlation with relative turgidity and beta-radiation absorption. Aust. J. biol. Sci. 16, 140-146 (1963).
- Wilson, J. W.: The components of leaf water potential, III. Effects of tissue characteristics and relative water content on water potential. Aust. J. biol. Sci. 20, 359-367 (1967).
- Yamada, Y., Tamai, S., Miyaguchi, T.: The measurement of the thickness of leaves using S³⁵. Proc. 2nd Japan. Conf. on Radioisotopes, 1958 (U.S. AECtr-44 82), p. 1692 (1961), zit. nach: Barrs, H. D. In: Kozlowski, T. T., Water deficits and plant growth, vol. I. New York-London: Academic Press 1968.
- Yang, S. J., de Jong, E.: Measurement of internal water stress in wheat plants. Canad. J. Plant Sci. 48, 89-95 (1968).

Dr. Uwe Buschbom Botanisches Institut II D-8700 Würzburg Mittlerer Dallenbergweg 64