

**Das biomimetische Potential des
Wasseraufnahmesystems der Luftwurzeln von
Orchideen**

Dissertation

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

vorgelegt von
Diplom Geoökologe Frank Hauber
aus Tübingen

Tübingen

2022

Gedruckt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen.

Tag der mündlichen Qualifikation:

16.03.2022

Dekan:

Prof. Dr. Thilo Stehle

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. James Nebelsick

2. Berichterstatter:

PD Dr. Wilfried Konrad

DANKSAGUNG

Mein Dank geht an meine Betreuer Anita Roth-Nebelsick, Wilfried Konrad und James Nebelsick für Ihre Unterstützung und die anregenden Diskussionen während meiner Promotion.

Ich bedanke mich bei den Mitgliedern der AG Nebelsick im Fachbereich Geowissenschaften der Universität Tübingen für die anregenden Diskussionen und die Unterstützung bei meiner Promotion.

Bei Harmut Schulz bedanke ich mich für die Unterstützung bei der Nutzung des REM.

Für die Einführung und die Betreuung bei der Nutzung des MRT bedanke ich mich bei Fritz Schick und seiner Arbeitsgruppe Experimentelle Radiologie am Universitätsklinikum Tübingen.

Für das Überlassen, für die Unterstützung bei der Pflege und dem Umgang mit den Orchideen bedanke ich mich bei dem botanischen Garten in Heidelberg (Andreas Franzke, Simone Elfner, Anette Mülbaier), dem botanischen Garten in Tübingen (Brigitte Fiebig, Oliver König and Andreas Binder) und dem Botanischen Garten an der Wilhelma Stuttgart (Oliver Zimmer, Bernd Uhlmann, Björn Schäfer).

Außerdem bedanke ich mich bei meinen Freunden und meiner Familie für die Motivation und die Unterstützung während der ganzen Zeit.

Inhaltsverzeichnis

INHALTSVERZEICHNIS	2
ABBILDUNGSVERZEICHNIS	4
ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	8
ZUSAMMENFASSUNG	9
SUMMARY	10
1 LISTE DER PUBLIKATIONEN	11
1.1 AKZEPTIERTE PUBLIKATIONEN	11
1.2 EIGENANTEIL AN DEN PUBLIKATIONEN	11
2 EINLEITUNG	12
2.1 THEORETISCHE HINTERGRÜNDE:	16
3 ZIELSETZUNG	19
4 ERGEBNISSE UND DISKUSSION	21
4.1 STRUKTUR DES VELAMEN UND DER EXODERMIS	21
4.2 TROPFENABSORPTION UND EVAPORATION VON WASSER DURCH LUFTWURZELN VON ORCHIDEEN	28
4.3 ERGEBNISSE DER MAGNETRESONANZTOMOGRAPHISCHEN (MRT) UNTERSUCHUNG	36
LITERATURVERZEICHNIS	42
ANHANG A VERÖFFENTLICHTE ARTIKEL	48
ANHANG B METHODIK	80
BETROFFUNG	80
REM-AUFNAHMEN	81
MRT-AUFNAHMEN	83
LICHTMIKROSKOPIE	85
ANHANG C BILDER ZUR STRUKTUR DES VELAMEN	87
<i>ANGRAECUM DIDIERI (Ad)</i>	87
<i>DENDROBIUM DENSIFLORUM (Dd)</i>	91
<i>DENDROBIUM NOBILE (Dn)</i>	98
<i>ENCYCLIA ADENOCARPA (Ea)</i>	106
<i>EPIDENDRUM SECUNDUM (Es)</i>	110
<i>MICROCOELIA EXILIS (Me)</i>	117

<i>PHALAEOPSIS SSP (PHALSSP)</i>	122
<i>PROSTHECHEA COCHLEATA (PC)</i>	129
ANHANG D GRAFIKEN ZUR ERGEBNISDARSTELLUNG	133
ANHANG E MRT-PROTOKOLLE	139
ANHANG F SPSS-AUSWERTUNG	143

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1 Lage der Orchideen auf/an Pflanzen	12
Abb. 2 Schematische Darstellung einer Luftwurzel	13
Abb. 3 Oberflächenporosität	21
Abb. 4 Porosität im Velamen	22
Abb. 5 Ausrichtung der Velamenzellen im Verhältnis zur Längsachse der Wurzel	23
Abb. 6 Exodermis von <i>Dendrobium nobile</i>	24
Abb. 7 Querschnitte von <i>Microcoelia exilis</i>	24
Abb. 8 Wurzel von <i>Me</i> nach Betropfung	25
Abb. 9 Oberflächen der Luftwurzeln	26
Abb. 10 REM Längsschnitte	27
Abb. 11 Kontaktwinkel beim Auftropfen des Wassers auf die Wurzel	28
Abb. 12 Tropfen direkt nach dem Aufkommen auf die Luftwurzel	30
Abb. 13 Verlauf Tropfenaufnahme bei <i>Ad</i>	31
Abb. 14 Verlauf Tropfenaufnahme bei <i>Dd</i>	31
Abb. 15 Verlauf Tropfenaufnahme bei <i>Dn</i>	32
Abb. 16 Verlauf Tropfenaufnahme bei <i>Ea</i>	32
Abb. 17 Verlauf Tropfenaufnahme bei <i>Es</i>	32
Abb. 18 Verlauf Tropfenaufnahme bei <i>Me</i>	32
Abb. 19 Verlauf Tropfenaufnahme bei <i>Phalssp</i>	32
Abb. 20 Verlauf Tropfenaufnahme bei <i>Pc</i>	33
Abb. 21 Grafik Tropfenabsorption	33
Abb. 22 MRT-Übersichtsaufnahme von <i>Phalssp</i>	36
Abb. 23 MRT-Aufnahme: Wasseraufnahme im Verlauf von <i>Ad</i>	37
Abb. 24 MRT-Aufnahme: Wasseraufnahme im Verlauf von <i>Dn</i>	37
Abb. 25 MRT-Aufnahme: Wasseraufnahme im Verlauf von <i>Es</i>	38
Abb. 26 MRT-Aufnahme: Wasseraufnahme im Verlauf von <i>Phalssp</i>	38
Abb. 27 Grafische Darstellung des Wassergehaltes der Orchideen	38
Abb. 28 Skizze Oberfläche <i>Ad</i>	39
Abb. 29 REM Übersichtsaufnahme <i>Ad</i> Oberfläche	87
Abb. 30 REM Detailaufnahme <i>Ad</i> Oberfläche	87
Abb. 31 REM Detailaufnahme <i>Ad</i> Querschnitt	88
Abb. 32 REM Detailaufnahme <i>Ad</i> Querschnitt	88
Abb. 33 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Ad</i> Querschnitt	89
Abb. 34 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Ad</i> Querschnitt	89
Abb. 35 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Ad</i> Querschnitt	90
Abb. 36 REM Übersichtsaufnahme <i>Dd</i> Oberfläche	91

Abb. 37 REM Detailaufnahme <i>Dd</i> Oberfläche	91
Abb. 38 REM Detailaufnahme <i>Dd</i> Oberfläche	92
Abb. 39 REM Detailaufnahme <i>Dd</i> Oberfläche	92
Abb. 40 REM Detailaufnahme <i>Dd</i> Längsschnitt	93
Abb. 41 REM Detailaufnahme <i>Dd</i> Längsschnitt	93
Abb. 42 REM Detailaufnahme <i>Dd</i> Querschnitt	94
Abb. 43 REM Detailaufnahme <i>Dd</i> Querschnitt	94
Abb. 44 Lichtmikroskop-Detailaufnahme <i>Dd</i> Querschnitt	95
Abb. 45 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Dd</i> Querschnitt	95
Abb. 46 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Dd</i> Querschnitt	96
Abb. 47 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Dd</i> Längsschnitt	96
Abb. 48 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Dd</i> Längsschnitt	97
Abb. 49 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Oberfläche	98
Abb. 50 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Oberfläche	98
Abb. 51 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Oberfläche	99
Abb. 52 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Oberfläche	99
Abb. 53 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Oberfläche	100
Abb. 54 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Oberfläche	100
Abb. 55 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Längsschnitt	101
Abb. 56 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Längsschnitt	101
Abb. 57 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Längsschnitt	102
Abb. 58 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Querschnitt	102
Abb. 59 REM Detailaufnahme <i>Dn</i> Querschnitt	103
Abb. 60 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Dn</i> Querschnitt	103
Abb. 61 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Dn</i> Querschnitt	104
Abb. 62 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Dn</i> Längsschnitt	104
Abb. 63 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Dn</i> Längsschnitt	105
Abb. 64 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Dn</i> Längsschnitt	105
Abb. 65 REM Übersichtsaufnahme <i>Ea</i> Oberfläche	106
Abb. 66 REM Detailaufnahme <i>Ea</i> Oberfläche	106
Abb. 67 REM Detailaufnahme <i>Ea</i> Oberfläche	107
Abb. 68 REM Detailaufnahme <i>Ea</i> Längsschnitt	107
Abb. 69 REM Detailaufnahme <i>Ea</i> Längsschnitt	108
Abb. 70 REM Detailaufnahme <i>Ea</i> Querschnitt	108
Abb. 71 REM Detailaufnahme <i>Ea</i> Querschnitt	109
Abb. 72 REM Detailaufnahme <i>Ea</i> Querschnitt	109
Abb. 73 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Oberfläche	110

Abb. 74 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Oberfläche	110
Abb. 75 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Oberfläche	111
Abb. 76 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Oberfläche	111
Abb. 77 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Längsschnitt	112
Abb. 78 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Längsschnitt	112
Abb. 79 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Querschnitt	113
Abb. 80 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Querschnitt	113
Abb. 81 REM Detailaufnahme <i>Es</i> Querschnitt	114
Abb. 82 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Es</i> Querschnitt	114
Abb. 83 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Es</i> Querschnitt	115
Abb. 84 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Es</i> Querschnitt	115
Abb. 85 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Es</i> Längsschnitt	116
Abb. 86 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Es</i> Längsschnitt	116
Abb. 87 REM Detailaufnahme <i>Me</i> Oberfläche	117
Abb. 88 REM Detailaufnahme <i>Me</i> Oberfläche	117
Abb. 89 REM Detailaufnahme <i>Me</i> Oberfläche	118
Abb. 90 REM Detailaufnahme <i>Me</i> Längsschnitt	118
Abb. 91 REM-Detailaufnahme <i>Me</i> Längsschnitt	119
Abb. 92 REM Detailaufnahme <i>Me</i> Querschnitt	119
Abb. 93 REM Detailaufnahme <i>Me</i> Querschnitt	120
Abb. 94 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Me</i> Querschnitt	120
Abb. 95 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Me</i> Querschnitt	121
Abb. 96 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Me</i> Querschnitt	121
Abb. 97 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Oberfläche	122
Abb. 98 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Oberfläche	122
Abb. 99 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Oberfläche	123
Abb. 100 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Längsschnitt	123
Abb. 101 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Längsschnitt	124
Abb. 102 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Längsschnitt	124
Abb. 103 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Querschnitt	125
Abb. 104 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Querschnitt	125
Abb. 105 REM Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Querschnitt	126
Abb. 106 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Phalssp</i> Querschnitt	126
Abb. 107 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Querschnitt	127
Abb. 108 Lichtmikroskop Detailaufnahme <i>Phalssp</i> Querschnitt	127
Abb. 109 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Phalssp</i> Längsschnitt	128
Abb. 110 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Phalssp</i> Längsschnitt	128

Abb. 111 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme <i>Phalssp</i> Längsschnitt	129
Abb. 112 REM Übersichtsaufnahme <i>Pc</i> Oberfläche	129
Abb. 113 REM Detailaufnahme <i>Pc</i> Oberfläche	130
Abb. 114 REM Detailaufnahme <i>Pc</i> Längsschnitt	130
Abb. 115 REM Detailaufnahme <i>Pc</i> Längsschnitt	131
Abb. 116 REM Detailaufnahme <i>Pc</i> Querschnitt	131
Abb. 117 REM Detailaufnahme <i>Pc</i> Querschnitt	132

Abkürzungsverzeichnis

Ad	Angraecum didieri
C	Cortex
CAM	crassulacean acid metabolism
CO ₂	Kohlendioxid
Dd	Dendrobium densiflorum
Dn	Dendrobium nobile
Dz	Durchlasszelle
Ea	Encyclia adenocarpa
En	Endodermis
Es	Epidendrum secundum
Ex	Exodermis
Me	Microcoelia exilis
MRI	Magnetresonanztomographie
MRT	Magnetresonanztomographie
Pc	Prosthechea cochleata
PD	Protonendensity
PET	Protonen Emissions Tomografie
Phalssp	Phalaenopsis ssp
REM	Rasterelektronenmikroskop
T	Tesla
V	Velamen
Z	Zentralzylinder

Zusammenfassung

Diese Dissertation befasst sich mit der Fluidmechanik des Luftwurzelsystems von Orchideen. Die Untersuchung der morphologischen Merkmale von Luftwurzeln und ihrer Wassertransportmechanismen hat auch Potential für biomimetische Anwendungen.

Bei der Gruppe der Orchidaceae handelt es sich um eine der artenreichsten Familie der Angiospermen. Insbesondere epiphytische Orchideen müssen mit extremen Bedingungen bei der Wasserverfügbarkeit und der Versorgung von Nährstoffen zurechtkommen. Dazu verfügen die Orchideen über verschiedene Mechanismen.

Von zentraler Bedeutung ist das Velamen radicum, die äußerste Schicht um die Wurzel epiphytischer Orchideen. Das Velamen besteht aus abgestorbenen Zellen, die einen porösen Mantel um die Wurzel bilden und dient als Schutz vor Austrocknung, zur Wasseraufnahme und zur Haftung auf Oberflächen, z.B. an Bäumen, Sträuchern und Ästen.

Gelangt Wasser auf die Oberfläche des Velamen, haftet es zunächst und wird dann absorbiert und in das Innere der Wurzel geleitet. Die artspezifische Struktur und der Aufbau dieses poröse Materiales beeinflussen seine Funktionen, die in der Wasseraufnahme, der Weiterleitung und der kurzfristigen Wasserspeicherung bestehen. Weiterhin dient das Velamen dem Schutz vor Verdunstung. Eine genauere Analyse zum Zusammenhang zwischen Struktur, Wasseraufnahme und Wasserleitung waren Ziel dieser Arbeit. Diese beinhaltete neben Untersuchung der Anatomie des Velamen (mittels Licht- und Rasterelektronenmikroskopie) Studien zur Wasserbewegung. Hierzu wurden Betropfungsversuche durchgeführt, sowie MRT-Untersuchungen (PD-Messung, T1- und T2 Maps). Mittels MRT lassen sich sehr gut in nicht-invasiver Weise die Wasserveränderung innerhalb der Orchideenwurzel darstellen.

Diese Arbeit zeigt, dass sich das Wasser in der Form von Tropfen an die Velamenwurzel heftet. Durch das Anheften kann das Wasser in das Velamen aufgenommen werden. Ist das Wasser im Velamen wird es durch die Exodermis aufgenommen. Sämtliche Vorgänge der Wasseraufnahme haben dabei einen Vorteil gegenüber des Wasserverlustes durch Verdunstung.

Summary

This dissertation deals with the biomechanics of the aerial root system of orchids. The study of their morphological features and their water transport capacities can potentially lead to biomimetic applications. The orchids (Orchidaceae) are one of the most species-rich families of angiosperms. Epiphytic orchids attached to trees possess aerial root systems and have to cope with extreme conditions concerning both water and nutrient supply. This has led to the development of various morphological features and physiological mechanisms which are the subject of this dissertation.

Epiphytic orchids possess a special outer layer, the velamen, surrounding their aerial roots. The velamen acts to protect against dehydration, facilitates water absorption, and allows for the adhesion of the orchids to epiphytic surfaces. The structure of the velamen influences the retention, absorption, transfer, and short-term storage of water. Furthermore, it also protects against evaporation and thus water loss. Variations in the structure and composition of the velamen lead to varying behaviours in water absorption and distribution.

In this study, the velamen is visualised using both stained sections in light microscopy as well as scanning electron microscopy (SEM). Two methods are applied to observe water behaviour. Water absorption is studied in trickling experiments. Water dynamics inside the orchid's root are analysed using a non-destructive, magnetic resonance imaging (MRI) technique.

This work shows that the water attaches to the velamen root in the form of droplets. The attachment allows the water to be absorbed into the velamen. Once the water is in the velamen, it is absorbed by the exodermis. All processes of water absorption have an advantage over water loss by evaporation.

1 Liste der Publikationen

1.1 Akzeptierte Publikationen

- 1) Roth-Nebelsick A., Hauber F. & Konrad W. (2017). The Velamen Radicum of Orchids: A Special Porous Structure for Water Absorption and Gas Exchange. In: Gorb S., Gorb E. (eds) Functional Surfaces in Biology III. Biologically-Inspired Systems, vol 10. Springer, Cham. S.107 – S. 120
- 2) Hauber, F., Konrad, W. & Roth-Nebelsick, A. (2020). Aerial roots of orchids: the velamen radicum as a porous material for efficient imbibition of water. Appl. Phys. A Volume 126, Issue 11, S. 885-901

1.2 Eigenanteil an den Publikationen

Author	Author position	Scientific ideas %	Data generation %	Analysis & interpretation %	Paper writing %
Hauber, Frank	2	50	90	70	50
Roth-Nebelsick, Anita	1	30	10	20	40
Konrad, Wilfried	3	20	0	10	10
Titel of paper		The Velamen Radicum of Orchids: A Special Porous Structure for Water Absorption and Gas Exchange			
Status in publication process		published			

Author	Author position	Scientific ideas %	Data generation %	Analysis & interpretation %	Paper writing %
Hauber, Frank	1	60	100	50	50
Roth-Nebelsick, Anita	2	20	0	0	10
Konrad, Wilfried	3	20	0	50	40
Titel of paper		Aerial roots of orchids: The velamen radicum as a porous material for efficient imbibition of water			
Status in publication process		published			

2 Einleitung

Orchideen sind eine der artenreichsten Familien im Reich der Pflanzen (Dressler 1990 S. 1). Die Familie lässt sich grob in zwei Gruppen unterteilen: in terrestrische Orchideen mit Bodenkontakt und epiphytische Orchideen ohne Bodenkontakt (Arditti 1992 S. 307ff und S. 593ff). Epiphytische Orchideen kommen an Stämmen, auf Ästen in den unterschiedlichsten Ebenen der Bäume und auf Büschen im Unterholz vor, können aber auch Felsen besiedeln (Pridgeon 1999 et al S. 13ff). Epiphytische Orchideen müssen mit unterschiedlichsten Bedingungen zurechtkommen, die durch die typische Position am Baum oder an anderen Trägerobjekten bestimmt sind (siehe dazu Abb. 1 Seite 12).

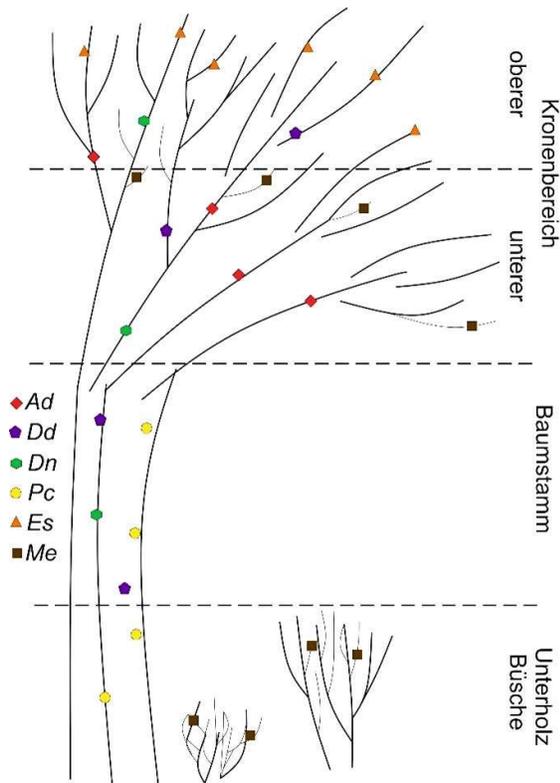


Abb. 1 Lage der Orchideen auf/an Pflanzen

Die Pflanzen sind so mit den unterschiedlichsten Lichtverhältnissen und einer eingeschränkten Wasserverfügbarkeit konfrontiert (Zotz und Tyree 1996). Bezüglich des Lichtes reichen die Verhältnisse für epiphytische Pflanzen von tiefem Schatten (innerhalb einer Baumkrone) bis zu voller Sonneneinstrahlung (z. B. am Rand einer Baumkrone oder auf Felsen). Das verfügbare Wasser

kann dabei in verschiedenen Formen vorkommen, insbesondere in Form von Regen und Nebel. Dieses atmosphärische Wasser kann sich an Stämmen, im Kronenbereich und an anderen Pflanzen sammeln und so von den Orchideen aufgenommen werden. Neben einer ausreichenden Wasseraufnahme müssen sich epiphytische Orchideen auch vor Austrocknung schützen (Arditti 1992; Wood 2006 S. 156).

Um mit diesen Bedingungen zurecht zu kommen, gibt es unterschiedliche Anpassungsstrategien. Eine Möglichkeit ist der Laubabwurf bei längeren Trockenzeiten. Eine andere Möglichkeit ist die Steuerung der CO₂-Aufnahme und damit einhergehend die Steuerung des Wasserverlustes durch die Stomata, wie bei sämtlichen Angiospermen. Dazu nutzen viele Arten epiphytischer Orchideen den Crassulacean-Säurestoffwechsel (kurz CAM von Crassulacean Acid Metabolism) (Neales and Hew 1975, Sinclair 1984, Wood 2006 S. 158). Dieser verringert die Transpiration, da die Stomata (Blattporen) nur nachts geöffnet sind, um CO₂ aufzunehmen, tagsüber schließen sie sich dann (Strasburger et al 2002 S. 252ff). Der Verlust von Wasser per Transpiration ist durch diese zeitliche Trennung von CO₂-Aufnahme und CO₂-Assimilation im Gegensatz zu C₃-Pflanzen deutlich reduziert. Viele Orchideen haben außerdem die Möglichkeit, Wasser in verschiedenen Organen der Pflanze zu speichern (Sukkulenz). Die Speicherung erfolgt in Blättern, sogenannten Pseudobulben und in

Luftwurzeln. Des Weiteren gibt es Pflanzen wie *Dimerandra emarginata*, die die Fähigkeit haben Wasser von älteren Trieben in jüngere Triebe zu transferieren. Die älteren Triebe sterben dabei ab, die jüngeren Triebe jedoch überleben (Zotz und Tyree 1996). Außerdem sind die Luftwurzeln in ihrem Aufbau dazu befähigt Wasser aufzunehmen, weiterzuleiten und den Verlust von Wasser zu minimieren. Ihr besonderer Aufbau (siehe Abb. 2 S. 13)

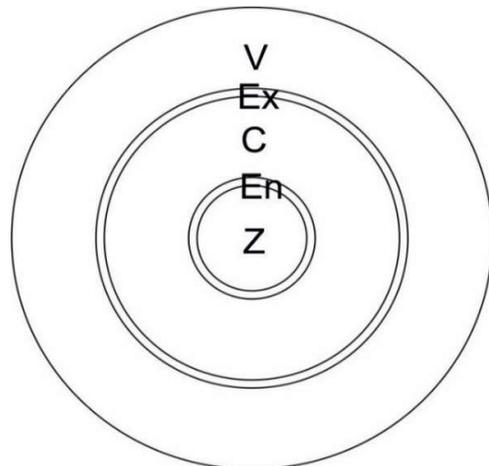


Abb. 2 Schematische Darstellung einer Luftwurzel: V-Velamen, Ex-Exodermis, C-Cortex, En-Endodermis, Z-Zentralzylinder

besteht von außen nach innen, aus dem Velamen, der Exodermis, dem Cortex, der Endodermis und dem Leitbündel (Oliveira und Sajo 1999), dieses entspricht dem vaskulären Zylinder.

Das Velamen ist ein abgestorbenes poröses Gewebe, welches die eigentliche Wurzel umgibt. Einen sehr guten Überblick über die Anatomie der Luftwurzeln gibt „The Velamen and Exodermis of Orchid Roots“ (Pridgeon 1987 S. 139ff). Nachgewiesen ist, dass das Velamen Wasser aufnimmt und an die eigentliche Wurzel weiterleitet (Pridgeon et al 1999 S. 14f, Zotz und Winkler 2013), also essenziell für die Wasser- und Nährstoffaufnahme bei epiphytischen Orchideen ist (Moreira-Pinheiro und Isaias-dos Santos 2008). Die Exodermis bildet den äußersten Abschluss der primären Wurzel und verhindert Wasser- und Nährstoffverlust aus der Wurzel. Der Cortex ist ein Speichergewebe und dient auch dem Stoffaustausch zwischen Velamen, Exodermis und dem Leitbündel (vaskulärer Zylinder). Die Endodermis kontrolliert den Durchtritt von Wasser und Nährsalzen zum Leitbündel. Das Leitbündel liegt im vaskulären Zylinder und ist für den Transport zwischen den einzelnen Pflanzenorganen zuständig.

Bei den epiphytischen Orchideen gibt es eine gewisse Übereinstimmung im Aufbau der Endodermis, des Cortex und der Exodermis. Die Exodermis ist eine Zellschicht stark. Sie besteht bei allen Orchideen aus mindestens zwei Zelltypen (kurzen und langen). Die langen Exodermiszellen sind undurchlässig für Wasser (Benzing 1990 S. 101). Des Weiteren handelt es sich bei den langen Exodermiszellen meist um abgestorbene Zellen (Pridgeon et al 1983). Bei den kurzen Exodermiszellen gibt es je nach Art zwei unterschiedlichen Typen, die Durchlasszellen (Passage Cells) und die Belüftungszellen (Aeration Cells) (Arditti 1992 S. 316 und S. 318). Die Endodermis ist bei allen Arten eine Zellschicht stark (Arditti 1992). Die äußeren und inneren Zellen des Cortex sind kleiner als die mittleren Zellen (Carlsward et al 2006). Im Cortex sind Parenchymzellen und Zellen zur Wasserspeicherung vorhanden (Oliveira und Sajo 1999, Carlsward et al 2006). Deutliche Unterschiede zwischen den Orchideen gibt es im Aufbau des Velamen (Barthlott und Capesius 1975, Porembski und Barthlott 1988). Die Unterschiede zwischen verschiedenen epiphytischen Orchideenarten werden von Pridgeon dargestellt (Pridgeon 1987 S. 139ff). Der Aufbau unterscheidet sich in der Dicke des Velamen und Anzahl

der Schichten im Velamen (Arditti 1992). Ein Teil der Strukturen des Velamen ist bisher gut untersucht und beschrieben. Einen Überblick über den mikromorphologischen Aufbau des Velamen geben Porembski und Barthlott (1988).

Dabei unterscheiden sie verschiedene Charaktere:

1. Die Anzahl der Zellschichten variiert von eins bis zwanzig.
2. Einzelne Zellen unterscheiden sich in Form und Größe.
3. Die Zellwände können dünn oder dick, teilweise auch lignifiziert sein.
4. Innerhalb der Zellen gibt es sogenannte Stabkörper in Form von Schwämmen oder Netzen.

Genauere Angaben zu anderen Merkmalen des Velamen gibt es hingegen kaum.

In dem Buch „Vascular Epiphytes“ (Benzing 1990 S. 80ff) wird noch erwähnt, dass die Funktion des Velamen noch nicht endgültig geklärt sei. Am ehesten sei es ein Schutz des Cortex vor Austrocknung (Benzing 1990 S. 80 ff, Hauber et al 2020). Mittlerweile ist jedoch zweifelsfrei geklärt, dass die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen die zentrale Funktion des Velamen radicum sind (Zotz und Winkler 2013, Joca et al. 2017, Roth-Nebelsick et al 2017, Hauber et al 2020). In „Water Relations in Orchids“ von Sinclair (1990, S. 63ff) wird beschrieben, dass Orchideen sehr schnell Wasser aufnehmen können. Weiterhin führt er aus, dass das Velamen in der Nähe der Durchlasszellen der Exodermis mit schwammartigem und/oder netzartigem Gewebe durchsetzt ist. Dieses Gewebe wird als Tilosomen bezeichnet (Kedrovski und Sajo 2019). Über dessen Aufgabe gibt es verschiedene Theorien. Eine Theorie ist, dass dies der verstärkten Kondensation vom Wasser dient. Eine andere Theorie beschreibt, dass durch das Gewebe zwar der Verlust von Wasser aus den Durchlasszellen verringert, die Wasseraufnahme jedoch nicht beeinträchtigt wird. Somit müsste der Wasserfluss in Richtung des Wurzelinneren größer sein als der Transport in die entgegengesetzte Richtung. Die dritte Theorie besagt, dass das Gewebe das Eindringen von Pathogenen (Krankheitserregern) verhindern soll.

Bei zunehmender Weltbevölkerung und einem immer größeren Bedarf an frischem Wasser sollten möglichst viele Chancen zu Wassergewinnung,

Wasserspeicherung und dem Wassertransport genutzt werden (Bhushan 2020). Das Velamen radicum bietet durch die oben beschriebenen morphologischen und physiologischen Eigenschaften Potential für die biomimetische Anwendungen der Wasserabsorption, Wasserspeicherung und den Wassertransport.

Es gibt jedoch bislang wenig systematische Studien, die eine mögliche Korrelation zwischen Strukturen des Velamen und der Wasseraufnahme, der Wasserverteilung und dem Wasserverlust untersuchen. Die hier vorgelegte Dissertation hatte zum Ziel, Zusammenhänge zwischen der Wasseraufnahme und Wasserweiterleitung und Strukturmerkmalen des Velamen zu beleuchten. Wie sich dann auch zeigte, beeinflussen sowohl die Porosität an der Wurzeloberfläche als auch die Porosität innerhalb des Velamen die Wasseraufnahme, -verteilung und auch die Verdunstung (Roth-Nebelsick et al 2017, Hauber et al 2020).

Um die gefundenen Korrelationen zu erklären, sind theoretische Analysen notwendig, die auf der Grundlage des Wassertransportes in porösen Materialien basieren.

2.1 Theoretische Hintergründe:

Zu den theoretischen Hintergründen zählen

1. die Formung eines Wassertropfens an der Wurzeloberfläche,
2. die Wasseraufnahme in die Wurzel,
3. die Wasserverteilung innerhalb der Wurzel und
4. die Wasserverdunstung.

In Hauber et al. (2020) wurden quantitative Modelle für diese vier Teilbereiche der Mechanismen von Wasseraufnahme und –verlust entwickelt und auf verschiedene Orchideenarten angewandt.

Im Folgenden sollen diese vier Teilschritte und die verwendeten theoretischen Werkzeuge kurz skizziert werden. Näheres findet sich in Hauber et al. (2020).

Zu 1. und 2.:

Ein Wassertropfen trifft auf die Oberfläche der Wurzel und breitet sich aus, bis er zu Ruhe kommt. Zwischen Tropfenoberfläche und Luftwurzel bildet sich ein

Kontaktwinkel von durchschnittlich 50° aus. Da es sich beim Velamen um eine poröse und raue Oberfläche handelt, kann der Kontaktwinkel auch deutlich höher liegen (Bico et al 2002, Kohonen und Helland 2009, Joca et al 2017, Hauber et al 2020). Hat der Tropfen seinen Gleichgewichtszustand erreicht und ist an der Wurzel angeheftet, treten zwei gegensätzliche Prozesse in Konkurrenz zueinander. Beide Prozesse führen zu einer Verkleinerung des Wassertropfens. Zum einen verdunstet der Tropfen, zum anderen wird der Tropfen durch Kapillarkräfte in die Wurzel aufgenommen. Der Kapillardruck p_c lässt sich mit Hilfe der Young-Laplace Gleichung ausdrücken

$$p_c = \frac{2\sigma}{r_c}$$

Dabei ist σ ist Oberflächenspannung und r_c ist der Radius des Meniskus des Wassertropfens. Zu berücksichtigen ist dabei, dass es sich beim Velamen eher um sphärische Hohlräume als um kapilläre (also längliche) Hohlräume handelt. Die Young-Laplace-Gleichung muss daher erweitert werden. Dies führt zu folgender Formel:

$$p_c = \frac{2\sigma \cos \gamma}{q}$$

γ beschreibt den Benetzungswinkel des Velamen mit Wasser und q ist der Radius eines sphärischen Hohlraumes im Velamen (Hauber et al 2020). Daraus folgt: je größer der Benetzungswinkel und je größer der Sphärenradius, desto kleiner der Kapillardruck. Oder: je kleiner der Benetzungswinkel und je kleiner der Sphärenradius sind, desto schneller wird das Wasser ins Velamen aufgenommen. Quantitativ lässt sich zeigen (Hauber et al. 2020), dass die Verdunstung stets wesentlich langsamer stattfindet als die Tropfenaufnahme in das Velamen.

Zu 3.:

Ist das Wasser erst einmal vom Velamen aufgenommen, kann die Bewegung des Wassers innerhalb des Velamen durch das Darcysche Gesetz beschrieben werden. Möglich macht das die poröse Struktur des Velamen, die entfernt mit den Durchlässigkeiten von Gesteinsschichten verglichen werden kann.

$$Q = -A \frac{k}{\mu} \text{grad } p$$

Q beschreibt den Flüssigkeitsstrom (Volumen pro Zeit), A stellt die durchflossene Fläche in Richtung des Flusses dar und $\text{grad } p$ ist die antreibende Kraft, in diesem speziellen Fall der Gradient des Kapillardruckes. Die Permeabilität des Velamen wird durch k und die Viskosität des Wassers wird durch μ beschrieben. Die Struktur der Formel zeigt, dass der Flüssigkeitsstrom im Velamen durch dessen anatomische Struktur – in Form von Permeabilität k und Kapillardruck p – gesteuert wird. Auf obiger Formel aufbauend, bekommt man schließlich einen quantitativen Ausdruck für die Zeitspanne, die vergeht, bis ins Velamen aufgenommenes Wasser sich entlang der Exodermis verteilt hat und durch die Passagezellen ins Innere der Luftwurzel geleitet werden kann.

Zu 4.:

Die Verdunstung aus dem Velamen in die umgebende Atmosphäre lässt sich mit dem Ficksschen Diffusionsgesetz erklären und beschreiben (Hauber et al 2020):

$$I = -AD \text{grad } w$$

Der Diffusionsstrom I der Wasserdampfmoleküle ist dabei abhängig von der von den Teilchen durchströmten Fläche A , vom Diffusionskoeffizienten D – er hängt von der Porosität und Permeabilität des Velamen ab – sowie vom Gradienten der Wasserdampfkonzentration w . Der Konzentrationsunterschied $\text{grad } w$ hängt auch von der relativen Luftfeuchtigkeit in der Umgebung der Luftwurzel ab (Hauber et al 2020). Aus der genannten Gleichung lässt sich berechnen, wie lange es dauert, bis eine Luftwurzel in ihr (zwischen-)gespeichertes Wasser an die Atmosphäre verloren hat. Durch Vergleich mit, der unter 3. berechneten Zeitspanne zeigt, sich welcher der beiden konkurrierenden Prozesse schneller abläuft.

3 Zielsetzung

Die Arbeit hat zweierlei Ziele. Ein Ziel dieser Arbeit ist das Verständnis über die epiphytische Lebensweise der Orchideen zu verbessern. So gibt es schon viele Untersuchungen anatomischer Art zum Velamen und zur Exodermis (Guttenberg 1968 S. 318ff, Benzing et al 1982, Pridgeon et al 1983) und einige zu den physiologischen Vorgängen (Barthlott und Capesius 1975, Sinclair 1983, Zotz 2013) im Velamen, jedoch wenige über die Zusammenhänge zwischen anatomischen Verhältnissen und physiologischen Vorgängen. Ziel dieser Arbeit ist es diese Lücke zu verkleinern.

Zum anderen hat diese Arbeit zum Ziel, anhand des Verhaltens des Wassers im Velamen radicum mögliche Anwendungspotentiale vor dem Hintergrund der Oberflächenphysik zu erkunden. Bisher sind im Rahmen von technischen Umsetzungen vorwiegend wasserabweisende Effekte untersucht worden. In zunehmender Weise ist jedoch auch die Wasseraufnahme von Interesse (Jelinek 2013 S. 48), um unter Umständen damit Materialien zu entwickeln, die der Wassergewinnung dienen. Epiphytische Orchideen eignen sich als Untersuchungsobjekt sehr gut dazu. Sie müssen mit ständigem Wassermangel kämpfen und Strukturen wie das Velamen entwickeln, um Wasser aufzunehmen und gleichzeitig den Verlust von Wasser zu minimieren bzw. zu verhindern.

Um Antworten und Erklärungen für die obig erwähnten Ziele zu finden, widmet sich diese Arbeit folgenden Fragestellungen:

- Welche Strukturen und welcher Aufbau zeichnen das Velamen aus?
- Welche Struktur, welchen Aufbau hat die Exodermis der Wurzel?
- Wie verhält sich das Wasser bei dem Auftropfen auf die Wurzel?
- Wie und wohin bewegt sich das Wasser im Velamen?
- Gibt es eine Korrelation zwischen dem Verhalten des Wassers und der Struktur/ dem Aufbau der Luftwurzel?

Um diese Fragen zu klären, wurden acht verschiedene Orchideenarten aus unterschiedlichen Klimaregionen ausgewählt. Die Orchideen stammen ihrem Ursprung nach aus unterschiedlichen ökologischen Habitaten: tropischer Regenwald (z.B. *Epidendrum secundum* Es), saisonale Regenwälder (z.B. *Angraecum didieri* Ad, *Dendrobium densiflorum* Dd, *Dendrobium nobile* Dn,

Prosthechea cochleata Pc) und Savannenwälder (z.B. *Encyclia adenocarpa* Ea, *Microcoelia exilis* Me.). Außerdem wurde die Hybridform *Phalaenopsis* ssp (*Phal*ssp) gewählt, die als Zimmerpflanze kultiviert wird, und somit nicht unter Freilandbedingungen konkurrenzfähig sein muss.

Um die Ziele zu erreichen, werden unterschiedlich Methoden angewandt. Im Folgenden werden die Methoden stichpunktartig aufgeführt, eine ausführliche Beschreibung der Methodik findet sich in Anhang B ab Seite 80. Um die Dynamik des Wassers zu beschreiben, wurden Betropfungsversuche durchgeführt und die Pflanzen im MRT untersucht. REM- und Lichtmikroskopaufnahmen dienten der strukturellen Darstellung.

4 Ergebnisse und Diskussion

4.1 Struktur des Velamen und der Exodermis

Das Velamen radicum ist die äußerste Schicht der Luftwurzel von Orchideen. Es ist ein abgestorbenes Gewebe. Das Velamen hat eine komplexe Oberfläche und Innenstruktur (Dycus und Knudsen 1957, Pridgeon et al 1983 S. 162 ff) (siehe Abb. 9 S. 26, Abb. 10 S. 27 und Anhang C ab Seite 87).

Bei der Betrachtung der Oberflächen der Luftwurzel im REM (siehe Abb. 9 S. 26) fallen die signifikanten Unterschiede der Oberflächenporosität auf (siehe Abb. 3 S. 21). *Ad* zeigt dabei die geringste Porosität. Die Porosität nimmt dann über *Phalssp*, *Dn*, *Me*, *Pc*, *Es* und *Ea* zu, bis sie bei *Dd* ihr Maximum erreicht.

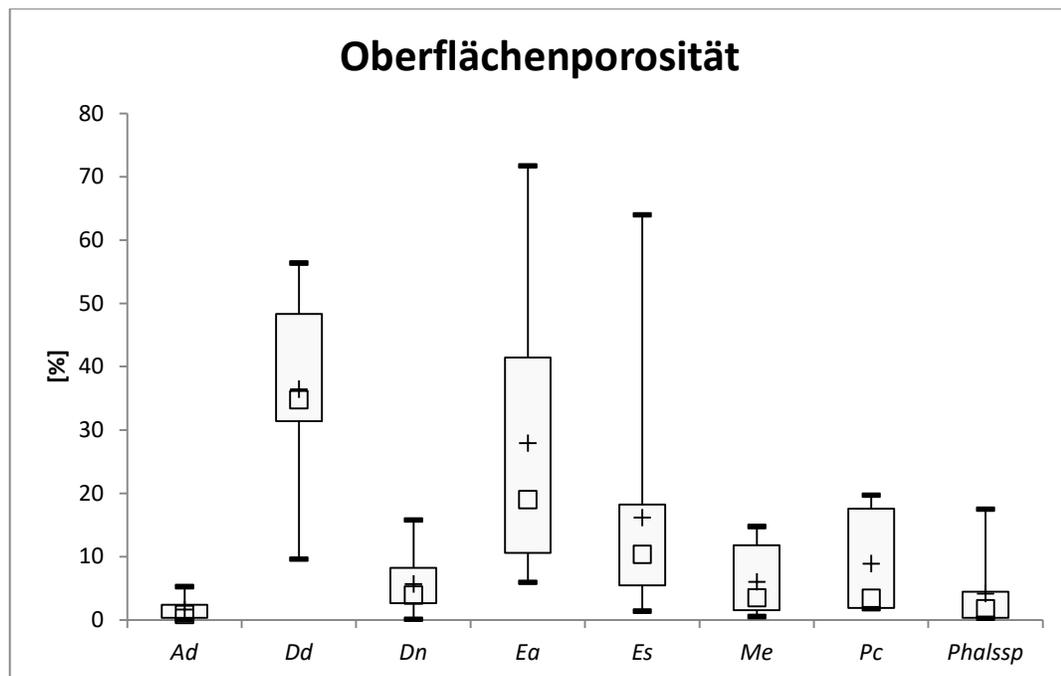


Abb. 3 Oberflächenporosität Erläuterung Boxplot (gilt für alle Grafiken): Kreuz = arithmetisches Mittel, kleines Kästchen = Median, großer Kasten = Bereich zwischen erstem und drittem Quartil, Balken = Minimal-, bzw. Maximalwert

Neben der Betrachtung der Porosität der Oberfläche ist auch die Gestaltung der Oberfläche, die für die Wasseraufnahme und dem Schutz vor Verdunstung wichtig ist, von Interesse. Eine Funktion der Oberfläche ist das Pinning, d.h. das Anhaften von Wassertropfen an Rauigkeiten der Wurzeloberfläche (ausführliche Erklärungen dazu in Kapitel 4.2).

Wie auf den Bildern zu sehen ist variiert die Oberfläche in ihrer Struktur. Von der äußerst welligen Oberfläche bei *Angraecum didieri* über *Prosthechea cochleata* zu der glatten Oberfläche von *Phalaenopsis ssp.* Ein Vorteil der welligen Oberfläche von *Ad* könnte die Verringerung der Verdunstung und damit ein zusätzlicher Schutz vor Austrocknung sein, wie in Kapitel 4.3 näher beschrieben wird.

Eine weitere Funktion der Oberfläche der Wurzel ist das Anhaften an den unterschiedlichsten Untergründen, z.B. auf Ästen oder Stämmen anderer Pflanzen.

Nach dem das Wasser in das Velamen aufgenommen wurde, bewegt sich das Wasser innerhalb des Velamen fort. In der Betrachtung der Struktur innerhalb des Velamen fällt auf, dass sie sich wie die Oberfläche je nach Art unterscheidet. Die Zellwände sind unterschiedlich perforiert (siehe Abb. 4 S. 22) oder bestehen teilweise nur noch aus Leisten, z.B. die äußerste Schicht des Velamen bei *Phalaenopsis ssp* (siehe Abb. 100 S. 123, Abb. 101 S. 124 und Abb. 102 S. 124 im Anhang) (Hauber et al 2020). Hierdurch ergeben sich artspezifische Änderungen der Porosität sowohl in Quer- wie in Längsrichtung.

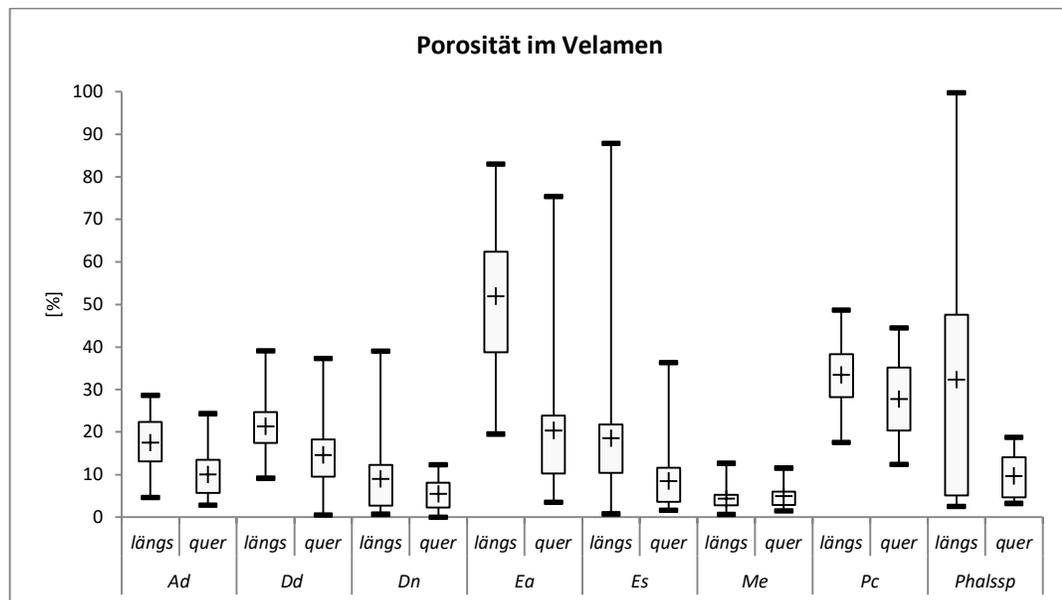


Abb. 4 Porosität im Velamen

Eine weitere Auffälligkeit betrifft die Lage der Zellen hinsichtlich ihrer Orientierung zum Verlauf des Zentralzylinders. Die Lage/Stellung der Zellen bewegt sich in einem Bereich von nahezu senkrecht zum Zentralzylinder bei *Pc*

über schrägstehende Velamenzellen bei *Dd*, *Dn* und *Ea* zu fast parallel ausgerichteten Velamenzellen bei *Me*, *Ad* und *Es* (siehe Abb. 5 S. 23, Abb. 10 S. 27 und Anhang C Bilder zur Struktur des Velamen ab Seite 87).

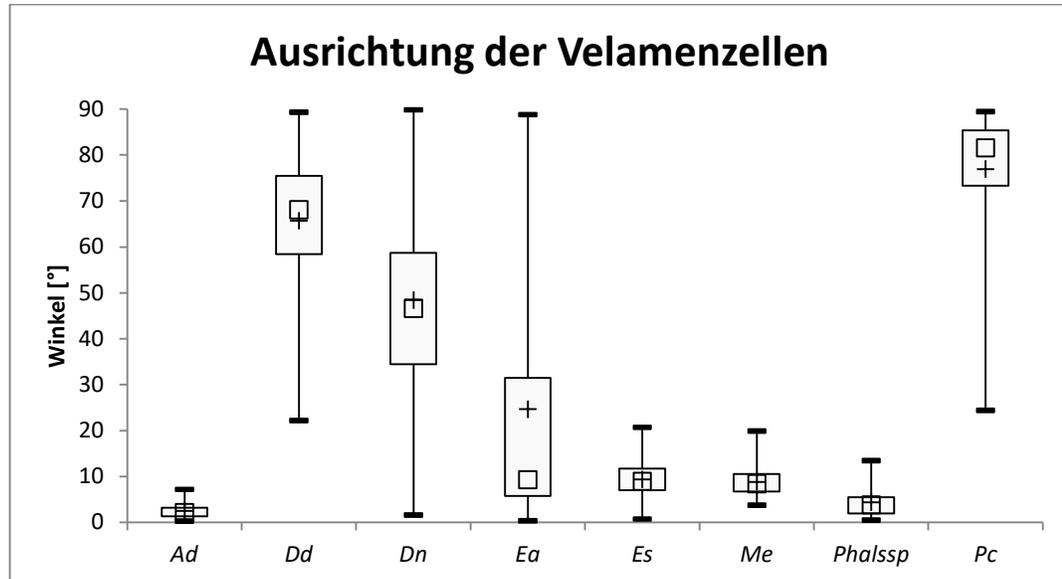


Abb. 5 Ausrichtung der Velamenzellen im Verhältnis zur Längsachse der Wurzel

Nach dem Velamen folgt die nächste Schicht, die Exodermis. Die Exodermis als Grenze zwischen Velamen und Cortex besteht aus zwei bis drei unterschiedlichen Zelltypen. Zum einen sind es die langen Exodermiszellen, die eine lignifizierte Schicht haben, welche sie nahezu undurchlässig für Wasser macht. Zum anderen gibt es noch zwei kurze Zelltypen (Guttenberg 1968, Pridgeon et al 1983 S.169ff). Erstens die Durchlasszellen (Passage cells), diese können aktiv die Wasser- und Nährstoffzufuhr regulieren. Die folgende Abbildung (Abb. 6 S. 24) zeigt einen Längsschnitt der Exodermis von *Dendrobium nobile*. Hier ist sehr schön der Unterschied zwischen den langen Exodermiszellen und den Durchlasszellen zu erkennen.

Die langen Exodermiszellen sind an den, durch Färbung mit Safranin, rötlich gefärbten Zellwänden zu erkennen. Die Durchlasszellen erscheinen im Längsschnitt leicht rundlich und beinhalten ein grünlich gefärbtes Inneres (siehe Abb. 6 S. 24). So beschreibt auch Guttenberg (1968 S. 152 Abb.153) die einschichtige Exodermis (Ex). Den kurzen Exodermiszellen attestiert er zweierlei Funktionen. Den Schutz der Wurzel vor Wasser- und Nährstoffverlust, zweitens gleichzeitig die Aufnahme von zusätzlichem Wasser (Guttenberg 1968

S. 157). Der leicht grünlich gefärbte Kern (Guttenberg 1968 S.329) deutet auf lebenden Zellinhalt hin, der aufgrund seiner Strukturen und metabolischen Fähigkeiten den Durchtritt vom Wasser und Nährstoffen regulieren kann.

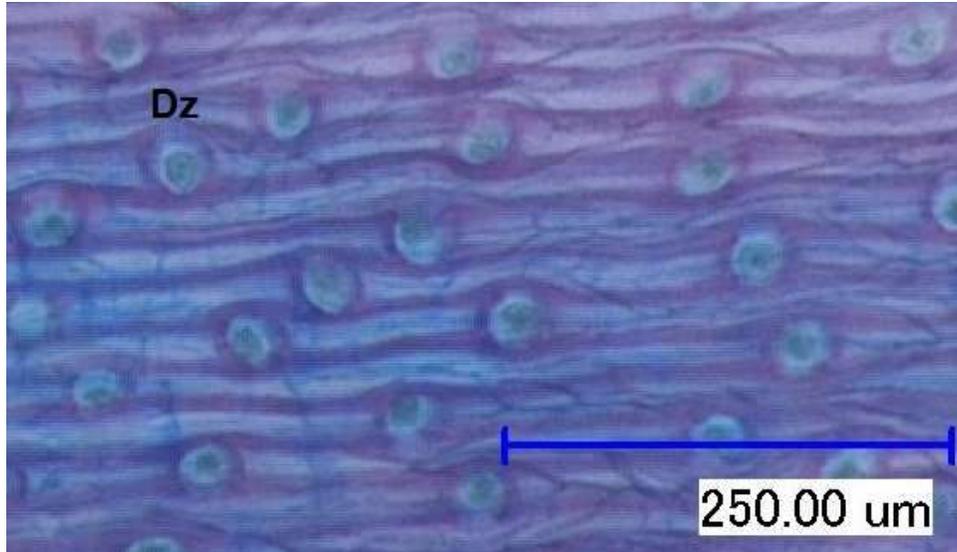


Abb. 6 Exodermis von *Dendrobium nobile*

Zum zweiten gibt es bei einigen Arten Belüftungszellen (Aeration cells) (siehe Abb. 7 S. 24), diese regulieren den Gasaustausch zwischen Cortex und Velamen. Belüftungszellen spielen vor allem eine Rolle bei blattlosen Orchideen wie z.B. *Microcoelia exilis* (Jonsson 1981, Carlsward et al 2006, Roth-Nebelsick et al 2021).

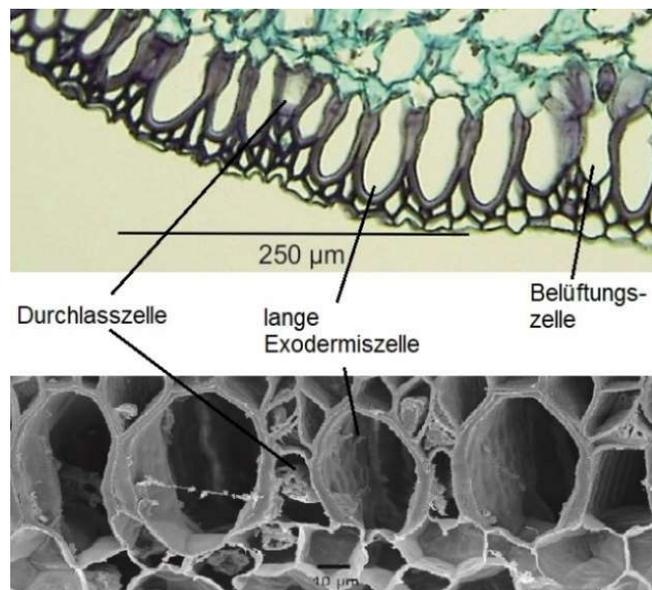


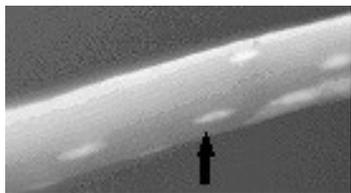
Abb. 7 Querschnitte von *Microcoelia exilis* oben Lichtmikroskop unten REM

Sie kommen aber auch bei anderen Orchideen vor, wie z.B. bei *Angraecum didieri*. In Abb. 7 auf Seite 24 sind die Unterschiede zwischen langen Exodermiszellen, den Durchlasszellen und den Belüftungszellen zu erkennen.

Wie oben beschrieben, ist die Art *Microcoelia exilis* eine blattlose Orchidee. Die Luftwurzel erfüllt also einerseits die Funktion der Wasser- und Nährstoffaufnahme und andererseits muss sie die Funktion der Blätter übernehmen, die Photosynthese. Im Velamen findet daher sowohl der Transport von Wasser mit Nährstoffen als auch der Gasaustausch der Photosynthese statt (Sanford und Adanlawo 1973, Benzing et al 1982, Winter et al 1985, Sinclair 1990, Moreira et al 2009, Roth-Nebelsick et al 2021).

Bei einigen Arten bleiben bei vollständiger Bewässerung der Wurzel Helle Punkte sichtbar. Diese hellen Punkte sind sogenannte Pneumathoden und dienen dem Gasaustausch (Dycus und Knudsen 1957) (Siehe Abb. 8 S. 25).

Diesen Pneumathoden an der Oberfläche des Velamen stehen in der



**Abb. 8 Wurzel von Me nach
Betrofung
Pfeil zeigt auf Pneumathode**

Exodermis die Belüftungszellen gegenüber (Roth-Nebelsick et al 2021). Nach Dycus und Knudsen (1957) und Guttenberg (1968, S. 333) variiert in dem Bereich zwischen den Pneumathoden und den Belüftungszellen die Größe und die chemische Zusammensetzung der Velamenzellen im Vergleich zu den sonstigen Velamenzellen (Johnson 1981).

Die gesamte Struktur des Velamen und der Exodermis hat einen Einfluss auf die Wasseraufnahme und Wasserverteilung innerhalb der Luftwurzel, wie in den folgenden Abschnitten beschrieben werden soll (siehe folgendes Kapitel 4.2) (Roth-Nebelsick et al 2017).

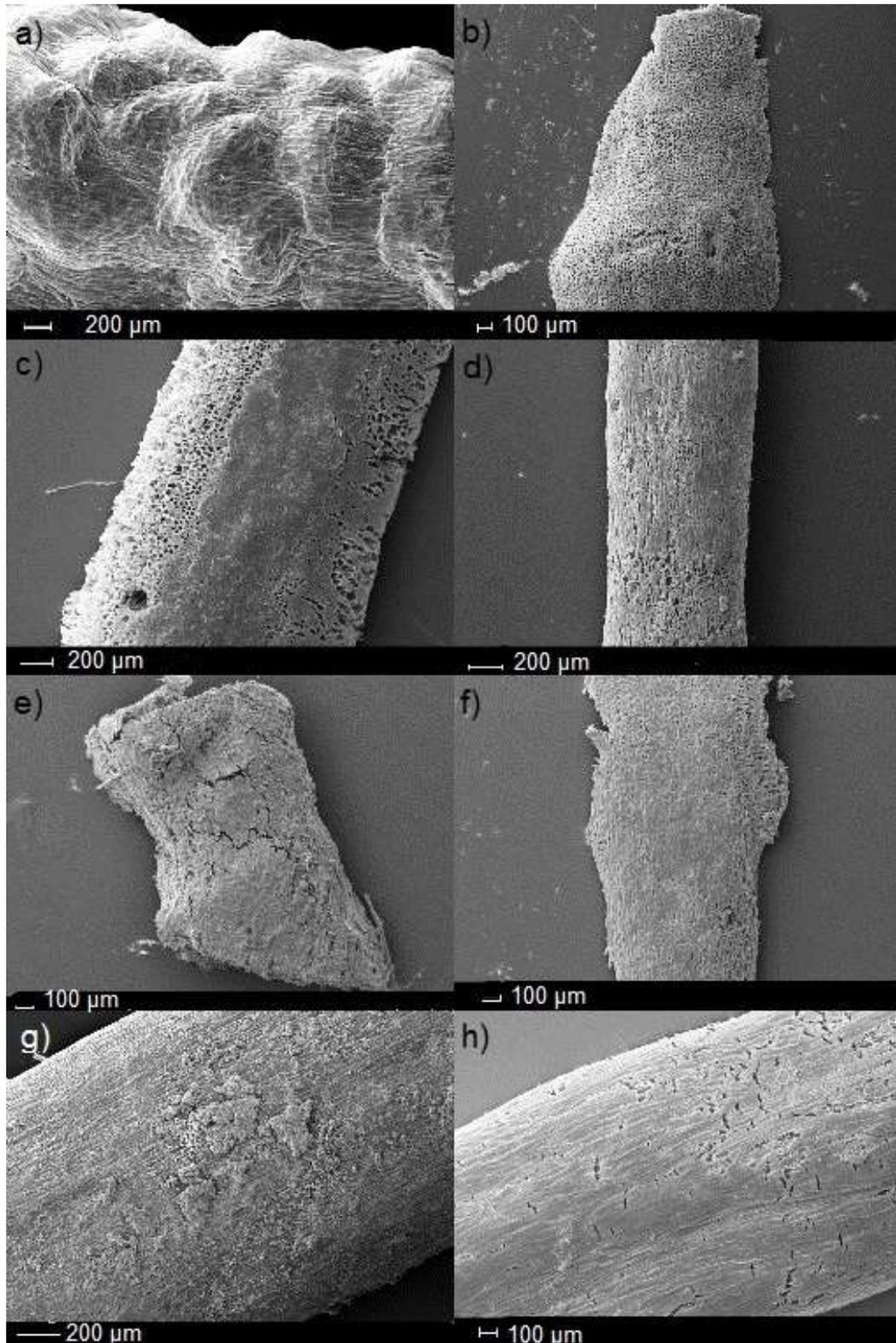


Abb. 9 Oberflächen der Luftwurzeln; a) *Ad*, b) *Dd*, c) *Dn*, d) *Ea*, e) *Pc*, f) *Es*, g) *Me*, h) *Phalssp*

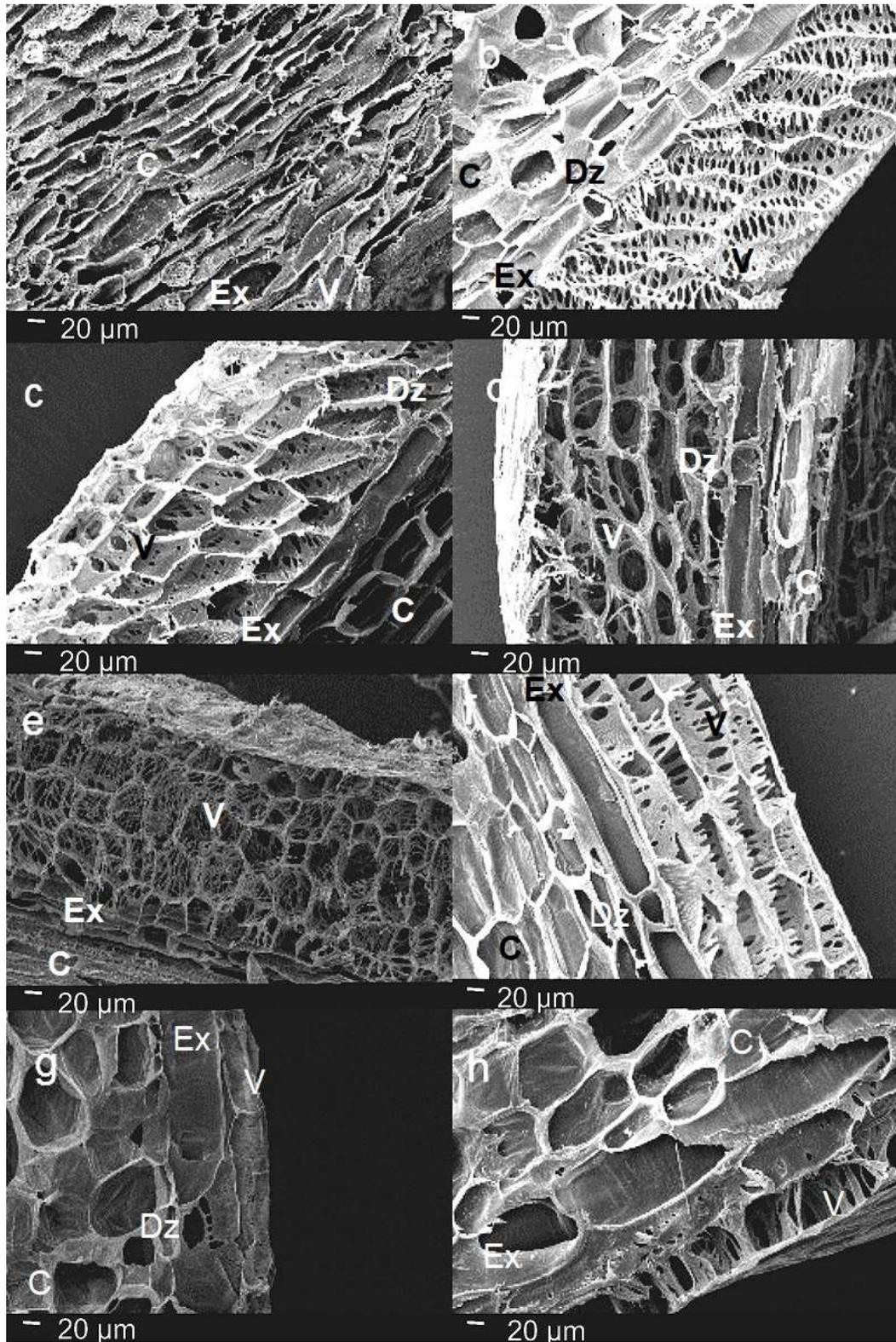


Abb. 10 REM Längsschnitte a) *Ad*, b) *Dd*, c) *Dn*, d) *Ea*, e) *Pc*, f) *Es*, g) *Me*, h) *Phalssp*

4.2 Tropfenabsorption und Evaporation von Wasser durch Luftwurzeln von Orchideen

Über die Wurzel wird das atmosphärische Wasser (Regen, Nebel, Tau) aufgenommen. Der erste Schritt zur Beobachtung der Wasseraufnahme ist daher die Beobachtung des Verhaltens des Wassers/der Wassertropfen an der Wurzeloberfläche.

Das Verhalten des Wassertropfens ist über alle untersuchten Arten hinweg gleich. Zu einem bleiben die Wassertropfen während des Absorptionsgeschehens im Durchmesser gleich, d.h. die benetzte Fläche der Oberfläche der Wurzel ändert sich nicht. Die Höhe des Wassertropfens wird jedoch geringer. Der Benetzungswinkel wird somit kleiner. Dies wird als Pinning-Effekt (Lohse und Zhang 2015 und Lohse 2017) beschrieben. Dieser Pinning-Effekt bewirkt, dass der Wassertropfen an seiner Kontaktlinie festgehalten wird. Er ist auf eine inhomogene Oberfläche zurückzuführen. Die Inhomogenität bezieht sich sowohl auf die geometrische Oberfläche des Velamen im Nanobereich wie im Bereich der chemischen Zusammensetzung der Oberfläche (Teshima et al 2017, van Gorcum et al 2018).

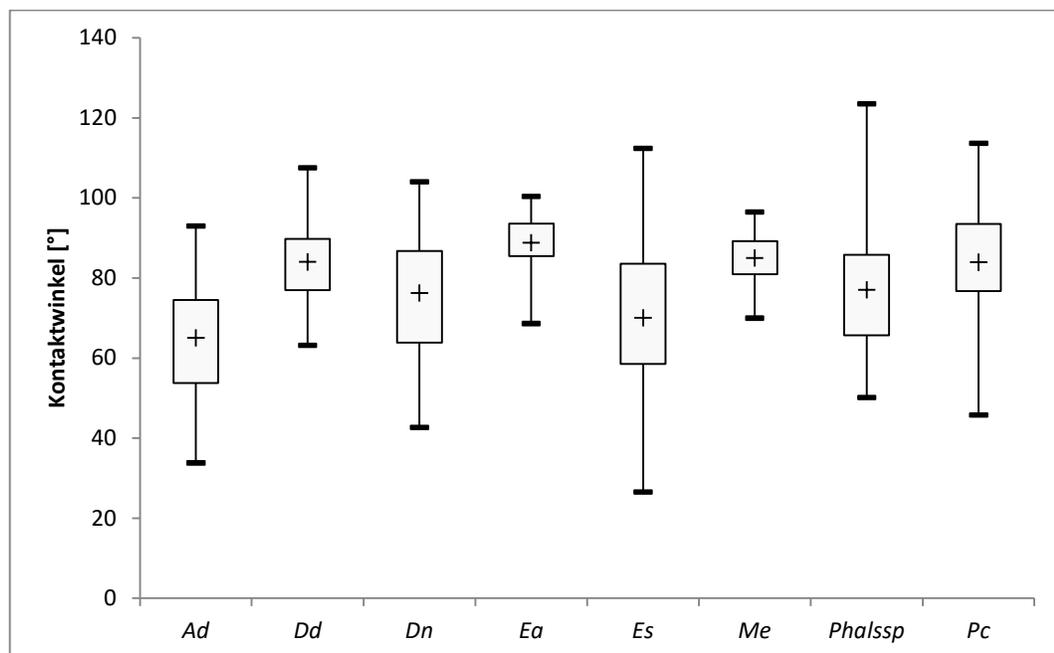


Abb. 11 Kontaktwinkel beim Auftropfen des Wassers auf die Wurzel

Die Mittelwerte aller Kontaktwinkel liegen zwischen 65° und 88° . Die Kontaktwinkel liegen damit noch im hydrophilen Bereich. (siehe dazu Abb. 12 S. 30). Es gibt dabei einen signifikanten Unterschied im Benetzungswinkel zwischen den Arten (in Klammer jeweils den Mittelwert der Art) *Ad*(65°)-*Pc*(84°), *Ad*(65°)-*Me*(89°), *Ad*(65°)-*Ea*(93°), *Es*(70°)-*Dd*(84°), *Es*(70°)-*Pc*(84°), *Es*(70°)-*Me*(89°), *Es*(70°)-*Ea*(93°) und *Dn*(76°)-*Ea*(94°) (siehe Abb. 11 S. 28 und Anhang F SPSS-Auswertung ab S. 143).

Wie im vorigen Absatz beschrieben bleibt die durch den Tropfen benetzte Oberfläche der Wurzel gleich, d.h. der Benetzungswinkel wird immer kleiner, bis die Tropfen komplett absorbiert wurden. Siehe dazu die Abbildungen Abb. 13 bis Abb. 20 auf S. 33). Dies wird als Pinning-Effekt bezeichnet. Der Pinning-Effekt nach Lohse und Zhang (2015) und Lohse (2017) führt dazu, dass die Tropfenaufnahme in die Wurzel deutlich schneller geschieht als nach Berechnungen durch Tropfenverdunstung verloren geht. Dabei spielt es keine Rolle, ob eine glatte Oberfläche (wenig bis kein Pinning) oder eine raue Oberfläche (Pinning) vorliegt. Der Pinning-Effekt führt jedoch dazu, dass sich die Wassertropfen an der Wurzel halten und nicht abfließen. Somit kann das Wasser von der Wurzel aufgenommen werden, auch wenn die Wurzel schräg steht bzw. vertikal verläuft oder der Tropfen nach unten an der Wurzel hängt.



Abb. 12 Tropfen direkt nach dem Aufkommen auf die Luftwurzel: a) *Ad*, b) *Dd*, c) *Dn*, d) *Ea*, e) *Pc*, f) *Es*, g) *Me*, h) *Phalssp*

Wie auf den Bildern (Abb. 13 S. 31 bis Abb. 20 S. 33) zu sehen ist, breitet sich das Wasser nach Tropfenaufnahme vorzugsweise in Längsrichtung der Wurzel aus. Nahezu alle Wurzeln zeigen während und nach Aufnahme der Tropfen eine Verteilung in Längsrichtung der Wurzel. Die Verteilung wird dadurch verdeutlicht das die weißen Wurzelanteile grün werden. Dies zeigt die Existenz von Chloroplasten im Rindenparenchym an.

Die Betropfungsversuche zeigen, dass die Aufnahme der Tropfen an der Spitze der Luftwurzel bei sämtlichen untersuchten Arten gegenüber der Tropfenaufnahme in der Mitte und am Ansatz deutlich verzögert ist. Bei einigen Arten wurden die Tropfen während des Untersuchungszeitraumes an der Spitze nicht aufgenommen. Dies entspricht den Studien von Kirkham (2014 S. 243). Für die weiteren Auswertungen der Ergebnisse ist somit nur die Tropfenaufnahme in der Mitte und am Ansatz von Bedeutung. Hier wurden die Tropfen jeweils komplett aufgenommen. Ob die Tropfen von oben oder hängend von unten aufgenommen werden, spielt nur eine untergeordnete Rolle. Im Folgenden ist von jeder untersuchten Orchideenart ein Verlauf der Tropfenaufnahme exemplarisch dargestellt. Die Bilder zeigen jeweils die Wurzel vor der Betropfung, dann direkt nach dem Aufkommen des Tropfens und das letzte Bild zeigt die Wurzel nach vollkommen aufgenommenen Tropfen.



Abb. 13 Verlauf Tropfenaufnahme bei *Ad*: a) vor dem Auftropfen, b) direkt nach dem Auftropfen, c) vollständig aufgenommenen Tropfen

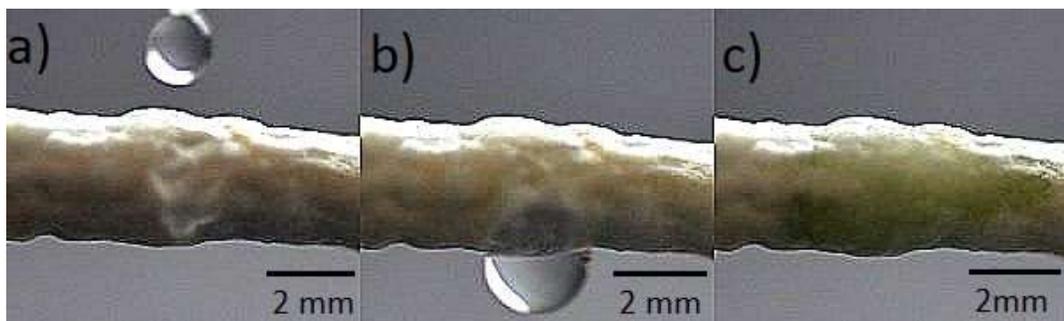


Abb. 14 Verlauf Tropfenaufnahme bei *Dd*: a) vor dem Auftropfen, b) direkt nach dem Auftropfen, c) vollständig aufgenommenen Tropfen



Abb. 15 Verlauf Tropfenaufnahme bei *Dn*: a) vor dem Auftropfen, b) direkt nach dem Auftropfen, c) vollständig aufgenommener Tropfen



Abb. 16 Verlauf Tropfenaufnahme bei *Ea*: a) vor dem Auftropfen, b) direkt nach dem Auftropfen, c) vollständig aufgenommener Tropfen

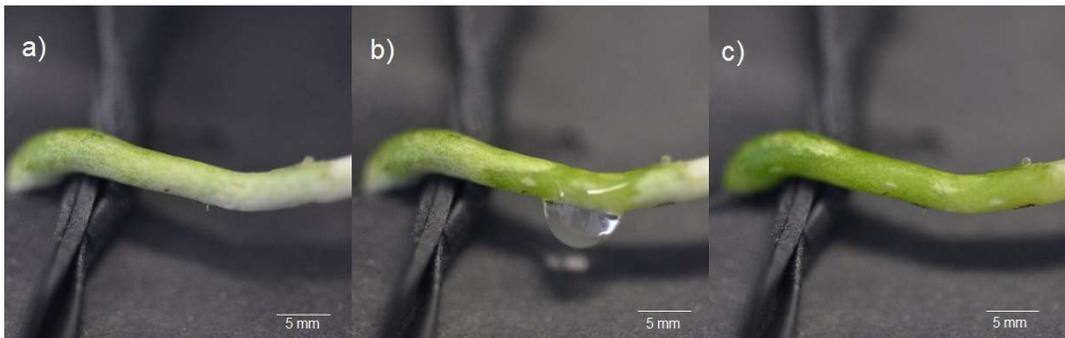


Abb. 17 Verlauf Tropfenaufnahme bei *Es*: a) vor dem Auftropfen, b) direkt nach dem Auftropfen, c) vollständig aufgenommener Tropfen



Abb. 18 Verlauf Tropfenaufnahme bei *Me*: a) vor dem Auftropfen, b) direkt nach dem Auftropfen, c) vollständig aufgenommener Tropfen



Abb. 19 Verlauf Tropfenaufnahme bei *Phallssp*: a) vor dem Auftropfen, b) direkt nach dem Auftropfen, c) vollständig aufgenommener Tropfen



Abb. 20 Verlauf Tropfenaufnahme bei *Pc*: a) vor dem Auftropfen, b) direkt nach dem Auftropfen, c) vollständig aufgenommenem Tropfen

Es zeigen sich signifikante Unterschiede in der Tropfenaufnahme zwischen verschiedenen Arten (siehe Abb. 21 S. 33 und Anhang F SPSS-Auswertung ab S. 143).

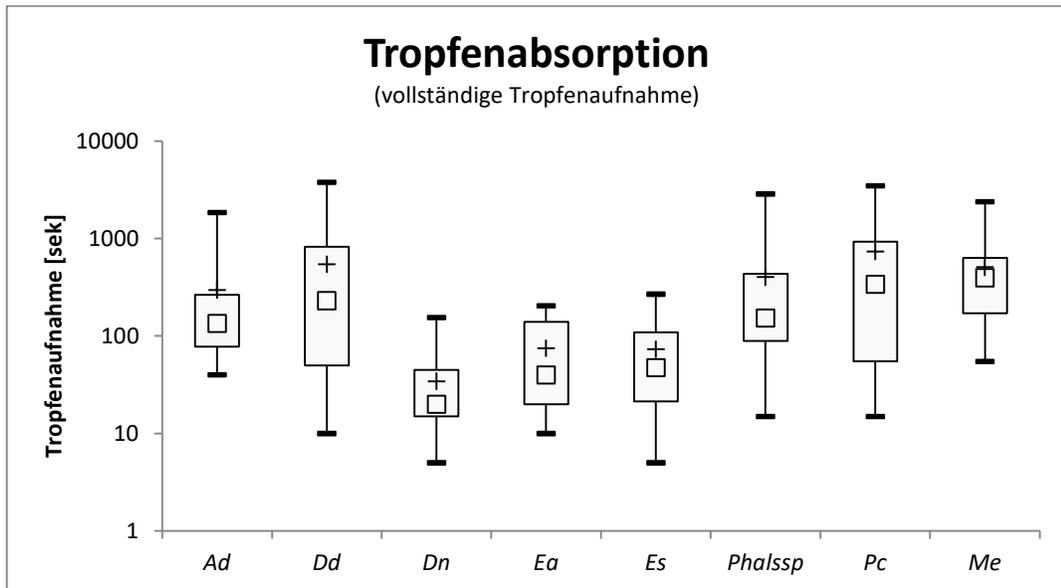


Abb. 21 Grafik Tropfenabsorption (Zeit, bis ein Tropfen vollständig aufgenommen ist)

Nach Berechnungen, wie in Kapitel 2.1 Theoretische Hintergründe: S. 8 und 9 beschrieben (Hauber et al 2020), ergaben sich für *Dn* 24 Sekunden und für *Me* 4979 Sekunden für das komplette Aufsaugen des Wassertropfens. Dies weicht deutlich von den Messergebnissen ab: Beobachtet wurde ein Mittelwert für *Dn* von 45 Sekunden und für *Me* von 507 Sekunden (siehe Abb. 21 S. 33) (Hauber et al 2020). Dies dürfte auf die sehr komplexe Struktur des Velamen zurückzuführen sein. Wie in Kapitel 4.1 beschrieben, ist die Porosität sehr unterschiedlich. *Dn* hat im Schnitt eine Porosität von 0,91 und *Me* von 0,83. Des Weiteren kommt die unterschiedliche Form und Lage der Velamenzellen hinzu. *Dn* hat Velamenzellen die eher quadratisch sind und ihre Ausrichtung ist eher

senkrecht zur Längsachse der Wurzel. *Me* hingegen ist eher länglich und hat eine Ausrichtung parallel zur Längsachse der Wurzel.

Zum Schluss folgt die Betrachtung, wohin das Wasser vom Velamen geht. Dabei gibt es grundsätzlich zwei gegenläufige Ereignisse. Erstens: Das Wasser wird über die in der Exodermis befindlichen Durchlasszellen aufgenommen. Zweitens: Das Wasser verdunstet aus dem Velamen. Berechnungen zeigen, dass die Evaporation aus dem Velamen bei vollständig gefülltem Velamen mehrere Stunden dauert (Hauber et al 2020). Wie im nächsten Kapitel beschrieben, entleert sich das Velamen innerhalb weniger Stunden. Daraus lässt sich schlussfolgern, dass das Wasser zum größten Teil über die Durchlasszellen der Exodermis aufgenommen wird.

Da es bisher nur wenige Untersuchungen zur Quantifizierung der Wasseraufnahme von Orchideen gibt, lassen sich kaum Vergleiche anstellen. Bei einem Vergleich mit den Versuchen zur Wasseraufnahme von Zotz und Winkler (2013) zeigen sich deutliche Unterschiede in der Geschwindigkeit der Wasseraufnahme. Bei Zotz und Winkler (2013) zeigt sich bereits nach 15 Sekunden eine Sättigung von 85 % und nach 120 Sekunden sind alle Wurzeln komplett mit Wasser gesättigt. Die Tropfen-/Wasseraufnahme dauert bei meinen Untersuchungen je nach Art zwischen 34 und 737 Sekunden. Grundsätzlich handelt es sich dabei um zwei verschiedene Methoden zur Erfassung der Wasseraufnahme. Bei Zotz und Winkler wird die Wasseraufnahme über Immersion gemessen. Bei der in dieser Arbeit verwendeten Methode handelt es sich um eine Messung der Tropfenaufnahme. Des Weiteren wurden bei den hier beschriebenen Untersuchungen andere Arten verwendet als in Zotz und Winkler (2013).

Weiterhin könnte die Zusammensetzung des Wassers eine Rolle spielen. Zotz und Winkler verwendeten deionisiertes Wasser. In dieser Arbeit wurde Leitungswasser verwendet. Die chemische Zusammensetzung des Wassers ist anders. Die Oberflächenspannung ändert sich. Mit zunehmendem Gehalt an gelösten Stoffen (z.B. NaCl) steigt die Oberflächenspannung (Adamson 1990 S. 71ff). Wie in Kapitel 2.1 S.8 dargestellt ist die Oberflächenspannung ein Faktor bei der Aufnahme von Wassertropfen ins Velamen (Hauber et al 2020).

Im Folgenden Kapitel 4.3 werden die mittels MRT erzielten Arbeiten und Ergebnisse beschrieben und diskutiert. Dabei geht es vor allem um den Verlust des Wassers aus dem Velamen.

4.3 Ergebnisse der magnetresonanztomographischen (MRT) Untersuchung zur Darstellung der Wasserverteilung in Orchideen -Potential und methodische Grenzen-

MRT Aufnahmen von Orchideen sind bisher nicht bekannt, d.h. diese Methode wurde in dieser Arbeit zum ersten Mal auf die Wasserbewegungen im Velamen radicum angewendet. Mit dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass mittels MRT-Aufnahmen die Wasseraufnahme, Speicherung und Wasserbewegungen im Velamen dargestellt werden können. Je heller die Stellen in den folgenden MRT-Bildern sind umso höher ist der Wassergehalt.

Abb. 22 zeigt zur Illustration eine MRT-Aufnahme zur Wasserverteilung innerhalb einer Orchidee.

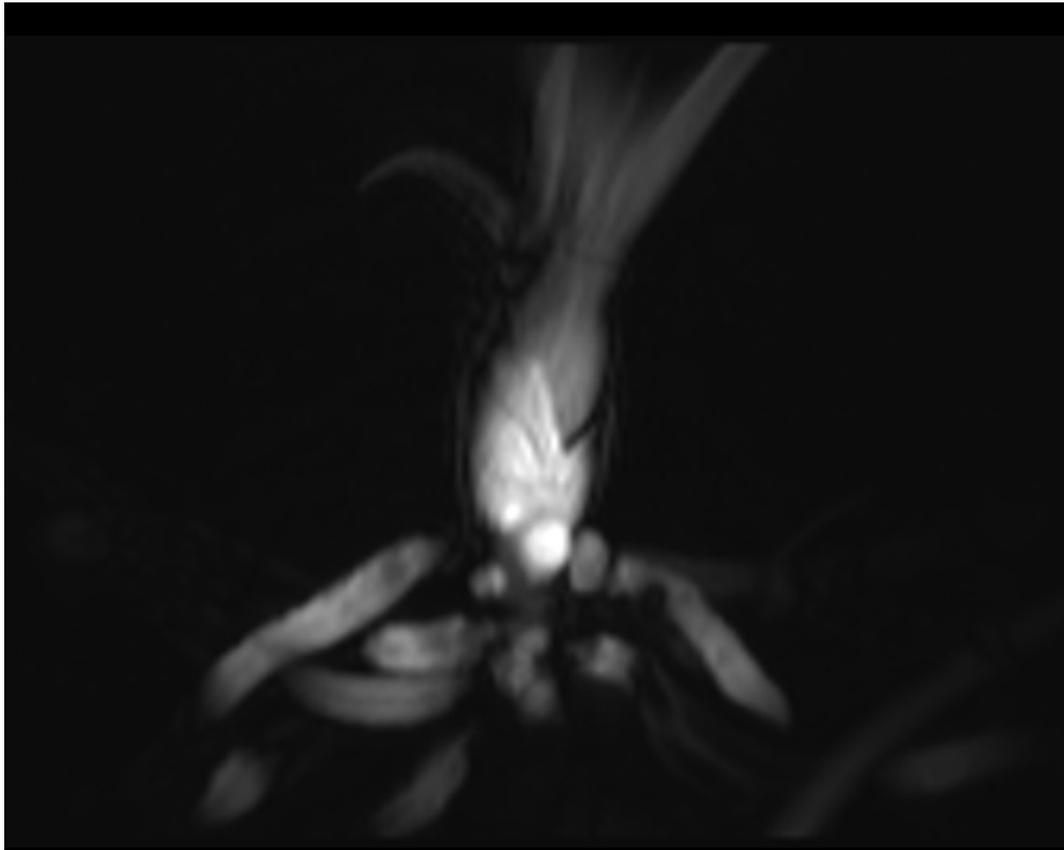


Abb. 22 MRT-Übersichtsaufnahme von *Phalssp*

Mit dem in dieser Arbeit verwendeten Magnetresonanztomograph (siehe Methodik im Anhang Gerät und Einstellungen S. 84) von 1,5 Tesla lässt sich die Protonendichte in einer Auflösung mit einer Voxelgröße von 100x100x100

µm darstellen. Diese ist für eine einfache Darstellung des Wassergehaltes im Velamen (V) bei den Arten *Ad*, *Dn*, *Es* und *Phalssp* ausreichend (siehe Abb. 23 S. 37 bis Abb. 26 S. 38). Weiterhin gut abgrenzbar sind der Cortex (C) und der Zentralzylinder (Z). Die einschichtige Exodermis und die Endodermis (En) lassen sich wegen der zu geringen Größe nicht darstellen. Nach 2 Stunden ist bei nahezu allen untersuchten Arten das Velamen vollständig entleert (siehe Abb. 27 S. 38) (Roth-Nebelsick et al 2017). Zotz und Winkler (2013) beschreiben eine Wasserretention von über einer Stunde im Velamen. Dies korreliert in etwa mit den Untersuchungen in dieser Arbeit. Je dicker das Velamen ist umso länger verbleibt das Wasser im Velamen. Das dickste Velamen speichert am längsten das Wasser. Von Interesse ist weiterhin die Frage, wie sich das Wasser in den Cortex bewegt (durch die Durchlasszellen der Exodermis), ob sich alles dorthin bewegt oder ob auch Verdunstung stattfindet.

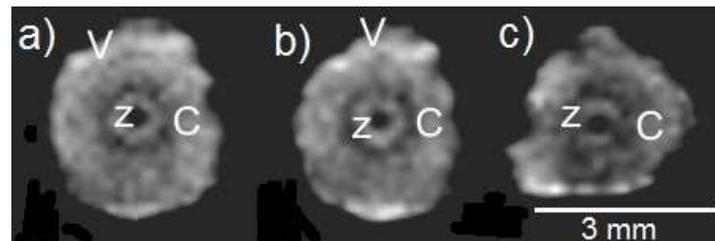


Abb. 23 MRT-Aufnahme: Wasseraufnahme im Verlauf von *Ad* a) 30 Min., b) 60 Min. und c) 120 Min. nach Wässerung

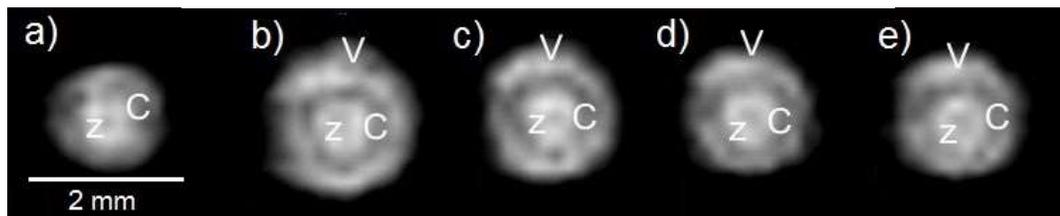


Abb. 24 MRT-Aufnahme: Wasseraufnahme im Verlauf von *Dn* a) vor, b) 30 Min., c) 60 Min., d) 90 Min. und e) 120 Min. nach der Wässerung

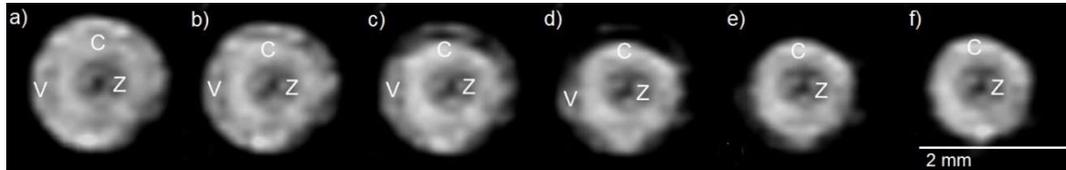


Abb. 25 MRT-Aufnahme: Wasseraufnahme im Verlauf von *Es* a) direkt, b) 30 Min., c) 60 Min., d) 90 Min., e) 120 Min. und f) 150 Minuten nach der Wässerung

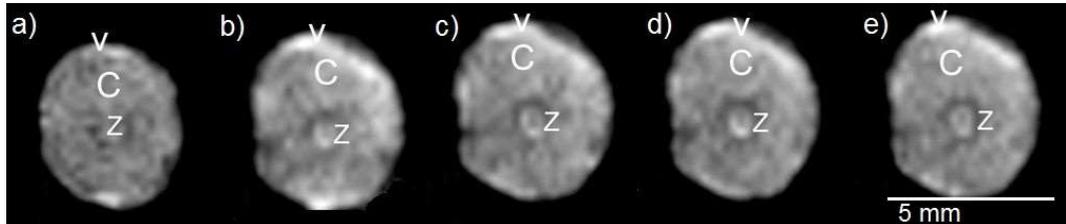


Abb. 26 MRT-Aufnahme: Wasseraufnahme im Verlauf von *Phalssp* a) vor, b) 30 Min., c) 60 Min., d) 90 Min. und e) 120 Min. nach der Wässerung

Hilfreich ist ein Abgleich mit den theoretischen Berechnungen. Diese zeigen, dass das Wasser deutlich schneller das Velamen verlässt – wie auf den MRT-Bildern zu sehen - als es durch Verdunstung möglich wäre (Roth-Nebelsick et al 2017, Hauber et al 2020).

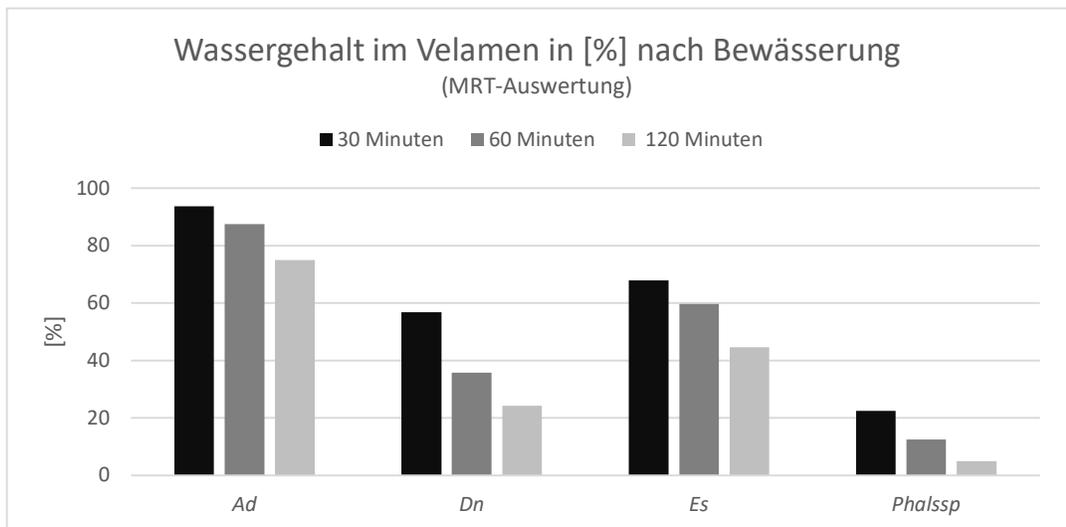


Abb. 27 Grafische Darstellung des Wassergehaltes der Orchideen (MRT-Auswertung)

Eine Ausnahme bildet hier *Angraecum didieri*. Bei dieser Art dauert die Entweichung des Wassers mehrere Stunden. Dafür gibt es mehrere Erklärungen. Einerseits hat die *Ad* Wurzel eine wellige Oberfläche, welche möglicherweise zu einer geringeren Verdunstung führt (siehe Abb. 28 S. 39).

Andererseits hat *Ad* einen geringen Anteil an Durchlasszellen (siehe Kapitel 4.1.). Dies führt zu einer geringen Wasseraufnahme in den Cortex, und könnte daher ebenfalls dazu führen, dass das Wasser länger im Velamen verbleibt.

Einige Arten lassen sich nicht mit dem MRT untersuchen. Die Auflösung bei 1,5 Tesla reicht hierbei nicht aus, um eine kurzfristige Veränderung bei schmalem Velamen oder sonstigen dünnen Pflanzenteilen (z.B. Exodermis) zu erkennen. Dass

eine genauere Darstellung der Wurzel möglich ist, zeigt Kauffmann (Kaufmann et al 2009) in seiner Arbeit mit einem 11,75 T Bruker AMX MRT über Maiswurzeln. Hierbei sind sehr schön die einzelnen Kompartimente der Maiswurzel und deren Veränderung bei Wasserstress zu sehen. Ein MRT mit einer stärkeren Feldstärke als 1,5 T, z.B. ein Ultra-Hochfeld Magnetresonanztomograph mit 14,1 Tesla, könnte detailliertere Aufnahmen in kürzerer Zeit durchführen. Die Nutzung eines MRT für Kleintiere hat weiterhin den Vorteil, dass die Empfangsspule deutlich kleiner ist und daher zusätzlich genauere Bilder liefern, wie in Morozov et al (2017) beschrieben. Hier wird sehr detailliert das Hypokotyl einer fünf Wochen alten Tomate (*Solanum lycopersicum*) und ihr inneres im MRT dargestellt. Sie erreichen dabei eine Auflösung von $17 \times 15 \mu\text{m}^2$ und $35 \times 70 \mu\text{m}^2$. Damit ließen sich dünne Velamen, wie z.B. bei *Me* darstellen.

Mit den vorigen erwähnten MRT-Geräten ließe sich eine Wasserverteilung über die Wurzel und die komplette Pflanze in 3D darstellen. Hesse et al konnten mit einem MRT sehr detailliert verschiedene Organe (Stamm, Ast, Frucht und Blättern) der Pflanze *Dracaena marginata* darstellen (Hesse et al 2016, 2018, 2019a, 2019b) Sie verwenden dazu unter anderem ein 9,4T Bruker Biospec. Damit erreichen sie eine Auflösung von bis zu $10 \mu\text{m}$. Eine optimale Auflösung beschreiben sie bei $30 \mu\text{m}$.

Für funktionelle Aufnahmen, z.B. der Ablauf der Wasseraufnahme, bietet sich die Kombination von MRT mit PET (Positronen Emissions Tomografie) oder der Neutronentomographie an.

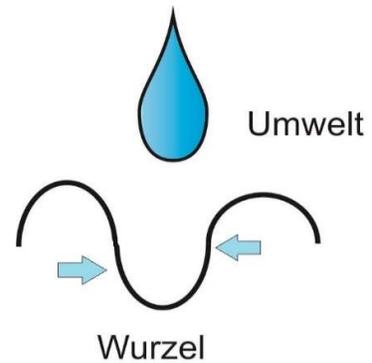


Abb. 28 Skizze Oberfläche *Ad*

MRT plus PET, wie in Jahnke et al (2009) beschrieben, vereint zwei Methoden zur Untersuchung der Pflanzen. Mit der MRI Technik lässt sich mit dem entsprechenden Gerät (4.7T Varian VNMRs vertical wide-bore MRI system, MRI magnet 4.7T) eine Auflösung von ca. 30 μm erreichen. Dies allein führt schon zu einer deutlich besseren Darstellung der Orchideen-Wurzel. Mit der zusätzlichen Verwendung des PET lassen sich je nach verwendetem gelabelten (radioaktiven) Tracer (dies könnten ^{11}C , ^{13}N , ^{15}O , ^{18}F oder ^{52}Fe sein) noch zusätzliche Funktionen darstellen. So lassen sich mit einem gelabelten H_2^{15}O stärker die Kompartimente der einzelnen Wurzelschichten und die Bewegung des Wassers darstellen (Nakanishi et al 2002). Die kombinierte Methode bietet so sehr gut einen Einblick in die Struktur und Funktion von intakten Pflanzen.

Für eine detailliertere funktionelle Analyse der Rhizosphäre ist auch die Verbindung der MRT-Untersuchungen mit der Untersuchung der Neutronentomografie geeignet. Bei der Neutronentomografie werden energiereiche Neutronenstrahlen durch das zu untersuchende Gewebe geschickt. Dabei streuen die Neutronenstrahlen bereits bei den leichten Wasserstoffatomen und eignen sich daher zur Untersuchung von organischen wasserstoffhaltigen Stoffen wie z.B. der Luftwurzel. Mit der Neutronentomographie lässt je nach verwendetem Neutronenstrahl eine Auflösung zwischen 6 μm und 100 μm erreichen. Bei einem Field of view (dies entspricht der Größe des zu betrachtenden Ausschnittes) mit einem Durchmesser von 1,3 cm wird die Auflösung von 6 μm je Pixel und bei 25,3 cm x 21,3 cm von 100 μm je Pixel erreicht (Moradi et al 2011, Herppich et al 2017). Damit ließe sich der Ausschnitt einer Luftwurzel, insbesondere des Velamen, sehr gut darstellen.

Der Vorteil der Kombination beider Methoden liegt darin, dass so Informationen über die Mobilität des Wassers gewonnen werden. Haber-Pohlmeier geben für die T1-Maps eine Aufnahmezeit von 100 Minuten an. T1-Maps sind für die Darstellung Wasseraufnahme und -verteilung im Velamen nicht geeignet. Jedoch eignen sich T1-Maps sehr gut für die Darstellung des Wassergehaltes im Cortex. Da die Neutronentomografie einen genauen Wassergehalt anzeigt und die T1-Maps die molekulare Bindung des Wassers darstellen (Haber-

Pohlmeier et al 2018, Haber-Pohlmeier 2019) ist dies eine vorteilhafte Kombination.

Literaturverzeichnis zur Einführung und Methodik

- Arditti, J. (1992). *Fundamentals of orchid biology*. Wiley. New York.
- Barthlott, W. and Capesius, I. (1975). Mikromorphologische und funktionelle Untersuchungen am Velamen radicum der Orchideen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 88(3): 379-390.
- Bentley, W. (1904). Studies of raindrops and raindrop phenomena. *Monthly Weather Review* 32(10): 450-456.
- Benzing, D. H. (1990). *Vascular epiphytes*. Cambridge [u.a.], Cambridge University Press.
- Benzing, D. H.; Ott, D. W. and Friedman, W. E. (1982). Roots of *Sobralia macrantha* (Orchidaceae): Structure and Function of the Velamen-Exodermis Complex. *American Journal of Botany* 69: 608-614.
- Bico, J.; Thiele, U. and Quere, D. (2002). Wetting of textured surfaces. *Colloids and Surfaces a-Physicochemical and Engineering Aspects* 206(1-3): 41-46.
- Bhushan, B. (2020). Design of water harvesting towers and projections for water collection from fog and condensation. *Philosophical Transactions of the Royal Society a-Mathematical Physical and Engineering Sciences* 378(2167).
- Brown, R. W.; Cheng, Y. C. N.; Haacke, E. M.; Thompson, M. R. and Venkatesan, R. (2014). *Magnetic Resonance Imaging: Physical Principles and Sequence Design*. Wiley.
- Bruttini, R.; Rovero, G. and Baldi, G. (1991). Experimentation and modelling of pharmaceutical lyophilization using a pilot-plant. *Chemical Engineering Journal and the Biochemical Engineering Journal* 45(3): B67-B77.
- Carlswald, B. S.; Stern, W. L. and Bytebier, B. (2006). Comparative vegetative anatomy and systematics of the angraecoids (Vandaeae, Orchidaceae) with an emphasis on the leafless habit. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 165-218.
- Chudek, J. A. and Hunter, G. (1997). "Magnetic resonance imaging of plants." *Progress in Nuclear Magnetic Resonance Spectroscopy* 31(1): 43-62.
- Clearwater, M. J. and Clark, C. J. (2003). In vivo magnetic resonance imaging of xylem vessel contents in woody lianas. *Plant Cell and Environment* 26(8): 1205-1214.
- Connelly, A.; Lohman, J. A. B.; Loughman, B. C.; Quiquampoix, H. and Ratcliffe R. G. (1987). High-Resolution imaging of plant-tissues by NMR. *Journal*

of Experimental Botany 38(195): 1713-1723.

Dressler, R. L. (1990). The Orchids: Natural History and Classification. Harvard University Press.

Dycus, A. M. and Knudson, L. (1957). The Role of the Velamen of the Aerial Roots of Orchids. Botanical Gazette 119: 78-87.

Gerlach, D. (1977). Botanische Mikrotechnik. Thieme, Stuttgart.

Guttenberg, H. v. (1968). Der primäre Bau der Angiospermenwurzel, Borntraeger, Berlin

Haber-Pohlmeier, S. (2019). Application of Fast Field-cycling NMR Relaxometry to Soil Material. Field-Cycling NMR Relaxometry: Instrumentation, Model Theories and Applications. 18: 490-511.

Haber-Pohlmeier, S.; Tötze, C.; Oswald, S. E.; Lehmann, E.; Blumich, B.; Pohlmeier, A. (2018). Imaging of root zone processes using MRI T-1 mapping. Microporous and Mesoporous Materials 269: 43-46.

Hauber, F.; Konrad, W. and Roth-Nebelsick, A. (2020). Aerial roots of orchids: The velamen radicum as a porous material for efficient imbibition of water. Applied Physics A 126(11): 885.

Hesse, L., Masselter, T.; Leupold, J.; Spengler, N.; Speck, T. and Korvink, J. G. (2016). Magnetic resonance imaging reveals functional anatomy and biomechanics of a living dragon tree. Scientific Reports 6.

Hesse, L.; Leupold, J.; Speck, T. and Masselter, T. (2018). A qualitative analysis of the bud ontogeny of *Dracaena marginata* using high-resolution magnetic resonance imaging. Scientific Reports 8.

Hesse, L.; Bunk, K.; Leupold, J.; Speck, T. and Masselter, T. (2019a). Structural and functional imaging of large and opaque plant specimens. Journal of Experimental Botany 70(14): 3659-3678.

Hesse, L.; Leupold, J.; Poppinga, S.; Wick, M.; Strobel, K.; Masselter, T. and Speck, T. (2019b). Resolving Form-Structure-Function Relationships in Plants with MRI for Biomimetic Transfer. Integrative and Comparative Biology 59(6): 1713-1726.

Herppich, W. B.; Martin, C. E.; Tötze, C.; Manke, I. and Kardjilov, N. (2019). External water transport is more important than vascular transport in the extreme atmospheric epiphyte *Tillandsia usneoides* (Spanish moss).

Holbrook, N. M.; Ahrens, E. T.; Burns, M. J. and Zwieniecki, M. A., (2001). In vivo observation of cavitation and embolism repair using magnetic resonance imaging. Plant Physiology 126(1): 27-31. Plant Cell Environ 42(5): 1645-1656

- Jahnke, S.; Menzel, M. I.; van Dusschoten, D.; Roeb, G. W.; Buhler, J.; Minwuyelet, S.; Blumler, P.; Temperton, V. M.; Hombach, T.; Streun, M.; Beer, S.; Khodaverdi, M.; Ziemons, K.; Coenen, H. H. and Schurr, U. (2009). Combined MRI-PET dissects dynamic changes in plant structures and functions. *Plant Journal* 59(4): 634-644.
- Jelinek, R. (2013). *Biomimetics A Molecular Perspective*, De Gruyter, Berlin, Boston
- Joca, T. A. C.; de Oliveira, D. C.; Zotz, G.; Winkler, U. and Pinheiro Moreira, A. S. F. (2017). The velamen of epiphytic orchids: Variation in structure and correlations with nutrient absorption (vol 230, pg 66, 2017). *Flora* 235: 92-93.
- Jonsson, L. (1981). *A Monograph of the Genus Microcoelia (Orchidaceae)*, Almquist & Wiksell International. Stockholm.
- Kaufmann, I.; Schulze-Till, T.; Schneider, H. U.; Zimmermann, U.; Jakob, P. and Wegner, L. H. (2009). Functional repair of embolized vessels in maize roots after temporal drought stress, as demonstrated by magnetic resonance imaging. *New Phytologist* 184(1): 245-256.
- Kedrovski, H. R. and Sajo, M. D. (2019). What are tilosomes? An update and new perspectives. *Acta Botanica Brasilica* 33(1): 106-115.
- Kirkham, M. B. 2014 *Principles of Soil and Plant Water Relations (Second Edition)*. Academic Press, Boston.
- Kockenberger, W. (2001). Functional imaging of plants by magnetic resonance experiments. *Trends in Plant Science* 6(7): 286-292.
- Kockenberger, W.; De Panfilis, C.; Santoro, D.; Dahiya, P. and Rawsthorne, S. (2004). High resolution NMR microscopy of plants and fungi. *Journal of Microscopy-Oxford* 214: 182-189.
- Kohonen, M. M. and Helland, A. (2009). On the Function of Wall Sculpturing in Xylem Conduits. *Journal of Bionic Engineering* 6(4): 324-329.
- Lohse, D. 2017. Beständige Bläschen. *Physik Journal*. 16: 29-34.
- Lohse, D. and Zhang, X. H. 2015. Surface nanobubbles and nanodroplets. *Reviews of Modern Physics* 87: 981-1035.
- Marshall, J. S. and Palmer, W. M. K. (1948). The Distribution of raindrops with size. *Journal of Meteorology* 5(4): 165-166.
- Moradi, A. B.; Carminati, A.; Vetterlein, D.; Vontobel, P.; Lehmann, E.; Weller, U.; Hopmans, J. W.; Vogel, H. J. and Oswald, S. E. Three-dimensional visualization and quantification of water content in the rhizosphere. *New*

Phytologist 192(3): 653-663.

Moreira - Pinheiro, A. S. F. and Isaias - dos Santos, R. M. (2008). Comparative anatomy of the absorption roots of terrestrial and epiphytic orchids. Brazilian Archives of Biology and Technology 51(1): 83-93.

Moreira, A.; de Lemos, J. P.; Zotz, G.; Isaias, R. M. D. (2009). Anatomy and photosynthetic parameters of roots and leaves of two shade-adapted orchids, *Dichaea cogniauxiana* Shltr. and *Epidendrum secundum* Jacq. Flora 204(8): 604-611.

Morozov, D.; Tal, I.; Pisanty, O.; Shani, E. and Cohen, Y. (2017). Studying microstructure and microstructural changes in plant tissues by advanced diffusion magnetic resonance imaging techniques. Journal of Experimental Botany 68(9): 2245-2257.

Müller, H. R. (1957). Gefriertrocknung als Fixierungsmethode an Pflanzenzellen. Journal of Ultrastructure Research 1(2): 109-137.

Nakanishi, H.; Kiyomiya, S.; Tsukamoto, T.; Tsukada, H.; Uchida, H. and Mori, S. (2002). Water ((H₂O)-O-15) flow in rice is regulated by the concentration of nutrients as monitored by positron multi-probe system (PMPS). Soil Science and Plant Nutrition 48(5): 759-762.

Neales, T. F. and Hew, C. S. (1975). 2 Types of carbon fixation in tropical orchids. Planta 123(3): 303-306.

Oliveira, V. D. and Sajo, M. D. (1999). Root anatomy of nine Orchidaceae species. Brazilian Archives of Biology and Technology 42(4): 405-413.

Popielarska-Konieczna, M.; Bohdanowicz, J. and Starnawska, E. (2010). Extracellular matrix of plant callus tissue visualized by ESEM and SEM. Protoplasma 247(1-2): 121-125.

Porembski, S. and Barthlott, W. (1988). Velamen radicum micromorphology and classification of Ochidaceae. Nordic Journal of Botany 8(2): 117-137.

Pridgeon, A. M.; Stern, W. L. and Benzing, D. H. (1983). Tilosomes in Roots of Orchidaceae: Morphology and Systematic Occurrence. American Journal of Botany 70(9): 1365-1377.

Pridgeon, A.M. (1987), The velamen and exodermis of orchid roots. In: Arditti, J (ed.) Orchid biology: reviews and perspectives. Ithaca, New York: Cornell University Press, p. 139-192.

Pridgeon, A. M.; Cribb, P.J.; Chase, M.W. and Rasmussen, F. (1999). Genera Orchidacearum: Volume 1: Apostasioideae and Cyripedioideae, Oxford University Press. Oxford.

Roth-Nebelsick, A.; Hauber F. and Konrad W. (2017). The Velamen Radicum of

Orchids: A Special Porous Structure for Water Absorption and Gas Exchange. In *Functional Surfaces in Biology III: Diversity of the Physical Phenomena*. S. N. Gorb and E. V. Gorb. (ed.) Springer International Publishing: 107-120.

- Roth-Nebelsick, A.; Thiv, M.; Malkowsky, Y.; Schott, R. and Heyer, A. (2021). Structure and functional anatomy of the gas exchange apparatus of leafless orchids: evidence for a control mechanism? *Botanical Journal of the Linnean Society*. 197(2): 249-262
- Rüggeberg, M.; Speck, T.; Paris, O.; Lapierre, C.; Pollet, B.; Koch, G. and Burgert, I. (2008). Stiffness gradients in vascular bundles of the palm *Washingtonia robusta*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275(1648): 2221-2229.
- Sanford, W. W. and Adanlawo, I. (1973). Velamen and Exodermis characters of West-African epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance. *Botanical Journal of the Linnean Society* 66(4): 307.
- Scheenen, T.; Heemskerk, A.; de Jager, A.; Vergeldt, F. and Van As, H. (2002). Functional imaging of plants: A nuclear magnetic resonance study of a cucumber plant. *Biophysical Journal* 82(1): 481-492.
- Schulze-Till, T.; Kaufmann, I.; Sattelmacher, B.; Jakob, P.; Haase, A.; Guo, S. W.; Zimmermann, U. and Wegner, L. H. (2009). A $(1)H$ NMR study of water flow in *Phaseolus vulgaris* L. roots treated with nitrate or ammonium. *Plant and Soil* 319(1-2): 307-321.
- Sinclair, R. (1983a). Water relations of tropical epiphytes 1. Relationships between stomatal-resistance, relative water-content and the components of water potential. *Journal of Experimental Botany* 34(149): 1652-1663.
- Sinclair, R. (1983b). Water relations of tropical epiphytes 2. Performance during droughting. *Journal of Experimental Botany* 34(149): 1664-1675.
- Sinclair, R. (1984). Water relations of tropical epiphytes 3. Evidence for crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany* 35(150): 1-7.
- Sinclair, R. (1990). *Water relations in Orchids* In: *Orchid biology. Reviews and perspectives*, Portland, Oregon: Timber Press.
- Strasburger, E.; Kadereit, J. W.; Körner, C.; Kost, B.; and Sonnewald, U.; 2002. *Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*. Springer Berlin Heidelberg.
- Teshima, H.; Nishiyama, T. and Takahashi, K. (2017). Nanoscale pinning effect evaluated from deformed nanobubbles. *Journal of Chemical Physics* 146(1). 014708-1- 014708-6

- Tofts, P. S. (2003). PD: Proton Density of Tissue Water. In Quantitative MRI of the Brain, P. Tofts (Ed.)
- Tsinontides, S. C.; Rajniak, P.; Pham, D.; Hunke, W. A.; Placek, J. and Reynolds, S. D. (2004). Freeze drying - principles and practice for successful scale-up to manufacturing. *International Journal of Pharmaceutics* 280(1-2): 1-16.
- Van As, H. (2007). Intact plant MRI for the study of cell water relations, membrane permeability, cell-to-cell and long distance water transport. *Journal of Experimental Botany* 58(4): 743-756.
- Van As, H.; Scheenen, T. and Vergeldt, F. J. (2009). MRI of intact plants. *Photosynthesis Research* 102(2-3): 213-222.
- van Gorcum, M.; Andreotti, B.; Snoeijer, J. H. and Karpitschka, S. (2018). Dynamic Solid Surface Tension Causes Droplet Pinning and Depinning. *Physical Review Letters* 121(20): 208003.
- Villiermaux, E. and Bossa B. (2009). Single-drop fragmentation determines size distribution of raindrops. *Nature Physics* 5(9): 697-702.
- Wanner, G. (2010). *Mikroskopisch-botanisches Praktikum*. Thieme. Stuttgart.
- Weishaupt, D.; Köchli, V. D.; Marincek, B. (2009). *Wie funktioniert MRI?* Springer. Heidelberg.
- Winter, K.; Medina, E.; Garcia, V.; Luisa Mayoral, M.; Muniz, R. (1985). Crassulacean Acid Metabolism in Roots of a Leafless Orchid, *Campylocentrum tyrridion* Garay & Dunsterv. *Journal of Plant Physiology* 118(1): 73-78.
- Wood, H. P. (2006). *The Dendrobiums*. University of California, Gantner.
- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(3): 453-481.
- Zotz, G. and Tyree, M. T. (1996). Water stress in the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata* (G. Meyer) Hoehne. *Oecologia* 107(2): 151-159.
- Zotz, G. and Winkler, U. (2013). Aerial roots of epiphytic orchids: the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. *Oecologia* 171(3): 733-741.

Anhang A Veröffentlichte Artikel

- 1) The Velamen Radicum of Orchids: A Special Porous Structure for Water Absorption and Gas Exchange. In: Gorb S., Gorb E. (eds) Functional Surfaces in Biology III. Biologically-Inspired Systems, vol 10. Springer, Cham. Roth-Nebelsick A., Hauber F., Konrad W. (2017)

Chapter 5

The Velamen Radicum of Orchids: A Special Porous Structure for Water Absorption and Gas Exchange



Anita Roth-Nebelsick, Frank Hauber, and Wilfried Konrad

Abstract Aerial roots of epiphytic orchids cannot absorb water from the soil but supply the plant by collecting atmospheric water together with dissolved nutrients. A special outer tissue layer, the velamen radicum (VR), consisting of dead cells, is crucial for water interception and absorption. In this contribution, the VR is explored as an intricate porous material whose surface and structure is evolutionarily fine-tuned for water capture and absorption. After wetting, the VR is usually completely drained after less than two hours, as demonstrated by MRI (Magnetic Resonance Imaging). Furthermore, the MRI results indicate that the VR is drained homogeneously in such a way that no isolated water-filled parts occur. Interspecific differences in drainage time can be explained at least partially by differences in thickness and structure of the considered taxa: dehydration time of an aerial root increases with increasing thickness of the VR. Drainage behavior is, however, not completely dependent on thickness alone. Also porosity of the VR walls and the size of the single pores are of relevance. Aerial roots of leafless orchids are particularly astounding, because they conduct two tasks, water absorption and photosynthesis and show a very thin VR. Here, the exodermis, situated underneath the VR, probably contracts during dehydration, thereby restricting evaporation. The variability of external layers of aerial roots, VR and exodermis, very likely played a major role during the successful radiation of epiphytic orchids into various niches and habitats, and many functional features and special adaptations are still not well understood or are even undetected.

A. Roth-Nebelsick (✉)
State Museum of Natural History, Stuttgart, Germany
e-mail: anita.rothnefelsick@smns-bw.de

F. Hauber · W. Konrad
Department of Geosciences, University of Tübingen, Tübingen, Germany
e-mail: wilfried.konrad@uni-tuebingen.de

© Springer International Publishing AG, part of Springer Nature 2017
S. N. Gorb, E. V. Gorb (eds.), *Functional Surfaces in Biology III*,
Biologically-Inspired Systems 10, https://doi.org/10.1007/978-3-319-74144-4_5

107

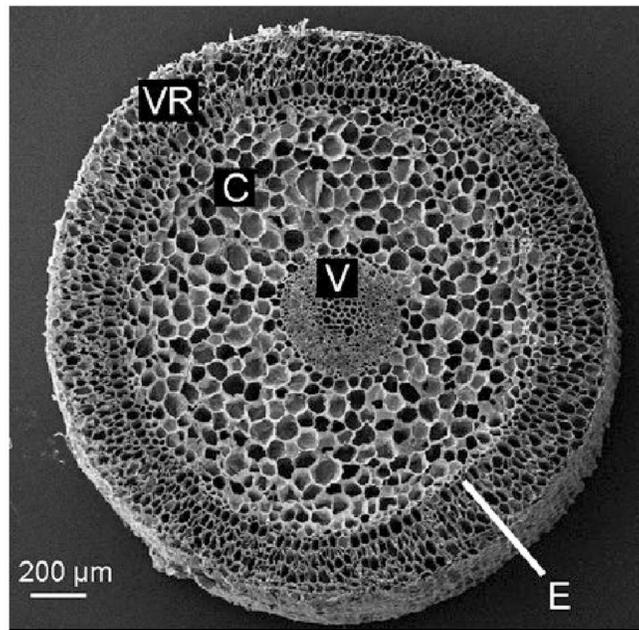
5.1 The Velamen Radicum

Many tropical orchids do not grow in soil but live as epiphytes on trees or bushes, with their roots attached to the bark or hanging freely in the air. These “aerial roots” can therefore not absorb water from the ground but are nonetheless responsible for water supply. In fact, aerial roots of epiphytic orchids are able to collect atmospheric water (rain, fog, mist, dew), together with dissolved nutrients (Barthlott and Capesius 1975; Benzing et al. 1983; Zotz and Winkler 2013). A special outer layer, the velamen radicum (VR), is crucial for the ability of aerial roots to procure water from the atmosphere (Fig. 5.1). The velamen radicum consists of dead cells and serves as an absorptive sheath from which the water is conducted into the living cortex.

Since the VR is composed of cell walls, which are the only structures left from the dead cells making up this layer, it is a “passive” tissue, meaning that no metabolic activities can be involved in its functional tasks. Despite its vital importance for water interception, functional details of the VR with respect to water absorption and conduction attracted not much scientific attention (Zotz and Winkler 2013). In fact, it was even suggested that the ability of the VR to absorb water would be quite limited (Dycus and Knudson 1957).

Orchids which rely on aerial roots as source of water supply occur in a wide variety of habitats, from shady and moist environments, such as the lower strata of rainforests, to exposed positions on rocks or woody plant stems in open and sunny environments. Under these different conditions, type and frequency of procurable atmospheric humidity differs greatly. Particularly in open environments with high potential evaporation, the occurrence of orchids with aerial roots appears to be astounding, because roots cannot regulate the gas permeability of their surface, as

Fig. 5.1 SEM (Scanning Electron Microscopy) picture showing a cross-section of an aerial root of *Dendrobium nobile*. The letters indicate the principal tissues of the aerial root: *E* Exodermis, *C* Cortex, *V* Vascular cylinder, *VR* Velamen radicum



leaves are able to do. Additionally, in various groups leafless species have evolved all over the globe which entirely rely on aerial roots both for water and nutrient absorption as well as for photosynthesis – a unique role for roots.

Given the high selective pressure that acts on aerial roots with respect to their ability to water supply, it is to be expected that the structure of the “passive” velamen radicum is highly adapted in the various epiphytic orchid species to provide adequate water procurements. In this contribution, the velamen radicum will be explored as an intricate porous material whose surface and structure is evolutionarily fine-tuned for water capture and absorption.

5.2 The Structure of the Velamen Radicum

Aerial roots usually show an axisymmetric structure, with the VR as outermost layer, followed by the exodermis, cortex and the vascular cylinder (Fig. 5.1) (all SEM samples were prepared by critical point drying). The VR consists of one to several layers of dead cells from which only the cell walls remained (Fig. 5.2). The cells can be elongated, oriented parallel to the long axis of the root, or inclined. The VR cell walls are distinctly perforated, rendering the VR a basket-like appearance. The structure of the VR cells and their orientation are species-specific (Fig. 5.2). In

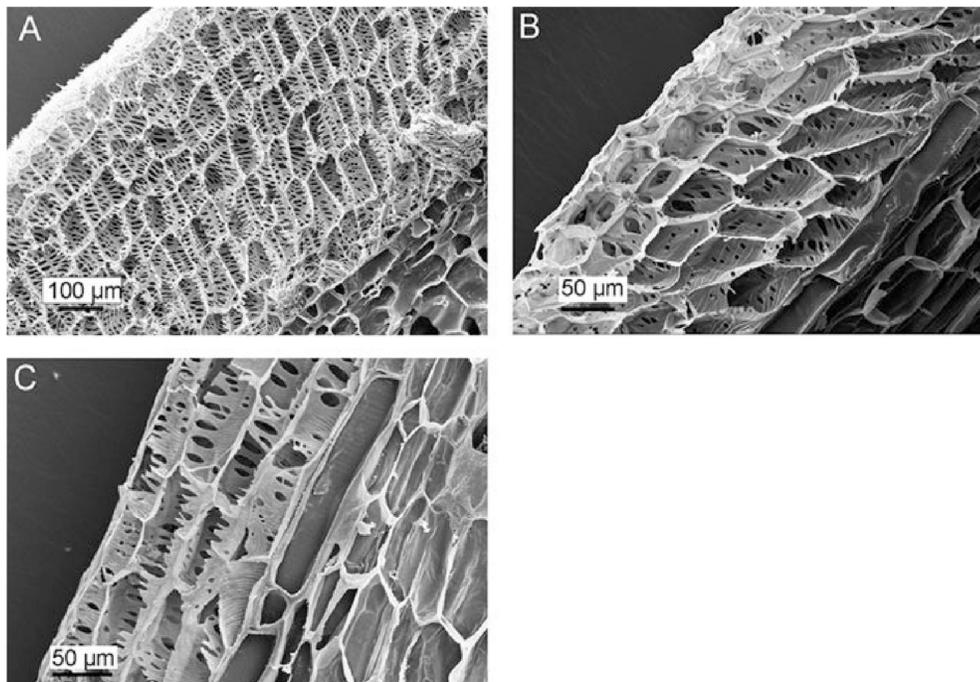


Fig. 5.2 SEM images of longitudinal sections of aerial roots, showing the VR. (a) *Dendrobium densiflorum*. (b) *D. nobile*. (c) *Epidendrum secundum*

Fig. 5.3 Aerial roots of *Microcoelia exilis*, in the dry state (upper picture) and after wetting (lower picture). The arrows indicate unwettable patches within the VR, termed as pneumathodes.



some species, the uppermost layer of the VR has a special structure, and is then termed as epivelamen.

In the dry state, aerial roots have a whitish-silvery appearance, due to total reflexion caused by air filling the VR cells (Fig. 5.3). Upon wetting and subsequent absorption of water into the VR, aerial roots of orchids turn green, revealing the existence of chloroplasts inside the living cortex cells (Fig. 5.3). All green aerial roots of orchids are capable of photosynthesis, but their assimilation rate is usually low and the roots are still dependent on the assimilating leaves for their sustenance (Goh et al. 1983), with the exception of leafless orchids whose aerial roots supply the plant not only with water but also with assimilates and which will be considered in the next section.

In contrast, special cells within the underlying layer, the exodermis, which conduct the water from the VR into the cortex, are vital, and various studies focus on their physiological functions that are probably essential for passing on water and nutrients.

In many groups, algae can be found in the VR which might represent – at least partially – symbiotic partners (Fig. 5.4) (Sanford and Adanlawo 1973; Carlswald et al. 2006a).

How fast is water drawn from the VR into the cortex, and in which way does the water flow? Figure 5.5 shows an exemplary MRI sequence (Magnetic Resonance Imaging, Siemens, 1.5T Magnetom Vision). Two aerial roots were scanned before and after wetting, and during the process of VR dehydration. One root was scanned at the middle region and the other one closer to the apex. The latter shows a brighter picture, indicating a somewhat higher water content. Upon wetting, the roots appear to become much wider because VR is visible on the MRI images after water absorption (Fig. 5.5). This process occurs rapidly. On later images, the diameter of the roots appears to decrease again, indicating the gradual dehydration of the VR. Rapid

Fig. 5.4 A VR cell of an aerial root of *Microcoelia exilis* showing unicellular green algae in its interior

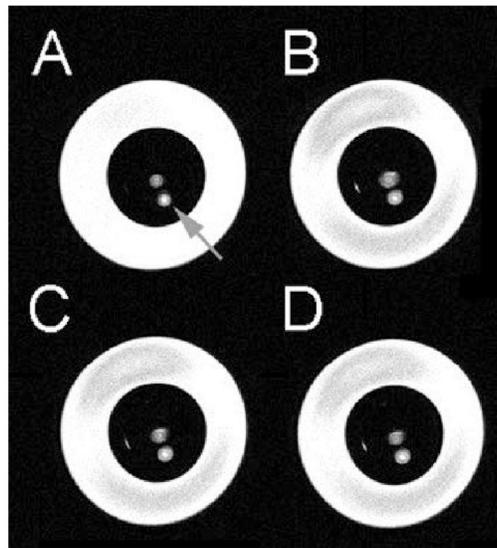
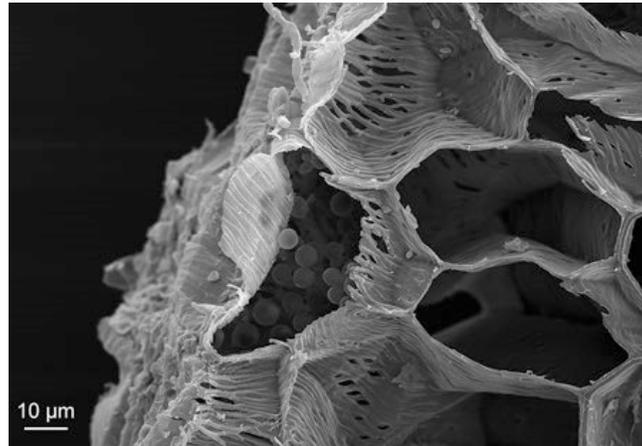


Fig. 5.5 MRI images of two aerial roots of *Dendrobium nobile* during water absorption. The two smaller circular objects in the centre are the aerial roots, showing a diameter of about 2 mm. One root is scanned closer to the apex (grey arrow in **a**), the other one within the middle region. Brightness increases with increasing water content. For imaging, 20 layers with a pixel size of 0.1×0.1 mm and a thickness of 0.5 mm were scanned. (**a**) Before wetting, (**b**) 30 min after wetting, (**c**) 60 min after wetting, (**d**) 120 min after wetting

water absorption of the VR was also demonstrated gravimetrically by Zotz and Winkler (2013), while water loss from the VR took much longer times.

Water loss from the VR can be either due to evaporation or conduction into the cortex. In the MRI images, particularly the diameter of that root which appeared to show a lower water content decreases, indicating water uptake by the cortex (Fig. 5.5). This interpretation is also supported by the circumstance that the centre of the originally less hydrated root becomes brighter when the visible part of the VR starts to shrink (Fig. 5.5).

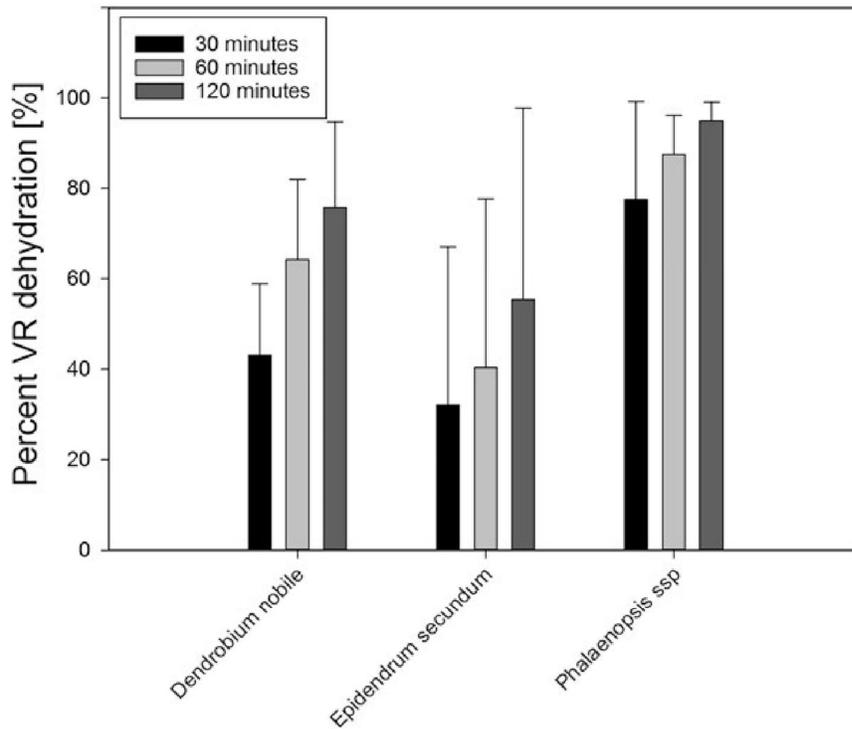


Fig. 5.6 Dehydration dynamics of the aerial roots of three different species, determined by image analysis of MRI images. The columns represent mean values, and the whiskers within the columns indicate standard deviation

Table 5.1 Thickness of the VR and number of VR cell layers of the taxa for which MRI imaging studies of the VR drainage process were conducted

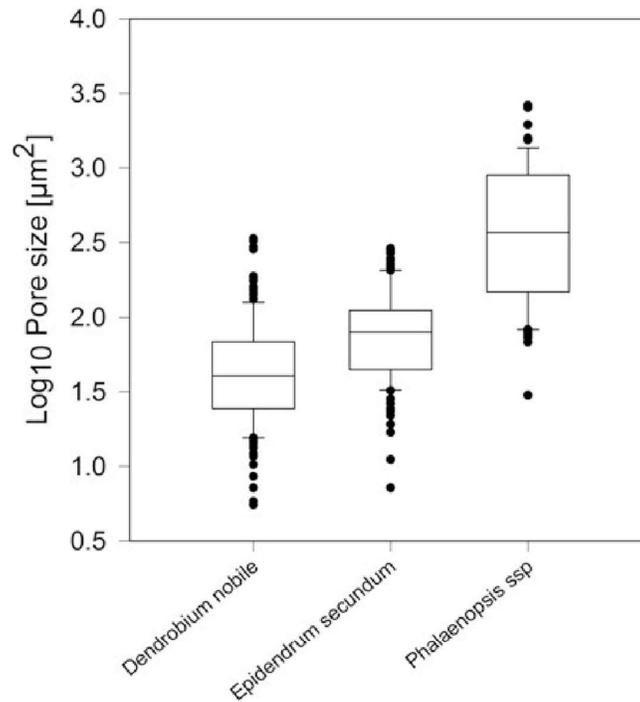
Species	VR thickness [μm]	Number of cell layers
<i>Dendrobium nobile</i>	245	5
<i>Epidendrum secundum</i>	192	4
<i>Phalaenopsis ssp.</i>	72	2

After less than 2 h, the VR is usually completely drained in all considered species (Fig. 5.6). As indicated by the MRI images, the VR is drained homogeneously in such a way that no isolated water-filled parts occur.

Data obtained by image analysis of MRI series indicate substantial differences between aerial roots of different species which can be explained at least partially by the structure of the VR. The differences in the drainage times are due to differences in thickness and structure of the considered taxa (Table 5.1).

An aerial root with a shallow VR dehydrates rapidly, as was already shown experimentally (Zotz and Winkler 2013) and in agreement with results showing positive correlation between VR thickness and dry habitat (Sanford and Adanlawo 1973). There can be, however, considerable differences between aerial roots showing thicker VR, and the drainage time is not completely dependent on the thickness

Fig. 5.7 Size of pores within the cell walls of the VR of various orchid species. Because the pores are not circular, their size is shown as area, and plotted as \log_{10} . The data are shown as box plots spanning the 50% interquartile, with the horizontal line representing the median value, the whiskers the highest and lowest value. Single outliers are drawn as dots



alone. When placed upon aerial roots of the three taxa, drops with a volume of about 9 μl are absorbed faster by *D. nobile* than by *E. secundum*, despite the latter showing a somewhat thicker VR (Fig. 5.6). The VR of *D. nobile* and *E. secundum* differ with respect to the porosity of their cell walls (Fig. 5.7). In *E. secundum*, the VR walls show larger pores, leading to a higher permeability and therefore to a lower drainage time, while *Phalaenopsis ssp.* not only shows a thinner VR but also the largest pores in the VR walls (Fig. 5.7).

5.3 The Special Case of Leafless Orchids

In leafless epiphytic orchids, aerial roots represent the only autotrophic parts of the plants, and have therefore to be fully functional with respect to both photosynthesis and water procurement (Fig. 5.8) (Benzing et al. 1983; Carlswald et al. 2006b). Particularly aerial roots of leafless orchids are astounding plant organs, because they are able to fully conduct two tasks, water absorption and photosynthesis which are partially in conflict with each other and are therefore usually assigned to separate plant organs: roots (water and nutrient absorption) and leaves (photosynthesis). Because photosynthesis requires gas exchange with the air to let CO_2 diffuse into the leaf interior, leaves are generally equipped with a cuticle (a wax layer showing a low permeability) and stomata (micropores which can be opened and closed). Both structures allow for a controlled gas exchange.

Fig. 5.8 *Microcoelia exilis*, a leafless orchid



Cuticle and stomata are also absent from aerial roots of leafless orchids, making their ability to serve both as water-absorbing and assimilating organ particularly remarkable. This concerns not only the ability to avoid dehydration of the cuticleless aerial root, but to reconcile gas exchange and water absorption, because a moist VR hampers diffusion of CO_2 into the root interior. In fact, the ability of aerial roots of leafless orchids to conduct sufficient photosynthesis as well as to serve as water-absorbing organ has puzzled researchers for quite a long time (Haberlandt 1914; Jonsson 1981).

In leafless orchids, adaptations to reconcile the conflicting tasks of photosynthesis and water absorption should therefore be particularly promoted. At this point, a special type of photosynthetic pathway should be mentioned which is utilized also by aerial orchid roots: Crassulacean Acid Metabolism, or CAM photosynthesis. CAM is characterized by nocturnal uptake of CO_2 and its storage into malic acid, conducted by the PEP carboxylase using hydrocarbonate as substrate. The CO_2 , which is stored in this way during the night, is released the following day by deacidification, and subsequently fixed by Rubisco.

Leaves of CAM plants usually show a diurnal course of gas permeability, their stomata are open during the night, and close after dawn. The advantage of this process is that gas exchange occurs during conditions which provide usually a much lower humidity gradient between atmosphere and plant interior, due to the higher nocturnal air humidity. A plant utilizing CAM loses less water vapor during CO_2 uptake, and, consequently, CAM is characteristic for plants living under drier conditions. The Crassulaceae, the plant group after which this special photosynthesis type was named, are typical inhabitants of dry and hot places, often with poor or shallow substrate. CAM, however, comes at a price since the pre-fixation process needs metabolic energy, and so CAM is only economic when water supply is limited.

In the following we will focus on *M. exilis* as a representative of leafless orchids. *M. exilis* can be found in different habitats in tropical South East Africa including Madagascar, mostly in riverine forests and woodland (Fig. 5.8). There it is usually located on smaller branches of understory trees and bushes at partially exposed

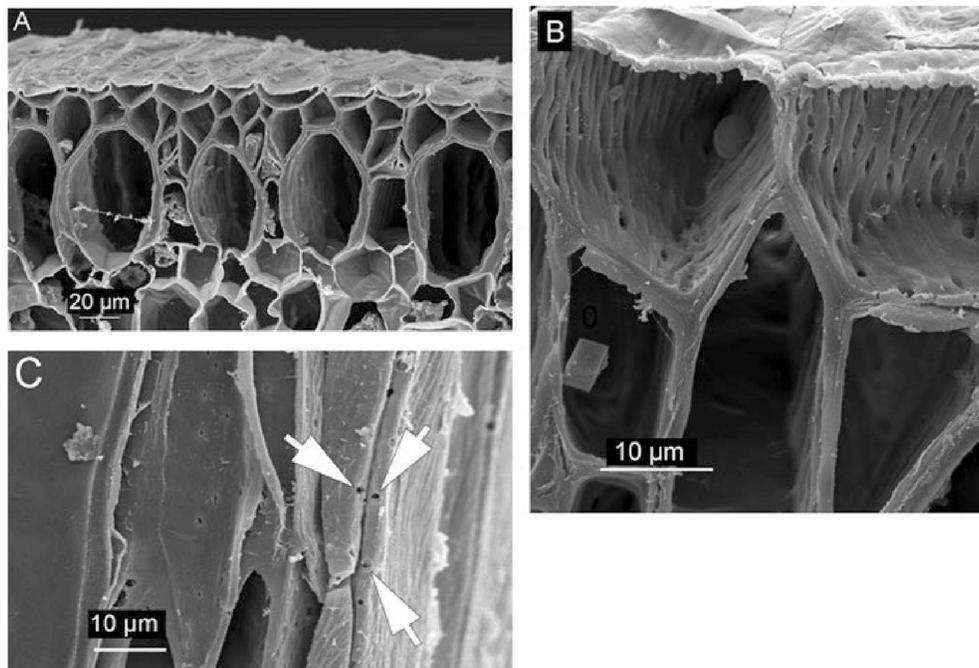


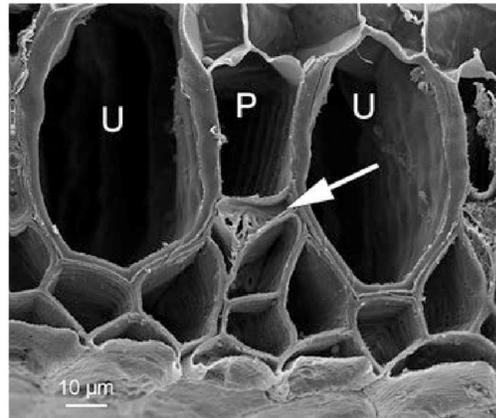
Fig. 5.9 SEM images showing the VR of *M. exilis*. (a) Cross-section, with the uppermost layer forming an epivelamen. (b) Detail of two epivelamen cells, showing pores in their lateral walls. (c) Longitudinal section through the VR, showing small pores (arrows)

positions (Jonsson 1981), being thus exposed to quite dry air and various insolation conditions during the day.

A cross-section of the aerial roots of *M. exilis* reveals a very thin VR of the Vanda type (Porembski and Barthlott 1998; Carlswald et al. 2006a), consisting of only 2–3 cell layers, with an epivelamen as the uppermost layer (Fig. 5.9a). Additionally, the VR cells are quite narrow, and the total thickness of the VR amounts to about 20–30 μm. The shallowness of the VR is astounding, considering the typical habitats of *M. exilis*, and the circumstance that various data indicate evaporative water loss from the VR to decrease with increasing VR thickness (Benzing et al. 1983; Zotz and Winkler 2013). So how do the aerial roots of *M. exilis* maintain their hydrated state and reconcile water absorption and photosynthesis?

Inspection of the surface of the VR reveals that the outer epivelamen wall is quite thin, with the internal side showing a finely fibrillar structure (Fig. 5.9b). The lateral walls of the VR show quite small pores (Fig. 5.9a, b). Pores at the surface edges of lateral walls are partially visible in top view or in longitudinal sections (Fig. 5.9c). In *M. exilis*, the cell walls are thus much less perforated than in aerial roots of leaf-bearing orchids, probably to reduce gas permeability of the thin VR. The shallowness of the VR, which appears at first sight to be problematic for an aerial root with respect to water conservation, represents very likely an adaptation to prevent the development of a thick water-filled layer, and to minimize the distance between atmosphere and assimilating cortex cells.

Fig. 5.10 SEM image showing details from the exodermis of the aerial root of *M. exilis*. *P* Passage cell, *U* U-cells. Arrow shows cover cell between the passage cell and the VR



The storage capacity of the VR is, however, small and humidity has to be absorbed as fast as possible by the passage cells. Water absorption occurs in fact quite rapidly, and the VR becomes dry again after less than 10 min of complete wetting or earlier, indicated by regaining total reflexion. Furthermore, the pneumathode areas are quite dense and spacious, maintaining unrestricted gas exchange under humid conditions (Fig. 5.3). It was shown by Jonsson (1981) that the unwettability of the pneumathode areas is due to membranes closing the pores in the walls of the epivelamen cells.

The exodermis cells are thickened and impermeable to water, and the transfer of water into the cortex is performed by living passage cells, as in other orchids (Fig. 5.10). These cells are connected to the VR via specially structured cells, the cover cells (Fig. 5.10, arrow). Above the passage cells, VR cells become smaller and more angular, showing a graded structure towards the water-absorbing spots. This structure very likely supports rapid and continuous absorption of water and nutrients by forming a wick-like passage conducting water towards the passage cells.

All in all, the VR structure of *M. exilis* appears to be designed in such a way as to reconcile rapid absorption of humidity with reducing risk of evaporation and therefore water loss from the VR. Is this, however, sufficient to compensate for the shallow VR? The VR and the underlying exodermis are functionally coupled, not only with regard to the passage cells which are specialized exodermis cells. The main cell type, making up most of the exodermis, is dead in its functional state. This cell type shows a conspicuous structure, with the outer (= facing the VR) and lateral cell walls massively thickened (Figs. 5.10 and 5.11). According to this structure, these cells are termed “U-cells” (Carlswald et al. 2006a). The inner (= facing the cortex proper) edges of the thickened lateral cell walls which are attached to the outer cortex cells form conspicuous angular contact zones (Fig. 5.11b, arrow), providing obviously a tight and rigid fixation mechanism. The U-cells and the cortex are mechanically coupled. The inner cell wall of the U-cells is unthickened and can therefore bend and possibly stretch (Figs. 5.10 and 5.11).

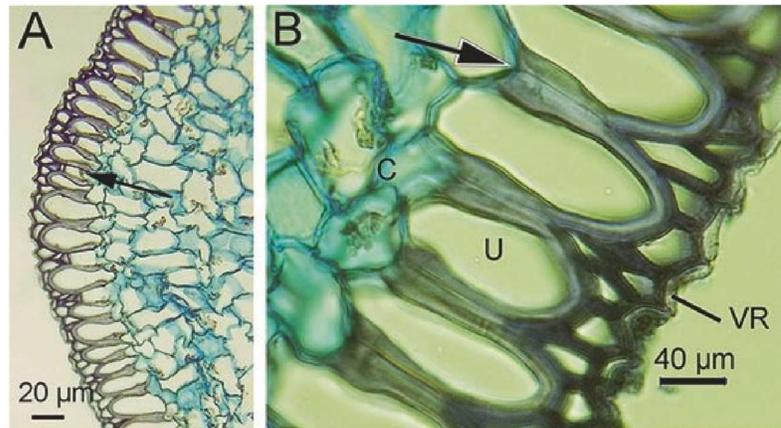


Fig. 5.11 Light microscope images showing details from the peripheral region of cross-sections of the aerial roots of *M. exilis*. (a) Exodermis, showing U-cells which make up the majority of this layer, and a passage cell (arrow) seated within. (b) A magnification showing U-cells (U) and their thickened cell walls (lateral walls and the bow-shaped wall facing the VR). The thickened lateral walls are tightly connected to the cortex cells (arrow)

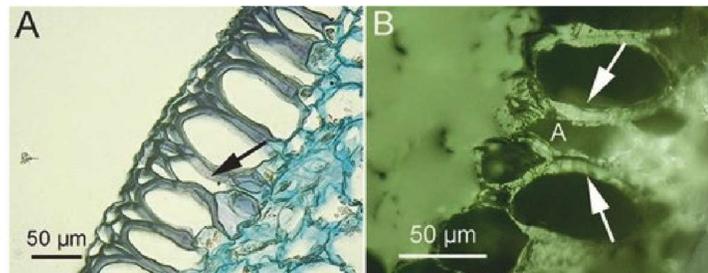


Fig. 5.12 Light microscope images, showing aeration cells within the exodermis of *M. exilis*. (a) Direct light image. The aeration cell is indicated by the black arrow, seated between two U-cells. The walls of the aeration cells are not thickened, and the lateral walls of the neighbouring U-cells are bulging into the aeration cell. (b) Incident light image, showing a surface view onto a freshly aerial root of *M. exilis*. The aeration cell is marked by "A". White arrows indicate the walls of U-cells which are adjacent to the aeration cell

Besides the passage cells, the exodermis comprises another special exodermis cell type, located underneath the pneumathode areas (Fig. 5.12). These cells are also dead in the functional state, and will be termed as “aeration cells” in the following, because they very probably conduct air (Haberlandt 1914; Benzing et al. 1983; Carlsward et al. 2006a).

In cross-sections, aeration cells appear as bottle-shaped elements inserted between U-cells, with the “bottleneck” oriented towards the cortex proper (Fig. 5.12). The thickened lateral walls of the adjacent U-cells appear to be bow-shaped and bulging into the lumen of the aeration cells. The special structure of the U-cells may allow for transferring a deformation of the cortex, caused by hydration and dehydration, to the exodermis. Upon dehydration, the cortex will lose volume,

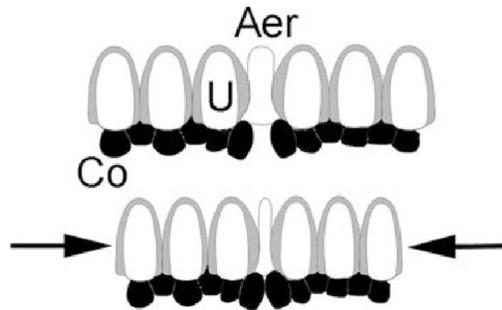


Fig. 5.13 Schematic drawing of the putative closing mechanism of the aeration cell (Aer). When the cortex cells (Co) shrink due to water loss, the exodermis will contract since the U-cells (U) are tightly connected to one another and to the cortex. This contraction pinches together the lateral walls of the aeration cell. Furthermore, intercellular spaces below the aeration cell will shrink because the cortex cells will come closer to each other

and the exodermis will contract. As already suggested by Benzing et al. (1983), a shrinking cortex may trigger a mechanism which closes the aeration cell. When the exodermis contracts, the adjacent lateral U-cell walls will come closer to each other, thereby closing the “bottleneck” of the aeration cells by pinching it together (Fig. 5.13). In this way, the permeability of the gas-conducting pathway will be reduced. The aerial roots of *M. exilis* may therefore be equipped with a simple but effective gas permeability control system which differs completely from the stomatal system of leaves.

5.4 Final Remarks

The strong selective pressure acting upon the aerial roots of orchids has led to the evolution of surfaces with impressing functional structures and strategies for water absorption, conservation and gas exchange. The VR and the underlying exodermis together form a surface unit with a high constructional diversity. Since the cells of the VR are dead in the functional state, as well as most cell types of the exodermis, with the exception of the passage cells, the working mechanisms run without the activities of living cells, solely based on processes such as capillarity within a graded porous structure (the VR) which promotes rapid water absorption but decreasing evaporation, and dehydration-triggered deformations.

Considering the wide differences in habitat conditions of epiphytic orchids and their structural variety, it is probable that various novel functional principles are still undetected. This concerns also quite “straightforward” and basic processes, such as the processes of water interception and water absorption. Are there VR types which are particularly fine-tuned to absorb different kinds of atmospheric water (dew, rain, mist)? What exactly is the functional background of the different porosity structures

and angular cell wall arrangements which can be found in the VR? The VR and the exodermis as external layers which regulate and mediate the contact of the aerial root to its surroundings and simultaneously protect it from harmful influences, have, however, to fulfil multiple tasks, such as protection against UV, pathogens and also mechanical abrasion (Chomicki et al. 2014). It is quite probable that the external layers of their aerial roots, VR and exodermis, with their variability and adaptability, played a major role during the successful radiation into various niches and habitats of epiphytic orchids, and many functional features and special adaptations of the VR and the exodermis are still not well understood or even undetected.

Acknowledgements We thank Andreas Franzke, Simone Elfner and Anette Mülbaier, Botanical Garden of the University of Heidelberg, Brigitte Fiebig, Oliver König and Andreas Binder (Botanical Garden of the University of Tübingen), and Oliver Zimmer, Bernd Uhlmann and Björn Schäfer, (Botanical Garden at the Wilhelma, Stuttgart) for providing study plants and for helpful advice in handling them. Furthermore, we thank Oliver Zimmer, Bernd Uhlmann and Björn Schäfer for drawing our attention to leafless orchids and Mike Thiv (State Museum of Natural History, Stuttgart) for stimulating discussions. The excellent assistance of Karin Wolf-Schwenninger (State Museum of Natural History) and Hartmut Schulz (University of Tübingen) with the SEM (equipment at the State Museum of Natural History and at the University of Tübingen) is gratefully acknowledged. We furthermore thank Prof. Fritz Schick (Faculty of Medicine of the University of Tübingen, Department of Radiology) for allowing us to use the MRI equipment.

References

- Barthlott, W., & Capesius, I. (1975). Mikromorphologische und funktionelle Untersuchungen am Velamen radicum der Orchideen. *Berichte Deutsche Botanische Gesellschaft*, 88, 379–390.
- Benzing, D. H., Friedman, W. E., Peterson, G., & Renfrow, A. (1983). Shootlessness, velamentous roots, and the pre-eminence of Orchidaceae in the epiphytic biotope. *American Journal of Botany*, 70, 121–133.
- Carlswald, B. S., Stern, W. L., & Bytebier, B. (2006a). Comparative vegetative anatomy and systematics of the angraecoids (Vandaeae, Orchidaceae) with an emphasis on the leafless habit. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 165–218.
- Carlswald, B. S., Whitten, W. M., Williams, N. H., & Bytebier, B. (2006b). Molecular phylogenetics of Vandaeae (Orchidaceae) and the evolution of leaflessness. *American Journal of Botany*, 93, 770–786.
- Chomicki, G., Bidel, L. P. R., Ming, F., Coiro, M., Zhang, X., Wang, Y., Baissac, Y., Jay-Allemand, C., & Renner, S. S. (2014). The velamen protects photosynthetic orchid roots against UV-B damage, and a large dated phylogeny implies multiple gains and losses of this function during the Cenozoic. *The New Phytologist*, 205, 1330–1341.
- Dycus, A. M., & Knudson, L. (1957). The role of the velamen of the aerial roots of orchids. *Botanical Gazette*, 119, 78–87.
- Goh, C. J., Arditti, J., & Avadhani, P. N. (1983). Carbon fixation in orchid aerial roots. *The New Phytologist*, 95, 367–374.
- Haberlandt, G. F. J. (1914). *Physiological plant anatomy*. London: McMillan.
- Jonsson, L. (1981). *A monograph of the genus Microcoelia (Orchidaceae), Symbolae Botanicae Upsalienses XXII (4)*. Stockholm: Almqvist & Wiksell International.
- 120
- Porembski, S., & Barthlott, W. (1998). Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. *Nordic Journal of Botany*, 8, 117–137.
- Sanford, W. W., & Adanlawo, I. (1973). Velamen and exodermis characters of West African epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 66, 307–321.
- Zotz, G., & Winkler, U. (2013). Aerial roots of epiphytic orchids: The velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. *Oecologia*, 171, 733–741.

- 2) Aerial roots of orchids: the velamen radicum as a porous material for efficient imbibition of water. *Appl. Phys. A* 126, 885 Hauber, F., Konrad, W. & Roth-Nebelsick, A. (2020)

Applied Physics A (2020) 126:885
https://doi.org/10.1007/s00339-020-04047-7

Applied Physics A
Materials Science & Processing

T.C. BIOLOGICAL AND BIOMIMETIC MATERIALS



Aerial roots of orchids: the velamen radicum as a porous material for efficient imbibition of water

Frank Hauber¹ · Wilfried Konrad^{1,2} · Anita Roth-Nebelsick³

Received: 27 June 2020 / Accepted: 1 October 2020
© The Author(s) 2020

Abstract

Aerial roots of orchids are able to absorb atmospheric water (e.g. rain, mist, dew) and to conduct it to the root interior. The water is absorbed by imbibition into a biological porous material, the velamen radicum, which envelops the aerial root and comprises one or two to several layers. The velamen radicum consists of walls of dead cells and shows an intricate structure. In this contribution, the imbibition process was studied in more detail using mathematical principles and by experimental observation of eight orchid species. The process of absorption can be subdivided into two stages. The initial stage is the attachment of a drop to the rough surface. The drop is then imbibed into the layers of the velamen radicum. During imbibition, the contact angle decreases, because the drop remains firmly pinned to the surface. Imbibition times vary widely, due to differences in the porous structure of the considered species. It could, however, be demonstrated that a detailed theoretical study of imbibition for this complex biological material is possible using structural parameters obtained from microscope images. A third aspect which was considered was evaporation out of the velamen radicum. Also here, observations were consistent with modeling results. The velamen radicum, and other tissues involved in water absorption by aerial roots of orchids, represents an intriguing biological material for studying imbibition and flow in porous materials and has probably a high potential for discovering technically interesting features.

Keywords Imbibition · Contact angle · Porous material · Porous surface · Evaporation · Aerial root · Velamen radicum

1 Aerial roots—structure and functions

This contribution deals with an intricate and multifunctional porous material that has essential and vital functions in certain plants. The investigated biological material is in fact a quite common sight: it envelops the thick and fleshy roots of orchids which are also popular as houseplants. Like in “normal” roots, these orchid roots absorb water but in a remarkable way, by imbibition into a complex multilayered porous tissue. Wetting of and imbibition by porous materials is of considerable interest with respect to many technical applications, such as inkjet printing, dying and impregnation of textiles and other porous materials, penetration of water into building materials, and many more [1, 2]. To understand the fascinating properties of this porous envelope which is termed “velamen radicum”, it is necessary to first (and briefly) describe the underlying biology before considering the physical basis of its functionality.

Plants require—as all living organisms—a sufficient water supply to maintain vital functions. Usually, plants are supplied with soil water absorbed by their root system which

Electronic supplementary material The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s00339-020-04047-7>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Wilfried Konrad
wilfried.konrad@uni-tuebingen.de
Frank Hauber
f.hauber@student.uni-tuebingen.de
Anita Roth-Nebelsick
anita.rothnebelsick@smms-bw.de

¹ Department of Geosciences, University of Tübingen, Hölderlinstrasse 12, 72074 Tübingen, Germany

² Institute of Biology, Technical University of Dresden, Zellescher Weg 20b, 01217 Dresden, Germany

³ State Museum of Natural History Stuttgart, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Germany

Published online: 22 October 2020

Springer

also provides anchorage and contributes to mechanical stabilization. There is, however, a special ecological niche which is not compatible with soil water uptake: epiphytism which means that plants live on other plants [3]. Plants colonizing other plants are termed epiphytes. There is a high diversity of epiphytes, including mosses, ferns, and also “higher” plants, such as various orchids and Bromeliaceae (the pineapple belongs to this group). Living as an epiphyte on trees has the strong advantage of being high up in the canopy and therefore close to or within a well-illuminated region, far away from the shady ground of a forest, without the need to invest in expensive stabilizing tissues which are required to build tree trunks. There is, however, a major problem: usually, there is no contact to the soil and therefore no supply with soil water. Rather, epiphytes have to take up water directly from the atmosphere, in the form of rain, mist, fog, and also dew. The specific ecological niche of epiphytes instigated the evolution of a large number of special tissues and strategies to handle these different kinds of atmospheric water.

Epiphytic orchids are equipped with roots which have no contact to the soil, but hang more or less freely in the air. These special roots, termed aerial roots, are capable of absorbing moisture from the air. Aerial roots of orchids show distinct outer layers which separate the living root cells, mostly belonging to the cortex, from the air. The basic structure of an aerial root is shown in Fig. 1. Cortex (root ground tissue), central vascular bundle (long-distance transport of water and nutrients), and the endodermis (controlling flow of water and nutrients between cortex and vascular bundle) are also present in “normal” roots. The outer layer, termed velamen radicum which covers the exodermis, is, however, characteristic for aerial roots of orchids (but is also present

in the Araceae group—as, for example, in the popular houseplant *Monstera deliciosa*). The velamen radicum encloses the root completely and consists mostly of several layers of dead cells (in some orchids, there are only one or two layers of velamen radicum cells). In the following, we will focus on the velamen radicum as a special biological porous material.

2 The velamen radicum—combining efficient imbibition with reduced evaporation

The velamen radicum has an intricate structure (Fig. 2). Since the living content of the velamen radicum cells is no longer present, the cells consist of their cell walls only which are perforated in a quite complex and species-specific manner. The velamen radicum therefore represents a highly porous medium with porosity on different levels: the larger voids occupying the cell interior and the smaller pores perforating the cell walls. Shape, length, and arrangement of the velamen cells add more spatial characteristics to the entire porous structure. As is quite obvious from Fig. 3, the velamen radicum is an anisotropic porous material. It is able to soak up atmospheric water (together with dissolved nutrients) which is then available for absorption into the living cortex [3–5]. In the dry state, the velamen radicum shows a whitish-silvery appearance, due to total reflexion caused by air filling the dead cells. Upon wetting, aerial roots of orchids usually become green, revealing the existence of chloroplasts inside the living cortex cells.

The water filling the velamen radicum is, however, not directly conducted into the cortex. Another layer, the exodermis, separates velamen radicum and cortex (Fig. 1). The

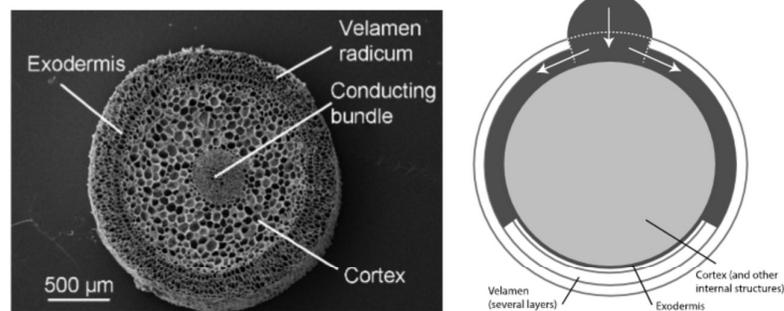


Fig. 1 Left: Basic structure of an aerial root. Scanning electron microscope (SEM) picture showing a cross section through an aerial root of *Dendrobium nobile*. Right: Three stages of water capture by the velamen radicum. (i) A droplet attaches to the velamen surface,

(ii) occupying a certain area of the velamen (indicated by the dashed white lines). (iii) The water is imbibed into the layers of the velamen. White arrows indicate the flow direction of liquid water

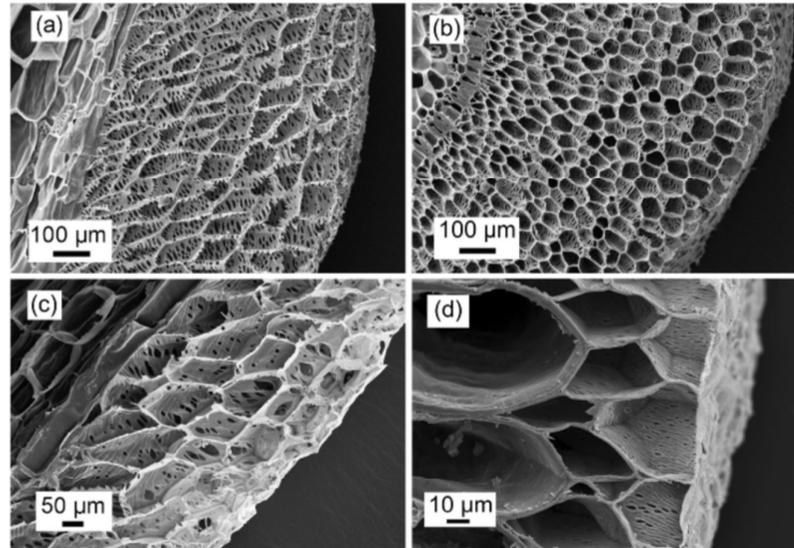


Fig. 2 SEM images of sections through aerial roots of different species, showing the velamen radicum. **a** *Dendrobium densiflorum*, longitudinal section. **b** *Dendrobium nobile*, cross section. **c** *Dendrobium nobile*, longitudinal section. **d** *Microcoelia exilis*, cross section

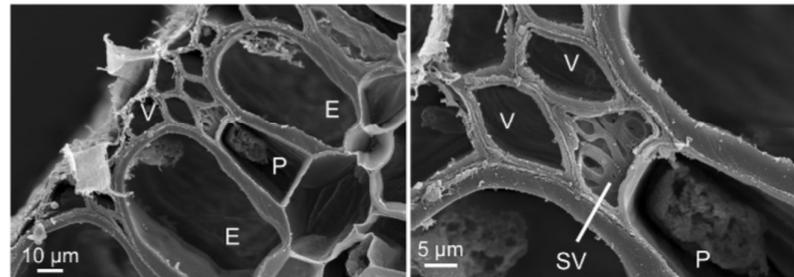


Fig. 3 SEM images of a passage cell of *Microcoelia exilis*, in cross section. Left: Passage cell (P) between exodermis cells (E) and topped by cells of the velamen radicum (V). Right: Special cell (SV) of the velamen radicum adjacent to a passage cell

exodermis consists mostly of dead cells whose cell walls are partially impregnated with water-repellent substances on the outside (directed to the exterior) and the walls between cells. The exodermis therefore isolates the cortex from the exterior and also from the velamen radicum. But how then can water be conducted into the cortex?

The exodermis does not consist of dead cells only but contains special passage cells which are the interface

between the water reservoir inside the velamen radicum and the living cortex cells (Fig. 3). Water uptake is controlled by the living content of the passage cells and represents a physiological process. There is, however, more structural detail to this interface. Directly above the passage cells, a patch of obviously special material can be found in many species (Fig. 3). These structures show a high variety, from the so-called “tilosomes” [6] which are spongelike, fibrous,

or spherical bodies, to other intricate patterns (as shown in Fig. 3). This material is formed by outgrowths of the inner walls of the velamen cell which is situated next to the passage cell. The living cells of the aerial root are therefore enveloped by two different layers: the innermost layer, the exodermis, which is "watertight" with the exception of passage cells controlling the water absorption, and the velamen radicum, a multilayered material with porosity on different levels, including particularly densely porous patches above passage cells.

In summary, the velamen radicum is a porous material which absorbs atmospheric water by imbibition which is then subsequently absorbed by the living passage cells. Consequently, the passage cells cannot be isolated from the velamen radicum by cell-wall impregnation as the other exodermis cells. This bears the problem that water can principally also move into the other direction when the gradient reverses after the velamen radicum has been emptied and the exodermis is in direct contact with air. The sites of water supply would become the sites of water loss, with the threat of complete dehydration which would be lethal for the plant.

Furthermore, also evaporation from the velamen radicum is critical for the plant, because water escaping from this "intermediate water storage" means that less water is available for absorption [7]. The velamen radicum should therefore be able to, first, imbibe water efficiently and, second, prevent evaporation [7]. In fact, there is evidence that the structure of the velamen affects not only imbibition but also water loss by evaporation, as noted by [3].

The outer layers of the aerial root have therefore to fulfill two demands: to swiftly imbibe external (atmospheric) water and to prevent the evaporation of internal water. This is the opposite of what is expected from those breathable clothing material which were devised to, first, prevent external water from soaking the material and reaching the skin and, second, to allow sweat to evaporate out of the textile.

In the following, it will be described how the structure of the velamen radicum is essential in fulfilling these tasks. For this study, eight different species of orchids were considered.

3 Theoretical basis

3.1 The velamen water capture scenario

The structure and the various functions of the velamen radicum suggest that plants bearing such a structure show a water capture scenario that is based on the following sequence of events (Fig. 1).

1. A droplet of water hits the velamen and remains attached to the surface. In the following, we will focus on the

interaction between drops and the aerial root, because atmospheric water will be present in the form of drops (including water dripping from overhanging branches and twigs). What we will not consider are additional effects from drop impact. Rather, the analysis starts when a drop has settled on the surface.

2. Capillary forces suck the droplet first into the velamen layer close to the droplet base and conduct it then towards the lower layers of the velamen, adjacent to the passage cells. The imbibed water spreads swiftly along the velamen radicum.
3. The redistribution of the droplet water within the velamen during the imbibition process increases the water/air interface and therefore the potential loss of water by vaporisation before it is absorbed into the root interior beyond the exodermis. It is proposed that this evaporative water loss is minimized by the velamen radicum.

In what follows we first describe the theoretical basis of the analysis, followed by the presentation and discussion of experimental results that quantify this scenario. We will show that the application of simple mathematical models allows to estimate typical time scales related to these processes.

3.2 Formation of a sessile droplet

Assume that the surface of the velamen radicum comes into contact with a water drop. To catch the drop, the surface must not be water repellent. Rather, the drop should attach to the surface and spread until a final equilibrium contact angle is attained. Plant cell walls consist mainly of cellulose and so do the cell walls of the velamen radicum. Cellulose is hydrophilic, but the walls of velamen radicum cells also contain lignin which is hydrophobic [8]. Direct measurements of lignified cell walls indicate an average contact angle of about 50° , but also substantially higher contact angles can occur [9].

Furthermore, the behavior of the drop will be substantially affected by the porous nature of the surface. The surface of a porous non-hydrophobic material will start to imbibe water as soon as the drop is placed. Since drop size exceeds surface roughness typically by two orders of magnitude (Fig. 4) the drop will rest upon a patchwork of solid and liquid (i.e., the water already filling the pores). The apparent contact angle depends in this case on the interrelationships between roughness structure, imbibition strength and wetting front and will be significantly larger than for an impermeable surface consisting of the same material [10].

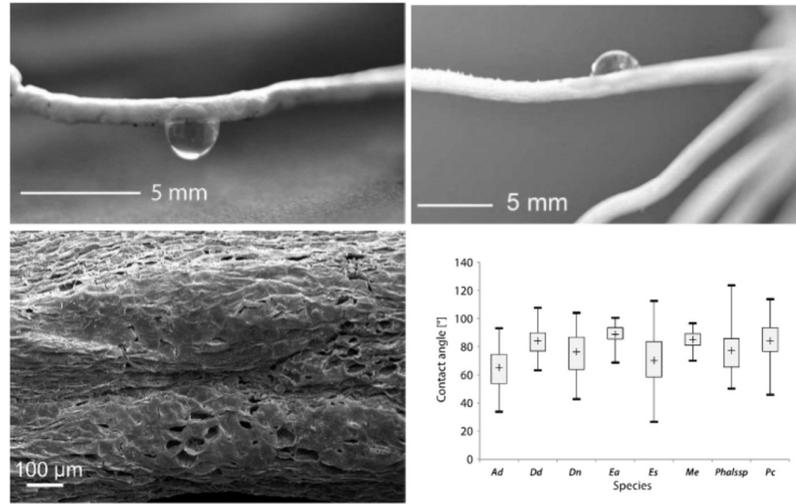


Fig. 4 Contact angle and surface of the velamen radicum. Upper left: Droplet hanging from the aerial root of *Dendrobium nobile*. Upper right: Droplet sitting on the aerial root of *Microcoelia exilis*. Lower left: SEM image of the surface of the velamen radicum of *Microcoelia exilis*. Lower right: Contact angle for dry aerial roots of eight species, shown as Box-Whisker plots. The “whiskers” span between

the minimum and maximum values. The cross indicates the median value. Considered species: *Ad Angraecum didieri*, *Dd Dendrobium densiflorum*, *Dn Dendrobium nobile*, *Ea Encyclia adenocarpa*, *Es Epidendrum secundum*, *Me Microcoelia exilis*, *Phalsp. Phalaenopsis ssp.*, and *Pc Prosthechea cochleata*

3.3 Imbibition

Once the droplet has settled on the surface of the velamen, two competing processes shrinking the droplet volume are initiated: imbibition of the droplet into the velamen and evaporation of the droplet into the surrounding air. Clearly, an accurate quantitative model should include both mechanisms. This would be, however, quite complex with respect to mathematics. In the following, we use a simple model of droplet evaporation which is, however, sufficient for the purpose of this study. The model, outlined in appendix A, estimates evaporation time in the absence of imbibition, with the result:

$$t = \frac{s^2}{4\sqrt{2}DV_m(w_{sat} - w_a)} \left[\operatorname{artanh}(\sin(\gamma_0/2)) + \frac{\sin(\gamma_0/2)}{\cos^2(\gamma_0/2)} \right]; \tag{1}$$

s denotes the radius of the contact line of the water droplet, D is the coefficient of diffusion of water vapor in air, V_m is the molar volume of liquid water, w_{sat} and w_a denote the humidities at the water/air interface and at infinity, respectively, and γ_0 is the contact angle that forms initially between water and velamen.

The driving force of imbibition is the capillary pressure. The Young–Laplace equation:

$$p_c = \frac{2\sigma}{r_c} \tag{2}$$

expresses p_c in terms of properties of the fluid (the surface tension σ) and structural properties of the velamen: r_c denotes the radius of curvature of the water/air meniscus of a water column filling (partially) a pore.

If such a void (Fig. 5) is (at least approximately) shaped like a circular tube of (constant) radius b , the quantity r_c can be expressed as $r_c = b/\cos \gamma$ and relation (2) reads:

$$p_c = \frac{2\sigma \cos \gamma}{b}. \tag{3}$$

For hydrophilic materials (Fig. 5a), the contact angle is in the range $0 \leq \gamma < 90^\circ$ and p_c is positive. In this case, a concave meniscus forms that draws the water front forward into hitherto air-filled domains. A hydrophobic wall material, in contrast, yields a convex meniscus which is associated with $90^\circ < \gamma \leq 180^\circ$, p_c is then negative, and the water front is rather pushed back (Fig. 5b). If the velamen would consist of a multitude of parallel oriented tubes with constant radii, the

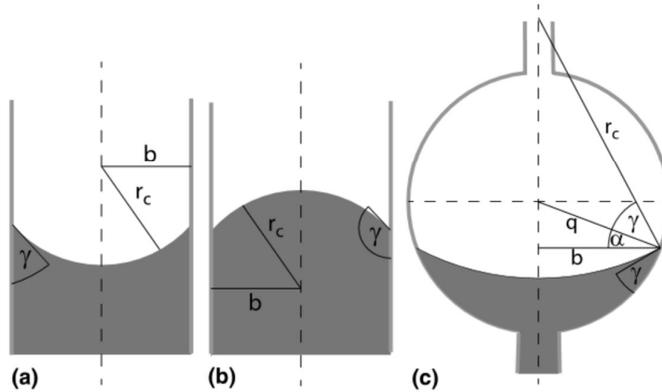


Fig. 5 Left and centre: In a cylindrical tube of radius b forms a water/air interface of curvature radius r_c . For a hydrophilic material ($\gamma < 90^\circ$, left), a concave interface forms; for a hydrophobic material ($90^\circ < \gamma < 180^\circ$, centre), the interface is convex. Right: The curvature of a water/air interface that forms in a sphere depends on the position of the interface (defined by the angle α) and on the contact angle γ between water (blue) and air (white): The interface that forms is convex if the water level is close to the lower end of the sphere,

becomes flat if the water has risen to a level where the condition $\alpha + \gamma = 90^\circ$ applies, and becomes finally concave if the water level approaches the upper end of the sphere. Where the flat episode occurs depends on the wall material: if it is neither hydrophilic nor hydrophobic (that is, $\gamma = 90^\circ$), the water surface becomes flat exactly halfway between upper and lower end of the sphere, for hydrophilic wall material this occurs in the lower half of the sphere, and for hydrophobic material in the upper half of the sphere

value of the contact angle alone would determine whether the meniscus is concave or convex; that is, whether the capillary pressure draws the meniscus forward (as in Fig. 5a) or pushes it back (as in Fig. 5b), respectively.

However, according to Fig. 2, the velamen structure comprises all sorts of obliquely shaped geometric objects, whereas circular pores of constant radii seem not to occur. This complicates the approach, because in such cases, the combination of contact angle and pore geometry decides if a concave or a convex meniscus develops. Figure 5c illustrates the situation. Here, the cell is not approximated as a cylinder, as in Fig. 5a, b but—somewhat more realistic—as a sphere. For what follows, let us assume that water enters from below and rises upwards. The position of the water front can be marked by the distance $b = 0 \dots q$ between the symmetry axis of the arrangement and the contact line where water air and solid meet (q is the radius of the sphere) or, equivalently, by the angle $\alpha = -\pi/2 \dots \pi/2$.

Clearly, r_c , the radius of curvature of the air/water meniscus varies if the water front proceeds within the cell (provided that the contact angle γ remains constant). Applying the definition of the cosine, one finds $\cos \alpha = b/q$ and $\cos(\alpha + \gamma) = b/r_c$. Eliminating b from these relations and insertion into (2) lead to:

$$p_c = \frac{2\sigma \cos(\alpha + \gamma)}{q \cos \alpha} = \frac{2\sigma}{q} (\cos \gamma - \sin \gamma \tan \alpha), \tag{4}$$

where the addition theorem for the cosine has been used in the last step. Thus, both sign and value of the capillary pressure p_c depend on the position of the meniscus, represented by α , within the cell. Since the water front moves simultaneously through many cells, the related menisci will adopt many different positions with respect to their cells at the same time. This suggests to use the mean value of (4) with respect to position, namely:

$$\bar{p}_c = \frac{1}{\pi} \int_{-\pi/2}^{\pi/2} p_c(\alpha) d\alpha = \frac{2\sigma}{q} \left(\cos \gamma - \frac{\sin \gamma}{\pi} \int_{-\pi/2}^{\pi/2} \tan \alpha d\alpha \right). \tag{5}$$

The integral vanishes, because $\tan \alpha$ is an antisymmetric function with respect to $\alpha = 0$ and the integration extends over an interval that is symmetric with respect to $\alpha = 0$. (The singularities at $\alpha = -\pi/2$ and $\alpha = \pi/2$ cancel on the understanding that the integral represents the principal value.) Thus, we obtain finally:

$$\bar{p}_c = \frac{2\sigma \cos \gamma}{q}, \tag{6}$$

for the mean capillary pressure. Obviously, if the radius q of the sphere (Fig. 5c) and the radius b of the straight tube (Fig. 5a,b) coincide, expression (3) and the more sophisticated expression (6) produce the same result.

3.4 Fluid flow in porous media

The flow of a liquid through a porous medium whose structure is not given in detail can be described by Darcy's Law:

$$Q = -A \frac{k}{\mu} \text{grad } p, \tag{7}$$

where Q is the volume of liquid flowing per time across the area A (oriented normally with respect to the direction of Q). The driving force is provided by the pressure gradient (here, essentially, the gradient of the capillary pressure p_c), and the fraction k/μ represents the conductance of the medium for a given liquid: k is the permeability of the porous medium; μ is the dynamic viscosity of the fluid.

Further on, we simplify the actual water movement within the velamen by splitting it up into two stages: At first (stage one), water from the droplet is sucked into the velamen into a normal direction with respect to the velamen surface and the water front moves towards the exodermis which represents the inner boundary of the velamen. Since the exodermis has a far lower permeability than the velamen, the water front has to change its direction once it strikes the exodermis and moves then (stage two) laterally in all directions, parallel to the exodermis. We are particularly interested in the time scales on which the water fronts advance within the velamen during these two stages. The relations describing this can be deduced from (7), resulting in two versions of the Washburn equation which will be derived in what follows.

- Assuming a laminar flow regime, the movement of a water front in a capillary of constant cross section A is obtained using $\text{grad } p = \partial p / \partial z$ in (7) and integrating. The initial condition $p(z_0) = p_0$ at $z = 0$ leads to:

$$\frac{Q}{A} z = -\frac{k}{\mu} (p - p_0). \tag{8}$$

Using the relation $Q/A = \phi (dz/dt)$ (where ϕ is the porosity of the velamen) in (8), integration along the water column within the capillary (with initial condition $z = 0$ at $t = 0$) results in the relation:

$$Z^2 = \left(\frac{2kp_c}{\mu\phi} \right) t, \tag{9}$$

describing the advancement of the water front, characterised by the coordinate Z , and driven by the capillary

pressure $p_c = p_0 - p$, as given in expressions (2) or (3). In our case, other forces than the capillary pressure (gravitation, for instance) can be ignored.

- During stage two, the flow of the water is restricted by the exodermis and the velamen's outer margin; that is, the water flows approximately parallel to these two surfaces (Fig. 1b). If the thickness of the velamen is small compared to the radius of the aerial root, it is justified to treat both surfaces as flat (and not cylindrically bent) and to avoid thereby mathematical complexities. Table 1 shows that the ratio of velamen thickness to root radius is not exactly small, but, once again, we are interested in orders of magnitude only.

Regarding the velamen space between outer margin and exodermis as flat, we have effectively an axially symmetric situation (the water flows radially away from the base of the droplet). Therefore, the Washburn approach has to be modified slightly [11]. If water may flow only radially within a disc of height h , the area normal to the flow direction depends on r (the distance from the symmetry axis) according to $A = 2\pi rh$. Proceeding analogously as above one obtains in a first step:

$$\frac{Q}{2\pi h} \ln \left(\frac{R}{R_0} \right) = -\frac{k}{\mu} [p(R) - p(R_0)]. \tag{10}$$

Employing $Q = A\phi(dR/dt) = 2\pi R h \phi(dR/dt)$ and $p(R_0) - p(R) = p_c$ yields, with the initial condition $R = R_0$ at $t = 0$:

$$\int_{R_0}^R R \ln \left(\frac{R}{R_0} \right) dR = \frac{kp_c}{\mu\phi} \int_0^t dt. \tag{11}$$

Execution of the integration shows that the water front at $R(t)$ advances with time as:

$$\left(\frac{R}{R_0} \right)^2 \left[2 \ln \left(\frac{R}{R_0} \right) - 1 \right] + 1 = \left(\frac{4kp_c}{R_0^2 \mu \phi} \right) t. \tag{12}$$

This result allows to calculate the time it takes to imbibe a droplet of initial volume V completely into the velamen.

3.5 Evaporation from the velamen radicum: Fick's Law and the diffusion equation

The current I of gas particles (such as water vapor) whose driving force is provided by the gradient of the concentration of these particles is governed by Fick's Law:

$$I = -AD \text{grad } w, \tag{13}$$

where w is the particle concentration, D is the coefficient of diffusion, and A is the area (oriented normally with respect to the direction of l) traversed by the particles.

If the particle pathway leads through a porous medium, D should be replaced by D_e , the effective coefficient of diffusion that takes the effect of obstacles into account (see expression (16), below). Before (13) can be applied the distribution of the particle concentration, w has to be obtained as a solution of the diffusion equation (43) (Appendix 2). Once l is known, it can be used to calculate the time it takes for a given stored volume of liquid water to evaporate from the velamen. One finds:

$$t = \frac{\tau^2 \phi}{4V_m D (w_{\text{sat}} - w_a) \phi_a \times (r_0^2 [\ln(r_a^2) - \ln(r_0^2) + 1] - r_t^2 [\ln(r_a^2) - \ln(r_t^2) + 1])}, \quad (14)$$

where r_a denotes the radius of the velamen, and r_0 and r_t are the positions of the water/air interface at $t = 0$ and after the time span t , respectively. The structure of (14) implies that the time span t required for the complete evaporation of the imbibed water depends strongly on the atmospheric humidity w_a (or rather on the difference $w_{\text{sat}} - w_a$).

To apply Darcy's and Fick's laws in porous media, estimates of permeability k and the effective coefficient of diffusion D_e should be known. For lack of direct measurements of these quantities for the velamen radicum, we have to rely on models that derive k and D_e from anatomical traits which can be derived from scanning electron microscope (SEM) images. The literature on such models is manifold (see, e.g., [12–16]).

Most of these approaches consist of a “core” of expressions (usually including porosity and geometric quantities such as pore radius, tortuosity, etc.) whose structure is motivated by the physics of a comparable but idealised medium. The discrepancies between idealised and real structure are then taken into account by one or more additional numerical factors that have to be obtained in some way.

According to the large data scatter of the involved parameters (as is natural for a biological material, see results), we aim at rough approximations, and we will therefore use simple expressions for k and D_e and do not attempt to determine the numerical factors accurately.

For permeability, we use the expression [16]:

$$k = \frac{a^2 \phi_a}{c \tau^2}. \quad (15)$$

Here, a is the typical radius of the wall openings connecting adjacent velamen cells, ϕ_a denotes the porosity of these walls, and c is a geometric factor that accounts for the shape and connectivity of the pores. Typically, c is in the range $c = 1 \dots 10$. $\tau = l_e/l$ is tortuosity; l denotes the geometric

distance between two points, while l_e denotes the effective length of the diffusional pathway between them. If a particle goes round an obstacle in a half-circle, the tortuosity of this bypass amounts to $\pi/2$.

For the effective coefficient of diffusion in porous media, we use the suitable and customary expression:

$$D_e = D \frac{\phi_a}{\tau^2}; \quad (16)$$

D denotes the coefficient of diffusion in free air, and ϕ_a and τ are defined as in the case of permeability.

4 Results

In the following, the above considerations and models will be applied to imbibition into the velamen radicum. For this, various data collected on eight species (for measured data, see the Online Resource) will be used to evaluate the imbibition process and its interrelationships with the biological structure. Finally, it will be attempted to calculate imbibition characteristics for two exemplary species.

4.1 Droplet formation

The outer surface of the velamen shows quite irregular and species-specific roughnesses (Fig. 4) which substantially affect the apparent contact angle (Fig. 4). This highly rough surface is probably the reason for the high scatter of the contact angle data and leads also to the observed fast pinning of a drop. For the considered species, the contact angles amount on average to about 70° – 80° . This mean contact angle is close to the contact angle values obtained by Clarke et al. [17] for microporous membranes based on cellulose esters. Furthermore, rapid pinning was observed for all velamen radicum surfaces of the considered species.

4.2 Imbibition

Comparison of droplet life-times predicted by expressions (1) and (40) (Figs. 10 and 11, respectively) with observations of imbibition velocity (Fig. 9 and Table 1) reveals that droplets subjected merely to evaporation disappear about one order of magnitude later than droplets subjected also to imbibition. This justifies to disregard evaporation in (approximative) models of imbibition by velamen structures.

Due to the rapid and strong pinning, the drop contact line (Fig. 8 and [10, 18]) remained fixed for all considered species, as observed in all our experiments. This has the

consequence that the initial equilibrium contact angle steadily decreases during imbibition (cf. Fig. 11), also in agreement with the observations of Clarke et al. [17]. With respect to imbibition velocity, considerable and partially significant differences exist between the considered species whose roots completely absorb the drop between several seconds (< 10s) and more than 2 h (≈ 8000 s), with a rough average for all absorption times of about 200s (Fig. 9). Also, the imbibition times vary considerably between species.

We will now compare model predictions and observations along the velamen water capture scenario outlined in Sect. 3.1 (Fig. 1b), concentrating on the species *Dendrobium nobile* and *Microcoelia exilis* (Fig. 2).

Equation (9), together with (6) and (15), allows to calculate the time it takes a water front starting from the base of the droplet settled on the velamen to reach the exodermis, at a distance Z (big white arrow in Fig. 1):

$$t = \left(\frac{\mu\phi}{2kp_c} \right) Z^2 = \left(\frac{\mu c \tau^2 q \phi}{4\sigma a^2 \cos \gamma \phi_a} \right) Z^2. \tag{17}$$

Employing $c = 1$ and the numerical values of Table 1 in expression (17) yields:

$$t = 0.15s \text{ (} D. \text{ nobile)} \quad \text{and} \quad t = 0.05s \text{ (} M. \text{ exilis)}. \tag{18}$$

When the water front has reached the exodermis, it begins to flow along the exodermis (smaller white arrows in Fig. 1). Imbibition is completed when the whole droplet has been sucked into the velamen. The droplet occupies then a disc of thickness H , radius R_m and volume $\pi R_m^2 H \phi = V$ (V denotes the initial droplet volume), implying that:

$$R_m = \sqrt{\frac{V}{\pi H \phi}}. \tag{19}$$

The time span related to these water movements can be calculated by inserting expressions (6), and (15), and (19) into Eq. (12), resulting in:

$$t = \left\{ \left(\frac{V}{\pi H \phi R_0^2} \right) \left[\ln \left(\frac{V}{\pi H \phi R_0^2} \right) - 1 \right] + 1 \right\} \left(\frac{\mu R_0^2 c q \tau^2 \phi}{8\sigma \cos \gamma a^2 \phi_a} \right). \tag{20}$$

With the numerical values of Table 1 and $c = 1$, calculation of imbibition time for the two species (via (20)) gives:

$$\begin{aligned} D. \text{ nobile: } t_{\text{calc}} &= c \cdot 24s = 24s \\ M. \text{ exilis: } t_{\text{calc}} &= c \cdot 4979s = 4979s. \end{aligned} \tag{21}$$

The observed imbibition times (Fig. 9, Table 1) amount to:

$$\begin{aligned} D. \text{ nobile: } t_{\text{obs}} &= 45s \quad (5s - 155s) \\ M. \text{ exilis: } t_{\text{obs}} &= 507s \quad (55s - 2385s), \end{aligned} \tag{22}$$

where the values in parenthesis indicate the range of observations. Calculated values and observed values show similar trends, with *D. nobile*: showing a faster imbibition in both data sets compared to *M. exilis*. However, calculated results for *M. exilis* are higher than the observed data, even when the large range of the latter ones are taken into account (the ratio [maximum time/minimum time] amounts to 31 for *D. nobile*, and to 43 in the case of *M. exilis*). Comparison of (22) with (21) yields the values $c = 2.25$ and $c = 0.10$ for the constant c defined in (15). As shown by Fig. 9, all considered species show a wide spread of imbibition times among individuals.

It is to be expected that imbibition depends on the structural details of the velamen. A crucial parameter is permeability, which depends on the geometry of the pore space.

The pore structure of the surface and within the velamen radicum is quite irregular and species-specific. Surface pores of *Dendrobium densiflorum*, for example, show pores in the shape of a wickerwork, while the surface pores in *Dendrobium nobile* are round (Fig. 2). In all species, the surface is partially covered by a thin cellulosic layer which is the outer wall layer of the cells. In the youngest part of the root, the tip region, the outer cell walls are still intact. With time, the outer cell-wall layers peel off, leaving an irregular pattern of open pores to the exterior. As to expect from Fig. 4, the surface porosity varies strongly between species and mostly also within one species. Highest values amount to about 70%, and also very low porosities of some few percent occur. Very low porosities are mostly due to the irregular process of peeling off of the outermost cell-wall layers.

4.3 Evaporation out of the velamen

Finally, the aspect of evaporation out of the velamen radicum will be considered. The passage cells are scattered within the exodermis. Due to this circumstance and to the fact that water has to pass these living cells to reach the cortex, it is to be expected that this process will take some time. Therefore, the question arises, how quickly the water envelope imbibed into the velamen radicum will be evaporated, and therefore lost for the plant. This has been calculated in Appendix B, resulting in expression (14). If the velamen is completely soaked with water when evaporation starts (i.e., $r_0 = r_a$ at $t = 0$) and evaporation stops when the water/air interface has receded to the exodermis (i.e., $r_1 = r_a - Z$) expression (14) becomes:

$$t = \frac{\tau^2 \phi}{4V_m D (w_{\text{sat}} - w_a) \phi_a} \times (r_a - Z)^2 \left[\left(\frac{r_a}{r_a - Z} \right)^2 - \ln \left(\frac{r_a}{r_a - Z} \right)^2 - 1 \right] \quad (23)$$

Figure 12 indicates that typical evaporation times are — in the case of *D. nobile*—in the range of a few hours. It may be presumed that not much water will be lost in this manner, because, first, air humidity should be higher when atmospheric water is available, implying via the difference $w_{\text{sat}} - w_a$ in the denominator of expression (14) an increase in evaporation time. Second, observations (Fig. 9) indicate that a moist velamen radicum becomes dry well within 1 h. For *M. exilis*, however, water evaporates much faster from its thin velamen radicum.

4.4 The role of cell-wall porosity vs. overall porosity

With respect to the pores within the interior of the velamen radicum, the basic structural unit is an elongated (dead) cell

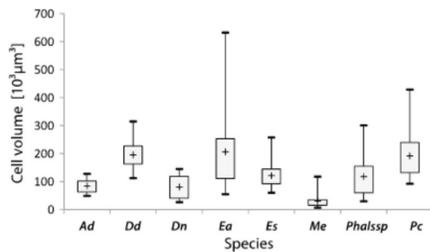


Fig. 6 Variation of cell volume between species (see species list in Fig. 4)

which is mostly void. Its walls are perforated by pores connecting adjacent cells. Both the volume of velamen radicum cells and the cell-wall pore sizes vary widely, between species as well as within one species (Figs. 6 and 7). Smallest pore sizes (expressed as pore area) amount to some few μm² (or even less in the species *Microcoelia exilis*), whereas the largest pores attain values around 1000 μm² in *Encyclia adenocarpa*, featuring huge cell-wall perforations. Since, however, the cell-wall perforations are expected to be the limiting factor for permeability, their influence on drop absorption is higher compared to cell volume. This is corroborated by the structure of expression (20) (below): the imbibition period is proportional to the ratio q/a^2 ; that is, variations of the radius a of the wall openings affect permeability much more than variations of the cell radius q .

Both the imbibition times (17) and (20) and the evaporation time (14) are proportional to the term $\tau^2 \phi / \phi_a$, despite the fact that (17) and (20) are related to the flow of a liquid, whereas (14) describes a flowing gas. It is intuitively clear that the tortuosity τ and the porosity ϕ_a of the cell walls affect the particle pathway in liquid and gas in a very similar way: higher values of τ and lower values of ϕ_a are tantamount with more obstacles that prolongate the pathways of both liquid and gas particles.

With respect to the overall porosity ϕ of the velamen, things are, however, different: the imbibition times (17) and (20) become extended if ϕ increases, because larger voids that have to be filled with water slow down the advancing water front more effectively. In contrast, the depletion of the velamen due to evaporation (described by expression (14)) is slowed down by larger voids, because they contain a larger water supply which needs a longer time to evaporate (under otherwise constant conditions). Thus, the presence of the common factor $\tau^2 \phi / \phi_a$ in (17), (20), and (14) reflects the fact that the water conservation mechanism of the velamen achieves its objective by

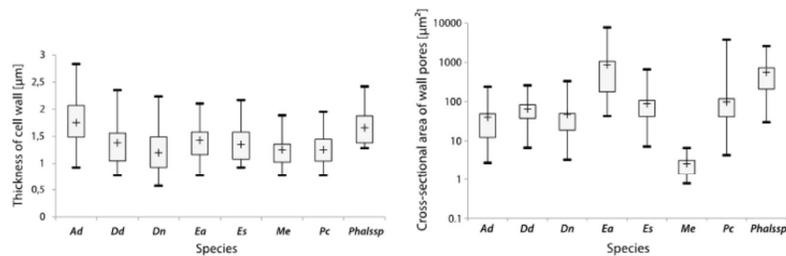


Fig. 7 Left: Thickness of cell walls (within the velamen) for several species. Right: Cross-sectional area of wall pores for several species (see species list in Fig. 4)

utilising the same structural properties to interfere with the movements of liquid and water vapor.

The impact of porosity on evaporation is also relevant for the tilosomes and other structures situated between passage cells and velamen radicum. It is to be expected that these structures substantially affect water movement—flow of liquid water as well as diffusion of water vapor—between passage cells and velamen. For liquid water, a patch of material with much narrower pores may act as a wick. In this manner, water could be directed to the passage cells. For water vapor, however, these patches may act as evaporation reducers.

5 Discussion and conclusions

The velamen radicum appears to be an attractive and interesting system with respect to combining different functions. First, effective imbibition is supposed to be of vital importance for the absorption of atmospheric water, and therefore, high selective pressure should have shaped the structure of the velamen radicum to perform this function with a high performance. From an ecophysiological viewpoint, plants possessing aerial roots should particularly benefit from rapid imbibition, to maximize water collection.

Another group of epiphytes, *Tillandsia* species (belonging to the Bromeliaceae), show external absorptive scales which form a “capillary coat” covering the leaf surface. Upon wetting, the water is absorbed by the base of these scales as well as efficiently conducted along the surface within this “capillary coat”, as recently also demonstrated by [19]. In both groups of epiphytes, a tissue therefore evolved via convergent evolution which is capable of both absorbing and distributing water.

The main difference between the scale coat of *Tillandsia* leaves and the velamen radicum of aerial orchid roots is, however, the circumstance that the former are able to actively control evaporation, in contrast to the latter. Therefore, it is entirely to be expected that reducing evaporation is an additional functional aspect of the velamen radicum.

In this context, the finding that both rates of imbibition and evaporation depend on the ratio $\tau^2\phi/\phi_a$ is instructive: both increase with this ratio. Swift imbibition means also rapid evaporation, implying a trade-off problem. The velamen radicum represents therefore an exemplary material which integrates different—and partially antagonistic—tasks.

The experimental observations indicate that quite substantial differences exist between species, consistent with the differences in velamen structure. These differences were distinct despite a large data scatter, as is common for biological systems. Also consistent with experimental observations were the theoretical results obtained in this contribution and which were based on the anatomical data. The

large differences between species probably reflect different demands and strategies, according to different ecological niches and environments.

For example, species living in the shady interior of a moist forest experience possibly less pressure with respect to water harvest. Another—quite interesting—aspect is that various species have no leaves and rely on their aerial roots for photosynthesis, as is the case for *M. exilis*. Here, a thick velamen filled with water represents an obstacle to gas exchange for photosynthesis. Hence, such leafless orchids show a thin velamen. Also, living passage cells represent a bottleneck with respect to the final step of water absorption into the living root interior. Maximizing imbibition velocity of the velamen radicum would have no effect for the velocity of the entire process of water uptake if passage cells are slow to absorb the stored water. Increasing the density of passage cells means, however, increasing potential evaporative sites. Protecting passage cells by a patch of denser material might be an appropriate means to reduce evaporation out of the cortex.

There are very probably various traits of the velamen radicum which represent a kind of fine-tuning to meet the special ecophysiological demands of the different species. For example, the data collected in this study indicate that the velamen cell-wall porosity ϕ_a (and thus, the permeability k , according to (15)) of the innermost cell layer of the velamen exceeds, for most species, the porosity of the other layers by roughly 10%. Water may therefore preferentially be conducted to the innermost layers, into the vicinity of the passage cells. With the theoretical framework applied in this study, it was not possible to study this effect in detail. To unravel possible form–function relationships more deeply, other methods are necessary, such as numerical approaches which would also allow to model the effect of passage cell density. Also, the intricate structures above the passage cells appear to merit further consideration. All in all, the results of this study support the notion of the velamen radicum as an interesting biomaterial.

Acknowledgements F.H. would like to thank Andreas Franzke, Simone Elfner, and Anette Mülbaier (Botanical Garden of the University of Heidelberg), Brigitte Fiebig, Oliver König and Andreas Binder (Botanical Garden of the University of Tübingen), and Oliver Zimmer, Bernd Uhlmann, and Björn Schäfer (Botanical Garden at the Wilhelma, Stuttgart) for providing study plants and for helpful advice in handling them. Furthermore, we thank Hartmut Schulz (University of Tübingen) for his support with the SEM equipment.

Funding Open Access funding enabled and organized by Projekt DEAL.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

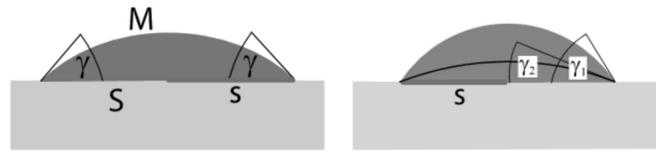


Fig. 8 Water droplet (blue) on a solid substrate (grey). γ denotes the (macroscopic) contact angle; s (red) is the radius of the contact area S between droplet and substrate. The interface between droplet and air (of area M) is treated as a section of a sphere with radius

$R = s/\sin \gamma$. Due to the pinning, the loss of water molecules caused by evaporation induces the (macroscopic) contact angle γ to decrease ($\gamma_1 \rightarrow \gamma_2 \dots \rightarrow 0$), whereas the radius s of the contact area S remains constant

Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

A simple model of droplet evaporation

Water molecules evaporate from the surface of the droplet into the surrounding air, building up a humidity gradient that points away from the droplet and gives rise to a diffusional current of water molecules. This process obeys the balance equation:

$$-I dt = dN = \frac{dV}{V_m}; \quad (24)$$

that is, during the time interval dt , the diffusion current I carries away dN water molecules; the droplet volume V decreases, thereby by the amount dV (V_m denotes the molar volume of liquid water).

For what follows (i) we assume stationary conditions, (ii) we ignore thermodynamic effects, such as droplet cooling caused by evaporation, and (iii) we assume that the droplet can approximately be described as a spherical calotte (Fig. 8). If the contact angle γ and the radius s of the circular contact line are given, the droplet's shape is completely described and its volume (V) and its contact areas with substrate (S) and air (M) can be expressed as:

$$V = \frac{\pi s^3 (1 - \cos \gamma)^2 (2 + \cos \gamma)}{3 \sin^3 \gamma} \quad (25)$$

$$S = \pi s^2 \quad (26)$$

$$M = \frac{2\pi s^2}{1 + \cos \gamma}. \quad (27)$$

For droplets that are pinned to their substrate, the contact area radius s remains unchanged during their evaporation. The shrinkage of their volume is indicated by a steady decrease of the contact angle γ which is finished when $\gamma = 0$ (implying $V = 0$, according to expression (25)).

To exploit Eq. (24), we need an explicit expression for the diffusional current I . Starting point is the diffusion equation $\Delta w = 0$ whose solution (plus appropriate boundary and initial

Table 1 Numerical input values used in the calculations

		<i>D. nobile</i>	<i>M. exilis</i>
Radius of aerial root [μm]	r_a	625	499
Thickness of velamen [μm]	Z	390	37
Porosity of the velamen ^a [-]	ϕ	0.91	0.83
Cell volume [$10^3 \mu\text{m}^3$]	V_c	195	30
Cell radius ^b [μm]	q	36	19
Area of wall pores [μm^2]	A_a	47	3
Cell-wall porosity [-]	ϕ_a	0.08	0.04
Thickness of cell wall [μm]	d	1.2	1.3
Contact angle	θ	76°	85°
Droplet volume [mm^3]	V	9.3	9.3
Radius of contact line [mm]	R_0	1.9	1.9
Thickness of water disc [μm]	H	97	37
Observed absorption time [s]	t_{obs}	45	507
Range of t_{obs} [s]		(5–155)	(55–2385)
Calculated absorption time [s]	t_{calc}	24 c	4979 c
Surface tension of water [mN/m]	σ	72.75	
Viscosity of water [mPa s]	μ	1.0016	

^aThe porosity of the velamen has not been measured, but calculated from measured values of cell volume, thickness of cell wall, and cell-wall porosity, and from estimated elongation of the cells. For details, see Appendix 3

^bIn view of the mean capillary pressure (6), cell radius q is defined as the radius of a sphere with cell volume V_c ; that is, $q = \sqrt[3]{3V_c/(4\pi)}$

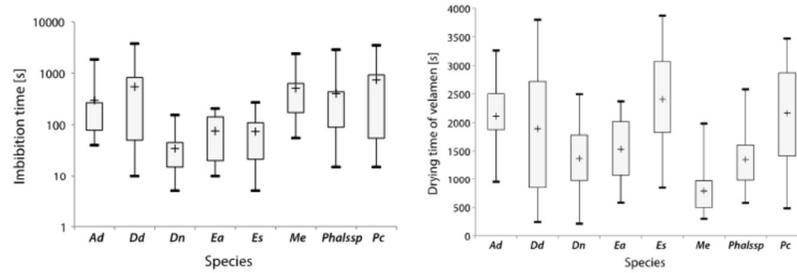


Fig. 9 Left: Imbibition times into the velamen for a droplet of volume $V = 9.3 \text{ mm}^3$ for various species (see species list in Fig. 4). The velamen was dry when the droplets were placed. Right: Drying times of the velamen after complete imbibition of a droplet of volume $V = 9.3 \text{ mm}^3$ for various species

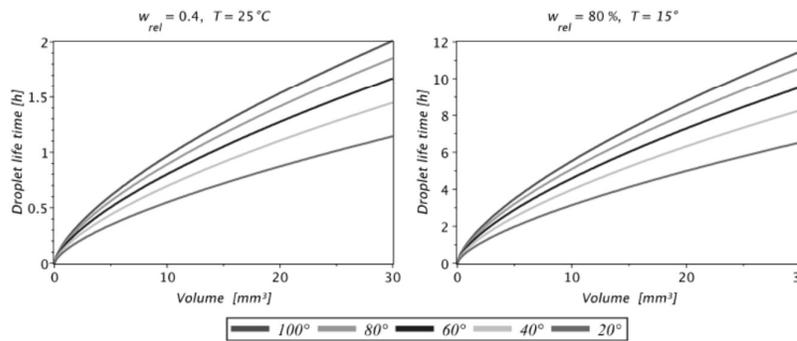


Fig. 10 Life time of a droplet until complete evaporation, calculated as a function of droplet volume, from expression (1). The different curves are related to different values of the (initial) macroscopic contact angle γ_0 . Relative humidity w_{rel} and temperature T attain different values in the subfigures

conditions) describes the concentration w of the evaporated water molecules. We use spherical polar coordinates (r, θ, φ) . The axial symmetry of the situation allows to orient the coordinate system conveniently in such a way that the concentration depends only on r and θ . Assuming furthermore stationary conditions, the diffusion equation reduces to:

$$\Delta w(r, \theta) = \frac{1}{r^2} \frac{\partial}{\partial r} \left(r^2 \frac{\partial w}{\partial r} \right) + \frac{1}{r^2 \sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \frac{\partial w}{\partial \theta} \right) = 0. \tag{28}$$

In case the contact angle attains the special value $\gamma = \pi/2$, the interface M between water and air coincides with a coordinate surface defined by $r = r_i$. In this case, $w(r, \theta)$ does not depend on θ and (28) has the simple solution:

$$w(r) = \frac{a}{r} + b, \tag{29}$$

with integration constants a and b . Imposing the boundary conditions:

$$\lim_{r \rightarrow \infty} w(r) = w_a \quad \text{and} \quad w(r_i) = w_i, \tag{30}$$

one finds:

$$a = (w_i - w_a)r_i \quad \text{and} \quad b = w_a, \tag{31}$$

where w_i and w_a denote the humidities at the water/air interface at $r = r_i$ and at infinity, respectively. Insertion of (31) into (29) implies for the current density $j(r) = -D \text{ grad } w(r)$:

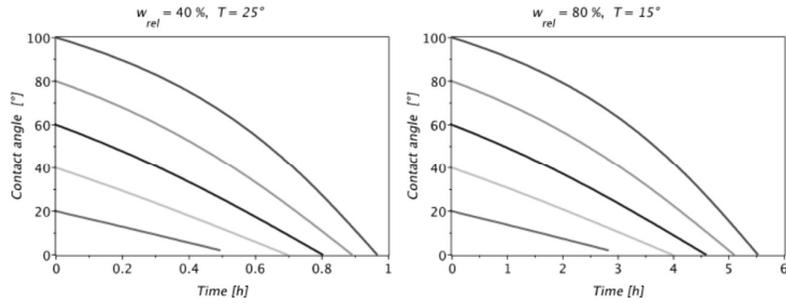


Fig. 11 Temporal evolution of the decrease of droplet volume due to vaporization, calculated from expression (40). The droplet is supposed to be placed on the surface of the velamen (droplet volume at time $t = 0$ is $V = 9.3 \text{ mm}^3$). The different curves within each subfigure are related to the initial contact angle γ_0 at $t = 0$, indicated by

the intersection points of these curves with the ordinate axis. Once the droplet has been completely vaporized, the contact angle has decreased to zero and the curves intersect the abscissa, indicating the droplet life time. Relative humidity w_{rel} and temperature T attain different values in the subfigures

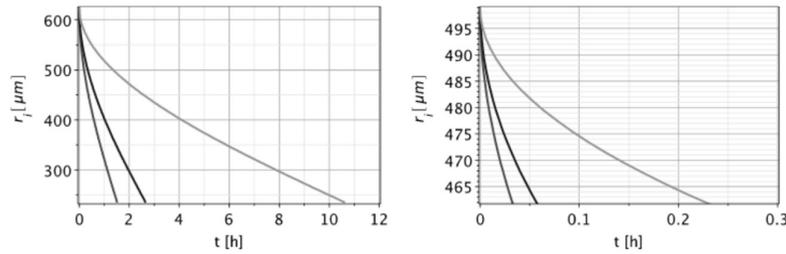


Fig. 12 Position of the water/air interface $r_i(t)$ according to relation (14) for the three values $w_{rel} = (30\%, 60\%, 90\%)$ (red, blue, green) of atmospheric humidity. At $t = 0$, when evaporation starts, the velamen is supposed to be soaked with water up to the radius $r_0 = r_a$. Evapora-

tion stops when the water/air interface at $r_i(t)$ has receded to the exodermis, located at $r = r_a - Z$. Left: Calculation for *D. nobile*. Right: Calculation for *M. exilis*. Input values: $T = 20^\circ\text{C}$ and Table 1

$$j(r) = \frac{D(w_i - w_a)r_i}{r^2}, \tag{32}$$

where D is the coefficient of diffusion of water vapor in air (at $T = 25^\circ\text{C}$ holds $D = 2.6 \times 10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}$). The total current I follows via integration over the surface of a half sphere with radius $r = \text{const.}$:

$$I = \int_{\theta=0}^{\pi/2} \int_{\varphi=0}^{2\pi} j(r) r^2 d\varphi d\theta = 2\pi D(w_i - w_a)r_i. \tag{33}$$

In the generic case, i.e., if $\gamma \neq \pi/2$ applies and the interface M does not coincide with a coordinate surface $r = r_i$, expressions (29) and (32) show an intricate dependency on θ . To keep things simple, we stick to expressions (29) and (32) as

they stand, even if $\gamma \neq \pi/2$, but approximate the real interface M by a fictitious coordinate surface $r = r_i$ of the same area, that is, we require (see (27)):

$$\frac{2\pi s^2}{1 + \cos \gamma} = 2\pi r_i^2, \tag{34}$$

which implies that:

$$r_i = \frac{s}{\sqrt{1 + \cos \gamma}}, \tag{35}$$

and, for the current (33):

$$I = \frac{2\pi D(w_i - w_a)s}{\sqrt{1 + \cos \gamma}}. \tag{36}$$

Rewriting Eq. (24) in the form:

$$-I = \frac{1}{V_m} \frac{dV}{d\gamma} \frac{d\gamma}{dr}, \tag{37}$$

exploiting (25), and using (36) leads to a non-linear ordinary first-order differential equation for $\gamma(t)$:

$$-\frac{2\pi D(w_{sat} - w_a)s}{\sqrt{1 + \cos \gamma}} = \frac{\pi s^3}{V_m(1 + \cos \gamma)^2} \frac{d\gamma}{dr}. \tag{38}$$

Separation of variables

$$-\frac{2DV_m(w_{sat} - w_a)}{s^2} dr = (1 + \cos \gamma)^{-3/2} d\gamma, \tag{39}$$

and subsequent integration—imposing the initial condition $\gamma = \gamma_0$ at $t = 0$ —produces:

$$\begin{aligned} & \operatorname{artanh}(\sin(\gamma/2)) + \frac{\sin(\gamma/2)}{\cos^2(\gamma/2)} \\ &= \operatorname{artanh}(\sin(\gamma_0/2)) + \frac{\sin(\gamma_0/2)}{\cos^2(\gamma_0/2)} - \frac{4\sqrt{2}DV_m(w_{sat} - w_a)}{s^2} t. \end{aligned} \tag{40}$$

This expression describes how the (macroscopic) contact angle γ of a droplet of initial volume

$$V_0 = \frac{\pi s^3}{3} \frac{(1 - \cos \gamma_0)^2 (2 + \cos \gamma_0)}{\sin^3 \gamma_0} \tag{41}$$

that is pinned to the surface of the velamen (implying that the contact area $S = \pi s^2$ remains constant) decreases with time from its initial value $\gamma = \gamma_0$ to the value $\gamma = 0$. Figure 11 illustrates this result.

The life time t of the droplet (Fig. 10) follows by solving expression (40) for t and letting $\gamma \rightarrow 0$, resulting in Eq. (1):

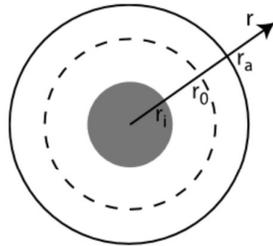


Fig. 13 Schematic cross section through the velamen. r_a : outer fringe, r_0 : position of water/air interface at beginning of evaporation, $r_i(t)$: instantaneous position of water/air interface

$$t = \frac{s^2}{4\sqrt{2}DV_m(w_{sat} - w_a)} \left[\operatorname{artanh}(\sin(\gamma_0/2)) + \frac{\sin(\gamma_0/2)}{\cos^2(\gamma_0/2)} \right]. \tag{1}$$

Water loss in the velamen due to diffusion of water vapor

We consider an (approximately) axially symmetric and ring-like section of the velamen of outer radius r_a and length L (measured along the symmetry axis, Fig. 13). This section is supposed to be soaked with water, from the exodermis up to the water/air interface at radius r_i . There, the water vaporizes and the vapor diffuses along the humidity gradient through the porous velamen towards the atmosphere where humidity is usually lower than within the velamen. As a result, the water/air interface at r_i retreats towards the exodermis. Our goal is to calculate the function $r_i(t)$. To keep things simple, we assume that the diffusion current I is directed radially. This assumption is justified near the central meridian of the section, deviations occur towards the margins of the ring.

Starting point is, as in Appendix 1, the water balance Eq. (24). The axial symmetry of the situation implies that:

$$-I(r_i) = \frac{2\pi r_i L \phi}{V_m} \frac{dr_i}{dt}. \tag{42}$$

Similarly as above, the diffusional current has to be calculated from an appropriate solution of the diffusion equation $\Delta w = 0$ which reads in plane polar coordinates (r, z, φ) :

$$\Delta w(r, z, \varphi) = \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \frac{\partial w}{\partial r} \right) + \frac{\partial^2 w}{\partial z^2} + \frac{1}{r^2} \frac{\partial^2 w}{\partial \varphi^2} = 0 \tag{43}$$

and reduces because of our assumptions to:

$$\frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \frac{\partial w}{\partial r} \right) = 0, \tag{44}$$

with the solution:

$$w(r) = a \ln(r) + b. \tag{45}$$

The arbitrary constants a and b are calculated by means of the boundary conditions:

$$w_a = a \ln(r_a) + b \tag{46}$$

$$w_i = a \ln(r_i) + b, \tag{47}$$

with $w_a = w(r_a)$ and $w_i = w(r_i)$ denoting the humidities just outside the velamen and directly above the water/air interface, respectively. Insertion into (45) produces:

$$w(r) = \frac{w_a - w_i}{\ln(r_a) - \ln(r_i)} \ln(r) + \frac{w_i \ln(r_a) - w_a \ln(r_i)}{\ln(r_a) - \ln(r_i)}. \tag{48}$$

The current density $j(r)$ reads then:

$$j(r) = -D_c \frac{\partial w}{\partial r} = -\frac{D_c (w_a - w_i)}{[\ln(r_a) - \ln(r_i)]r}, \quad (49)$$

where D_c is the effective coefficient of diffusion of water vapor in the air-filled pores. The current I is found by integration of j over a surface defined by $r = \text{const.}$ located between r_i and r_a :

$$I = \int_{z=0}^L \int_{\varphi=0}^{2\pi} j(r) r d\varphi dz = -L \int_{\varphi=0}^{2\pi} \frac{D_c (w_a - w_i)}{[\ln(r_a) - \ln(r_i)]r} r d\varphi = -\frac{2\pi L D_c (w_a - w_i)}{[\ln(r_a) - \ln(r_i)]}. \quad (50)$$

Notice that I does not depend on r but on r_i , i.e., the location of the water/air interface. Insertion of (50) into (42) produces:

$$-\frac{D_c (w_a - w_i)}{[\ln(r_a) - \ln(r_i)]} = \frac{\phi r_i dr_i}{V_m dr} \quad (51)$$

an ordinary, non-linear differential equation of first order for $r_i(t)$ that can be solved via separation of variables. Prescribing the initial condition $r_i = r_0$ at $t = 0$ (Fig. 13) and noticing that directly above the water/air interface at r_i , air is saturated with humidity; that is $w_i = w_{\text{sat}}$, one arrives after a few manipulations at:

$$t = \frac{\tau^2 \phi}{4V_m D (w_{\text{sat}} - w_a) \phi_a} \times (r_0^2 [\ln(r_a^2) - \ln(r_0^2) + 1] - r_i^2 [\ln(r_a^2) - \ln(r_i^2) + 1]). \quad (14)$$

This is the time it takes the water/air interface to move from its initial position r_0 at $t = 0$ to r_i . (Notice that it is not possible to solve (14) explicitly for $r_i(t)$). D_c , the effective coefficient of diffusion in porous media is discussed in Sect. 3.5. The structure of (14) implies that the time span t required for the complete evaporation of the imbibed water depends strongly on the atmospheric humidity w_a (or rather on the difference $w_{\text{sat}} - w_a$). Figure 12 illustrates (14) for different atmospheric humidities w_{at} .

Calculation of the porosity of the velamen

The cell is approximated as a prolate spheroid with long and short half axes C and B , respectively. The porosity of the velamen is calculated from the following quantities that have been estimated from SEM photographs: the volume V_c of the inner, void part of the cell, the thickness d of the cell wall,

the cell-wall porosity ϕ_a , and the elongation $\xi := C/B$ of the cells. Denoting the surface of the spheroid by A_c and using the observation that the cell-wall thickness d is small compared with the half axes C and B , the total volume of the cell wall $A_c d$ is divided into a fraction occupied by wall material, $(1 - \phi_a)A_c d$, and a fraction occupied by wall pores, $\phi_a A_c d$.

Porosity is defined as the ratio of the void volume parts to the total volume, that is:

$$\phi = \frac{V_c + \phi_a A_c d}{V_c + A_c d}. \quad (52)$$

The surface of a prolate spheroid is given as:

$$A_c = \frac{2\pi B^2 \left[\xi^2 \arcsin\left(\frac{\sqrt{\xi^2-1}}{\xi}\right) + \sqrt{\xi^2-1} \right]}{\sqrt{\xi^2-1}}. \quad (53)$$

The (unknown) half axis B can be eliminated in favour of the (known) volume V_c employing the relation for the volume of a prolate spheroid:

$$V_c = \frac{4\pi B^2 C}{3} = \frac{4\pi \xi B^3}{3}. \quad (54)$$

Using (53) and (54) in (52), one obtains finally:

$$\phi = \frac{\sqrt{2V_c \xi^2} + \phi_a \sqrt{9\pi \left[\xi^2 \arcsin\left(\frac{\sqrt{\xi^2-1}}{\xi}\right) + \sqrt{\xi^2-1} \right]} d}{\sqrt{2V_c \xi^2} + \sqrt{9\pi \left[\xi^2 \arcsin\left(\frac{\sqrt{\xi^2-1}}{\xi}\right) + \sqrt{\xi^2-1} \right]} d}. \quad (55)$$

Employing the elongations $\xi = 1.5$ for *D. nobile* and $\xi = 1.05$ for the more roundish cells of *M. exilis* produces the numeric results for ϕ given in Table 1.

References

1. T. Gambaryan-Roisman, *Curr. Opin. Colloid Interface Sci.* **19**(4), 320 (2014). <https://doi.org/10.1016/j.cocis.2014.09.001>
2. D. Camuffo, *Water, Air Soil Pollut.* **21**(1-4), 151 (1984)
3. G. Zotz, U. Winkler, *Oecologia* **171**(3), 733 (2013). <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2575-6>
4. W. Barthlott, I. Capesius, *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **88**(3), 379 (1975)
5. D.H. Benzing, W.E. Friedman, G. Peterson, A. Renfrow, *Am. J. Bot.* **70**(1), 121 (1983)
6. A.M. Pridgeon, W.L. Stern, D.H. Benzing, *Am. J. Bot.* **70**(9), 1365 (1983)
7. C.J. Goh, M. Kluge, *Vascular Plants as Epiphytes* (Springer, Berlin, 1989), pp. 139–166
8. T.A.C. Joca, D.C. de Oliveira, G. Zotz, U. Winkler, A.S.F.P. Moreira, *Flora* **230**, 66 (2017)
9. M.M. Kohonen, Å. Helland, *J. Bionic Eng.* **6**(4), 324 (2009)
10. J. Bico, U. Thiele, D. Quéré, *Colloids Surf. A* **206**, 41 (2002)
11. J. Hyväluoma, P. Raiskinmäki, A. Jäsberg, A. Koponen, M. Kataja, J. Timonen, *Phys. Rev. E* **73**, 3 (2006). <https://doi.org/10.1103/physreve.73.036705>

12. M. Sahimi, *Flow and Transport in Porous Media and Fractured Rock: from Classical Methods to Modern Approaches* (Wiley-VCH, Weinheim, 2011)
13. A. Scheidegger, *The Physics of Flow Through Porous Media* (University of Toronto Press, Toronto, 1974)
14. G.P. Partridge, D.M. Lehman, R.S. Huebner, J. Air Waste Manage Assoc. **49**(4), 412 (1999). <https://doi.org/10.1080/10473289.1999.10463812>
15. F.R. Troeh, J.D. Jabro, D. Kirkham, *Geoderma* **27**(3), 239 (1982). [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(82\)90033-7](https://doi.org/10.1016/0016-7061(82)90033-7)
16. N. Nishiyama, T. Yokoyama, *J. Geophys. Res. Solid Earth* **122**(9), 6955 (2017). <https://doi.org/10.1002/2016jb013793>
17. A. Clarke, T.D. Blake, K. Carruthers, A. Woodward, *Langmuir* **18**(8), 2980 (2002)
18. E. Bormashenko, *Wetting of Real Surfaces* (De Gruyter, Berlin, 2013)
19. W.B. Herppich, C.E. Martin, C. Tötze, I. Manke, N. Kardjilov, *Plant. Cell Environ.* **42**(5), 1645 (2019)

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Anhang B Methodik

Betropfung

Was wird ausgewertet

1. Tropfenaufnahme (Zeit)
2. Trocknung der Wurzel (Zeit)
3. Benetzungswinkel

Aufnahme

Die Aufnahmen der Betropfungsversuche werden am Fachbereich Geowissenschaften an der Universität Tübingen durchgeführt. Dazu wird eine Kamera Nikon D5100 verwendet.

Um sowohl die Aufnahme der Tropfen als auch die Abtrocknung der Wurzel beobachten zu können, werden 60 Aufnahmen in den ersten fünf Minuten angefertigt und direkt anschließend 60 Aufnahmen innerhalb einer Stunde. Bei jeder Art werden je 20 Betropfungsversuche durchgeführt.

Die Wasseraufnahme der Wurzel zeigt sich in der Verkleinerung des Tropfens, wie in der Ausbreitung der Verfärbung (aus weiß wird grün) entlang der Wurzel (Arditti 1992 S. 309). Die Ausbreitung wird in ihrem maximalen Zustand gemessen. Die Zeit wird aus den Abständen der Aufnahmen genommen. Aus den so gewonnen Parametern werden die Aufnahmegeschwindigkeit, die Ausbreitungsgeschwindigkeit und die Strecke der Ausbreitung berechnet.

Tropfengröße

Regentropfen haben einen Durchmesser von ca. 0,5 mm bis ca. 5 mm. Die meisten Tropfen befinden sich in einem Bereich von 2 mm bis 3 mm (Benley 1904, Marshall und Palmer 1948, Villermaux und Bossa 2009). Nebeltropfen sind kleiner. Der Regen, wie auch der Nebel oder das atmosphärische Wasser, können sich an Blättern und Ästen der Trägerpflanze und anderer Pflanzen sammeln und dann auf die Orchideen tropfen oder direkt von der Orchidee aufgenommen werden. Als mittlere Richtgröße wird für die Untersuchung eine Tropfengröße von ca. 2,4 mm Durchmesser und einem Volumen von ca. 9,2 μ l ausgewählt. Es wird eine Kanüle ausgewählt, die diese Tropfengröße bildet. Die

Tropfen werden mittels dieser Kanüle auf die zu untersuchenden Objekte gegeben.

Auswertung der Bilder

Zur Vermessung der Aufnahmen wird die Software ImageJ v 1.51 verwendet. Die daraus gewonnenen Daten werden mit Excel und SPSS ausgewertet. Für die Statistik wird zuerst ein Histogramm mit Normalverteilungskurve erstellt. Je nach Ergebnis wird bei einer Normalverteilung eine ANOVA und bei keiner Normalverteilung ein Kruskal-Wallis-Test jeweils mit einem paarweisen Vergleich durchgeführt.

REM-Aufnahmen

Bestimmung des Zellvolumens

Die Zellen des Velamen haben die Form eines Polyeders. Damit liegt die Form zwischen einem Quader und einem Ellipsoid (siehe Abb. 18 auf Seite 22). Der überwiegende Teil der Zellen tendiert jedoch eher zu der Form eines Ellipsoids. Für die Bestimmung des Zellvolumens wird daher die Volumenberechnung für ein Ellipsoid ausgewählt. Die Daten für die Länge, Breite und Höhe der Zellen werden aus den Längs- und Querschnitten der REM-Aufnahmen gewonnen.

Bestimmung der Porosität

Für die Bestimmung der Porosität (Oberflächenporosität und Porosität im Velamen) wird aus den REM-Aufnahmen ein Bereich ausgewählt und ausgemessen. Innerhalb dieses Bereiches werden die einzelnen Wandporen in ihrer Größe gemessen und addiert. Die Porosität ergibt sich durch Division der Gesamtgröße der Poren durch die Gesamtfläche des ausgewählten Bereiches. Für jede Art werden je zehn Bereiche aus den REM-Aufnahmen, jeweils für die Oberflächenporosität und die Porosität im Velamen, ausgewählt. Die Porosität wird sowohl in Längs- wie in Querrichtung der Wurzel gemessen.

Wie in Kapitel 2 Seite 4 beschrieben ist die Exodermis ein Hindernis für die Weiterleitung des Wassers (Benzing 1990 S.101) in den Cortex. Bei der Bestimmung der Porosität der Exodermis muss berücksichtigt werden, dass die langen Exodermiszellen für Wasser undurchlässig sind. Verschiedene Arten

(Ad und Me) besitzen Aeration Cells, diese dienen nur der Belüftung dienen, die Berechnung der Durchlässigkeit wird dementsprechend angepasst.

Bei wenigen Arten (Ad, Ea und Pc) gibt es an den Durchlasszellen noch eine zusätzliche Gewebeschicht, die Tilosomen (Pridgeon et al 1983). Die Tilosomen sind ein schwammartiges Gewebe. Die Porosität dieser Schicht wird ebenfalls bestimmt.

Bestimmung der Ausrichtung der Velamenzellen

Bewegt sich das Wasser im Velamen schneller in Längs- oder in Querrichtung? Eine entscheidende Rolle hierfür dürfte die Ausrichtung der Velamenzellen spielen. Jede Orchideenart hat eine unterschiedliche Anzahl von Zellschichten. Die Ausbreitung des Wassers könnte somit durch unterschiedliche Ausrichtungen der Velamenzellen in den verschiedenen Zellschichten beeinflusst werden. Daher werden zwölf Winkelmessungen je vorhandener Zellschicht je Art durchgeführt.

Zur Verdeutlichung der Ausrichtung dient die Abb. 20 auf Seite 24. Sie zeigt eine Skizze des Längsschnittes der Orchideenwurzel. V steht für Velamen, D für Durchlasszelle, Ex für Exodermis, α für den Winkel der Ausrichtung der Zellen.

Vorbereitung für die REM-Aufnahme

Von den Orchideen werden von frischen Pflanzenwurzelstücken drei Millimeter lange Längsschnitte und komplette Querschnitte angefertigt. Um Gewebekollabierungen zu vermeiden, werden die Pflanzenteile gefriergetrocknet (Müller 1957, Bruttini et al 1991, Tsinontides et al 2004, Popielarska-Konieczna et al 2010). Die Schnitte werden in Falcon™ 15 mL Conical Centrifuge Tubes gegeben. Diese werden mit flüssigem Stickstoff zur Schockfrostung gefüllt und bei -80°C gefroren gehalten. Danach kommen die Röhrchen in den Gefriertrockner und werden bei 0.77 mbar über 24 Stunden gefriergetrocknet. Für die Gefriertrocknung wird das Modell Alpha1 von der Firma Christ verwendet. Anschließend werden die gefriergetrockneten Proben auf die Halter für das REM aufgebracht und mit Platin bedampft und bedeckt. Dazu wird der Sputter Coater BAL-TEC Model SCD 005/CEA 035 verwendet.

Die so vorbereiteten Proben werden im REM angeschaut. Die Vorbereitungen zu den Aufnahmen werden im Fachbereich Geowissenschaften an der Universität Tübingen durchgeführt.

Gerät

Für die Aufnahme wird ein Scanning Electron Microscope LEO Model 1450 VP verwendet. Die Aufnahmen werden ebenfalls im Fachbereich Geowissenschaften an der Universität Tübingen durchgeführt.

Aufnahmen

Neben einer Übersichtsaufnahme der jeweiligen Wurzelstücke werden Aufnahmen in einer Vergrößerung von 250, 500, 1000 und 2000 angefertigt.

Die Aufnahmen werden mittels ImageJ, Excel und SPSS ausgewertet. Mit Hilfe von SPSS wird zuerst ein Histogramm mit Normalverteilungskurve erstellt. Je nach Ergebnis wird bei einer Normalverteilung eine ANOVA und bei keiner Normalverteilung ein Kruskal-Wallis-Test jeweils mit einem paarweisen Vergleich durchgeführt.

MRT-Aufnahmen

Das MRT bietet eine gute Möglichkeit, in das innere Gewebe zu blicken, ohne dabei das zu untersuchende Objekt selbst zu zerstören (Chudek und Hunter 1997, Hesse et al 2016). Mit dem MRT kann die Wasserverteilung innerhalb der Orchideenwurzel dargestellt werden. Bei den MRT-Aufnahmen gibt es dabei unterschiedliche Möglichkeiten Bilder bzw. Sequenzen aufzunehmen (Brown et al 2014 S. 637ff):

1. Die Messung der Protonendichte (Protondensity PD). Die Messung der PD zeigt das freie Wasser sehr gut an.
2. Aufnahme von T1 Maps: Diese eignen sich gut zur Darstellung von fettreichem Gewebe und des darin gespeicherten Wassers (Weishaupt et al 2009 S. 9f).
3. Aufnahme von T2 Maps: T2 Diese eignen sich am besten zur Darstellung von stationären Flüssigkeitsräumen (Weishaupt et al 2009 S. 11f).

Da sich der Wassergehalt innerhalb einer Stunde im Velamen jedoch relativ schnell ändert, kommen für die Darstellung des Velamen T2 gewichtete

Aufnahmen nicht in Frage. Die schnelle Änderung des Wassergehaltes führt zu Artefakten bei den Aufnahmen. Das Velamen ist ein fettarmes Gewebe. T1 gewichtete Aufnahmen zur Darstellung des Velamen sind daher ebenfalls nicht geeignet.

Die Messung der PD der Luftwurzeln und deren Darstellung zeigen somit die beste Möglichkeit, um die Verteilung des Wassers zu analysieren (Tofts 2003 S.85ff). Ein weiterer Aspekt, der für eine Messung der PD spricht, ist die Auflösung der Wurzel. Mit der PD-Gewichtung lässt sich Auflösung von 0,1 x 0,1 x 0,5 mm darstellen. Bei den T1- oder der T2-Maps wird nur eine Auflösung von 0,2 x 0,2 x 2,0 mm erreicht. Bei einer durchschnittlichen Velamendicke über alle Orchideen von ca. 235 µm, ist dies ein weiterer entscheidender Faktor für die Verwendung der PD-Aufnahmen zur Beurteilung des Velamen. Von Interesse wären noch PD gewichtete 3D-Aufnahmen der Wurzel, eine 3D-Aufnahme dauert jedoch bis zu einer Stunde. D.h. für die Beurteilung des Velamen kommt auch diese Aufnahme nicht in Frage. T1 und T2 gewichtete Aufnahmen eignen sich eher zur Darstellung des Cortex (Brown et al 2014 S.739 ff), da das Wasser dort länger verbleibt als im Velamen.

Für das Velamen gilt: Je heller die PD-Aufnahme, desto mehr freies Wasser ist in den verschiedenen Geweben enthalten. Durch Zeitintervalle der Aufnahmen und deren Vergleich wird somit die Veränderung der Wasserverteilung dokumentiert (Connelly et al 1987, Köckenberger 2001, Holbrook et al 2001, Scheenen et al 2002, Clearwater und Clark 2003, Köckenberger et al 2004, Van As 2007, Schulze-Till et al 2009, Van As et al 2009).

Gerät und Einstellungen

Für die Aufnahme wird ein MRT Siemens 1.5T Magnetom Vision MRI verwendet. Aufgenommen werden 20 Schichten mit einer Pixelgröße von 0,1 x 0,1 mm und einer Schichtdicke von 0,5 mm. Die MRT-Aufnahmen werden am Universitätsklinikum Tübingen in der Abteilung experimentelle Radiologie durchgeführt.

Aufnahmen

Mit den MRT-Aufnahmen soll die zeitliche Verteilung des Wassers innerhalb des Velamen dargestellt werden. Dazu wird eine Aufnahme in trockenem

Zustand durchgeführt, sowie direkt nach der Befeuchtung und in regelmäßigen Abständen danach (30 Minuten, 60 Minuten und 120 Minuten nach der Befeuchtung).

Auswertung

Für die Auswertung der MRT-Bilder wird ImageJ verwendet. Wegen der geringen Auflösung der Bilder wird der Wassergehalt bei den Aufnahmen jeweils geschätzt und in Prozent angegeben. Für die Erstellung der T1-Maps und der T2-Maps wird Matlab und ein von der Sektion für experimentelle Radiologie Tübingen entwickeltes Programm in Matlab verwendet.

Lichtmikroskopie

Vorbereitung

Die Anfertigung der Dauerpräparate erfolgt folgendermaßen. Die Proben werden in eine Lösung von PEG 2000 und Wasser im Mischverhältnis von 1:1 gegeben. Sie werden für drei Tage in einen Trockenschrank bei 60°C gestellt. Das Wasser sollte dann fast vollständig verdunstet sein. Anschließend werden die Proben in reines PEG 2000 geben und einen Tag bei 60° C gehalten. PEG 2000 muss dazu erst verflüssigt werden und wird mit Glycerin versetzt, damit es beim Aushärten nicht spröde wird. Auf 20g PEG2000 kommen 0,5 ml Glycerin. Die so behandelten Proben lässt man dann in Blöcken bei Zimmertemperatur aushärten. Diese werden dann bis zur weiteren Verwendung im Kühlschrank gelagert (Rüggeberg et al 2008).

Aus diesen Blöcken werden dann 30 µm dicke Schnitte mit dem Mikrotom hergestellt. Die Schnitte werden mit Aqua dest. gewaschen. Zum Färben werden die Schnitte für fünf Minuten in Astrablau übertragen. Die überschüssige Farbe wird mit Aqua dest. ausgewaschen. Dann kommen die Schnitte zur Färbung für drei Minuten in eine Safranin-Lösung. Zur Differenzierung werden die Schnitte für jeweils fünf Minuten in folgender Reihenfolge in aufsteigende Ethanolgehalte gegeben, 70%, 90% und 100%. Zum Abschluss werden die Proben nochmals mit Aqua dest. gewaschen. Zur Einbettung wird etwas Glycerin-Gelatine (n. Kaiser) auf einen Objektträger gegeben und durch Erwärmen verflüssigt. Die Gelatine sollte dabei nicht zu

stark erwärmt werden. Die zuvor hergestellten Proben werden in die Gelatine gelegt. Ein Deckglas wird aufgelegt und das Präparat lässt man danach abkühlen (Gerlach 1977; Wanner 2010 S.224).

Aufnahme

Die Aufnahmen der Dauerpräparate werden im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart mit einem Digitalmikroskop KEYENCE VHX-500F angefertigt. Die Aufnahmen erfolgen mit unterschiedlichen Vergrößerungen. Nach einer Übersichtsaufnahme des gesamten Quer- und Längsschnittes der Wurzel werden für die Auswertung die jeweiligen interessanten Wurzelabschnitte in den dafür notwendigen Vergrößerungen ausgewählt.

Anhang C Bilder zur Struktur des Velamen

Angraecum didieri (Ad)

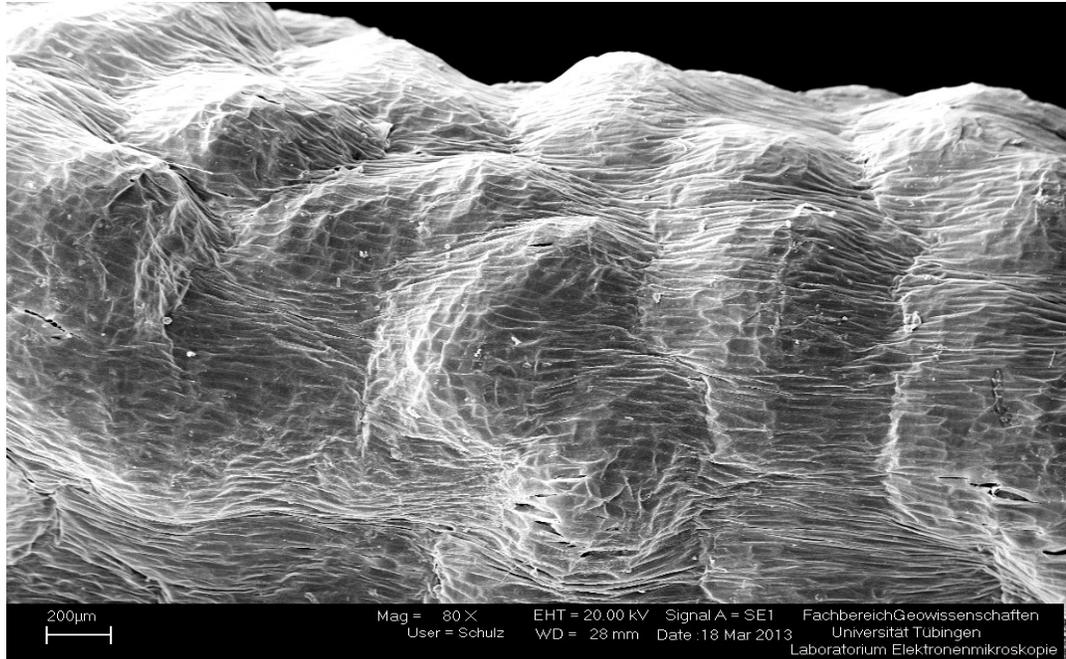


Abb. 29 REM Übersichtsaufnahme *Ad* Oberfläche

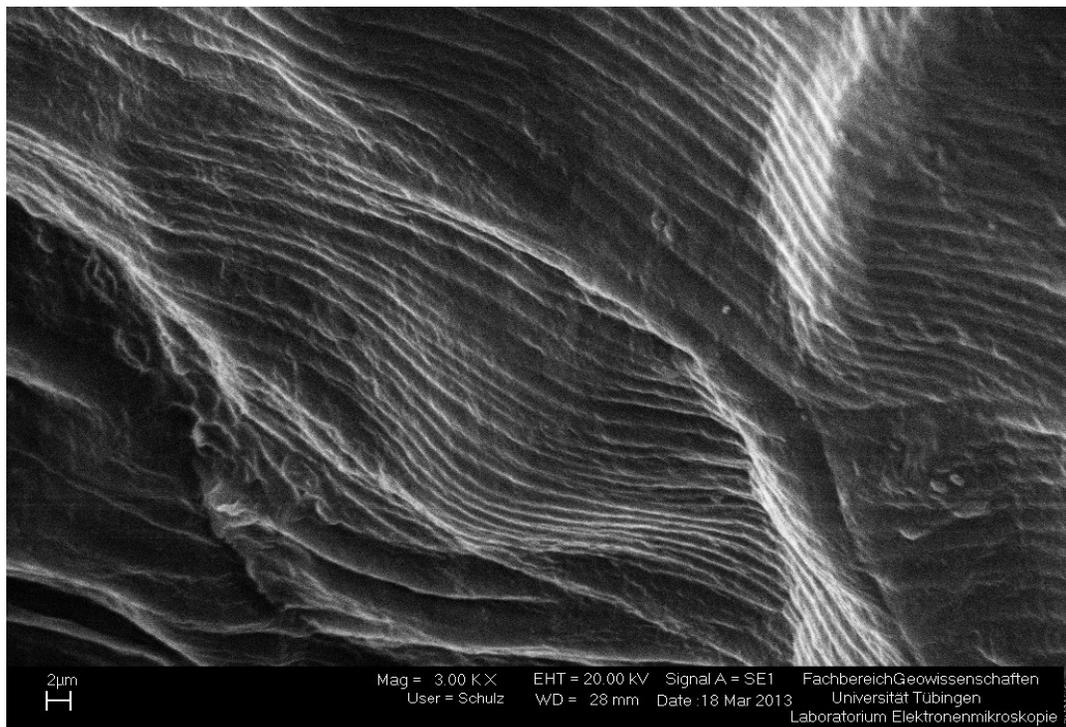


Abb. 30 REM Detailaufnahme *Ad* Oberfläche

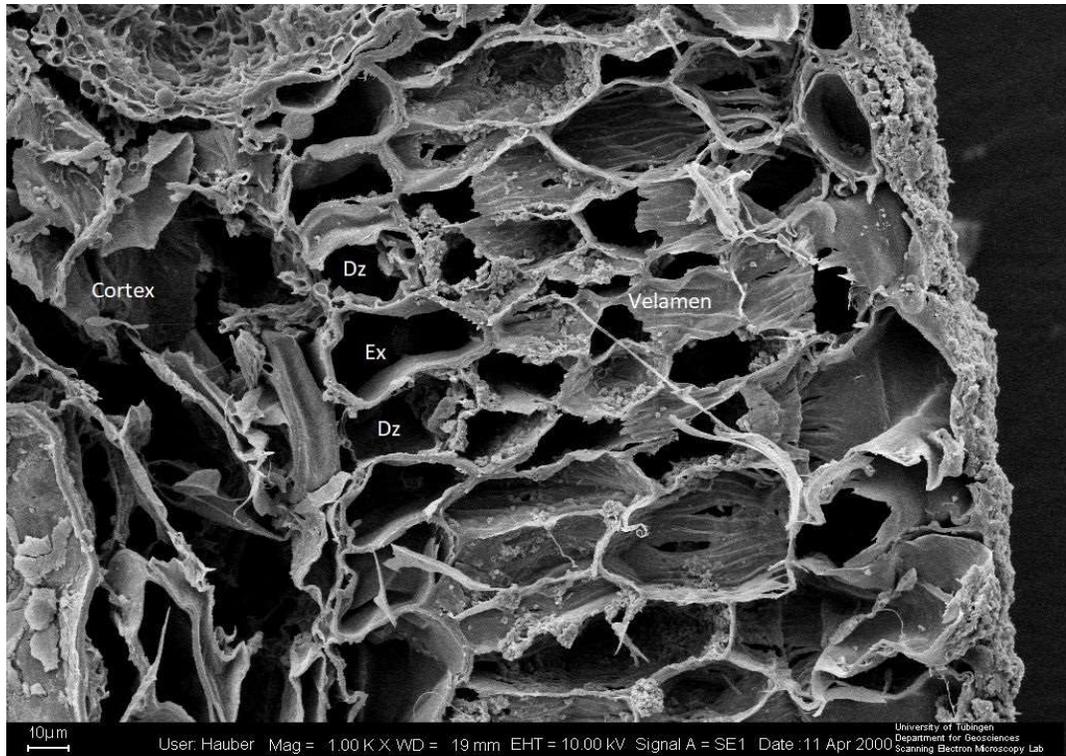


Abb. 31 REM Detailaufnahme Ad Querschnitt

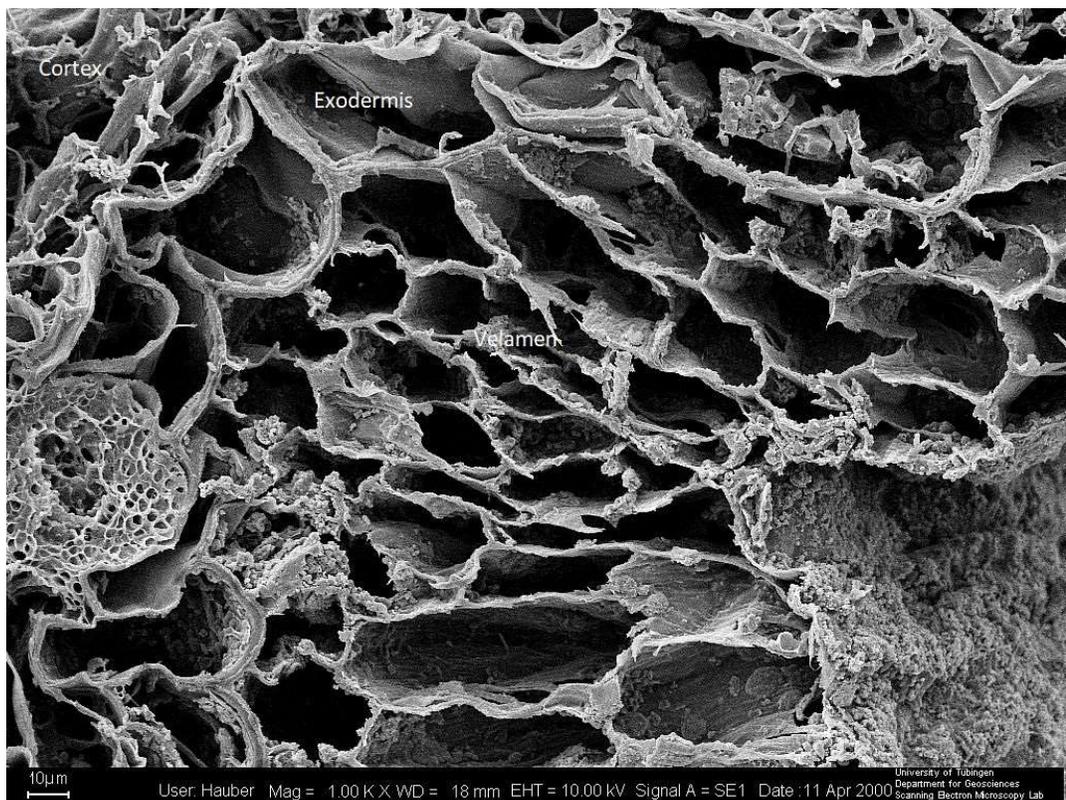


Abb. 32 REM Detailaufnahme Ad Querschnitt

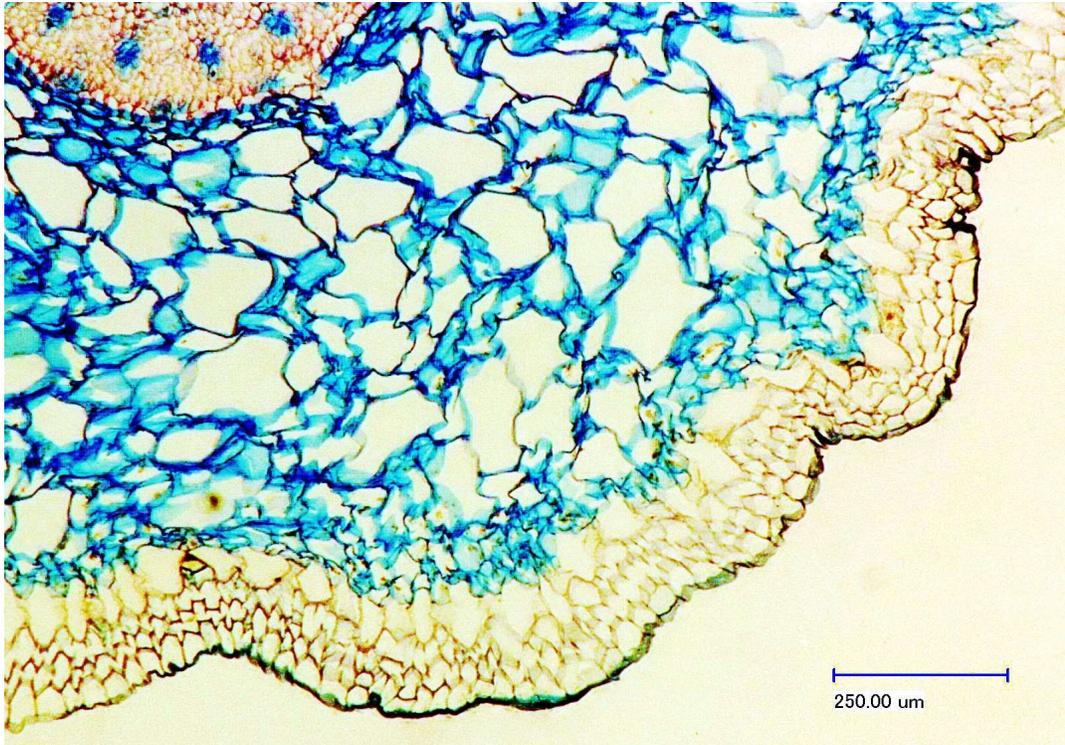


Abb. 33 Lichtmikroskop Detailaufnahme Ad Querschnitt

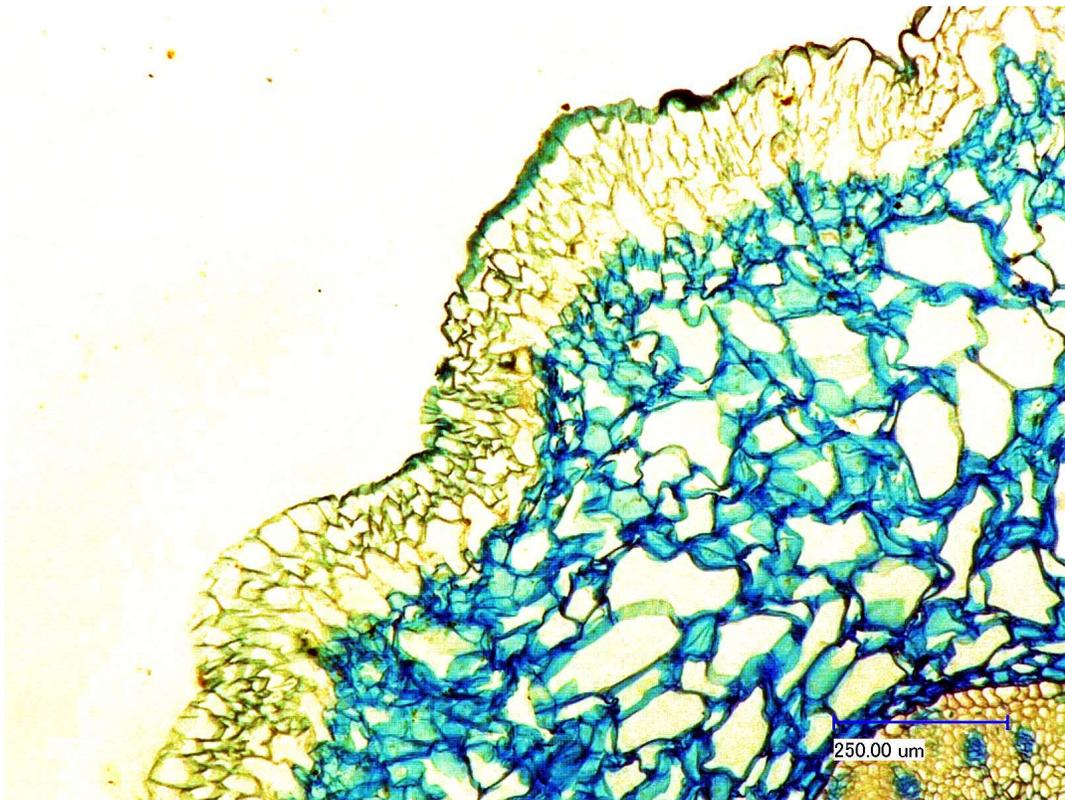


Abb. 34 Lichtmikroskop Detailaufnahme Ad Querschnitt

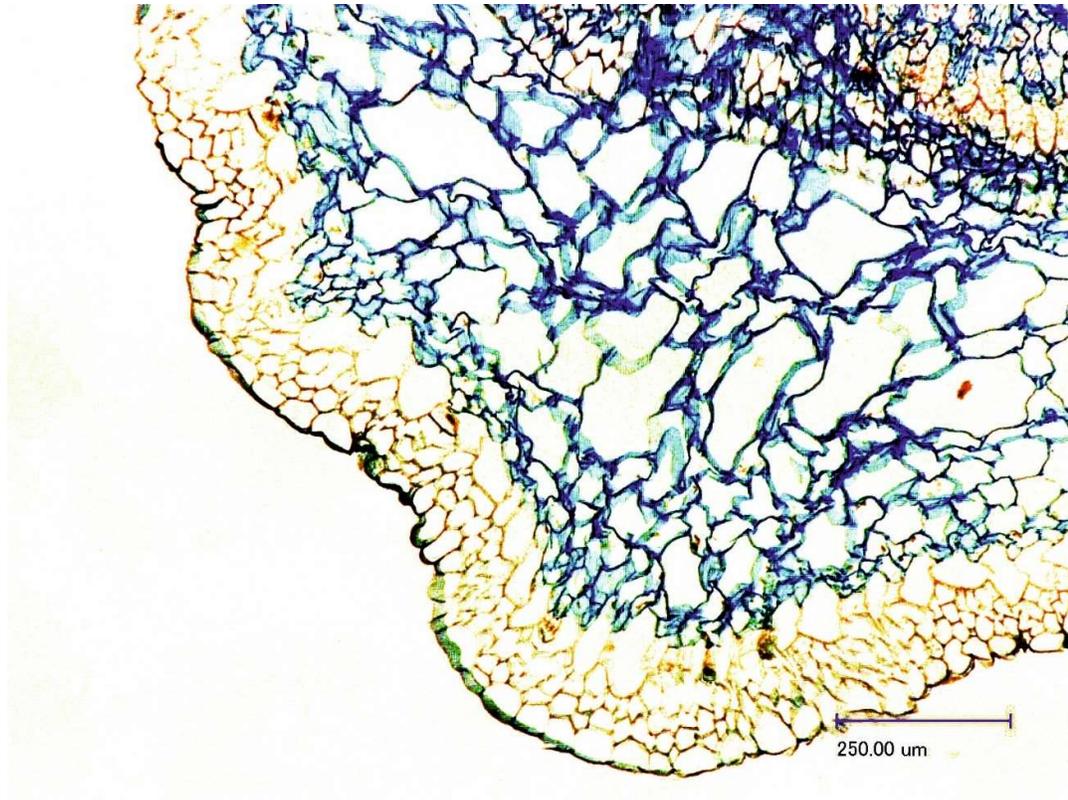


Abb. 35 Lichtmikroskop Detailaufnahme Ad Querschnitt

***Dendrobium densiflorum* (Dd)**

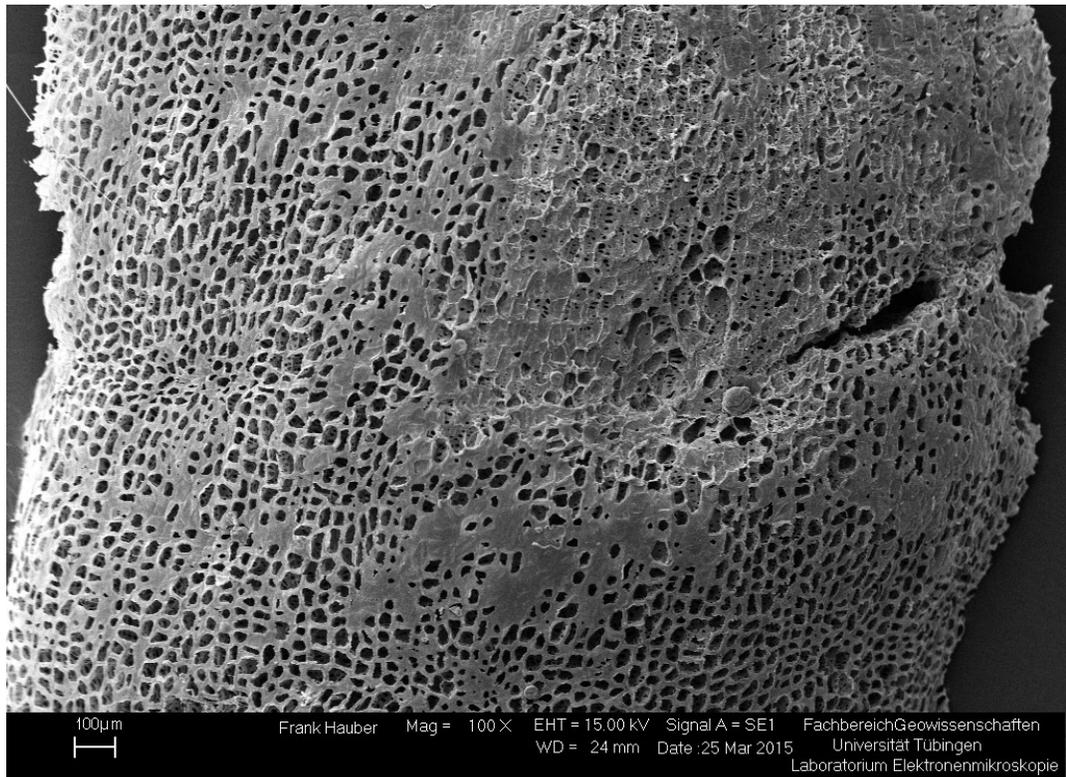


Abb. 36 REM Übersichtsaufnahme Dd Oberfläche

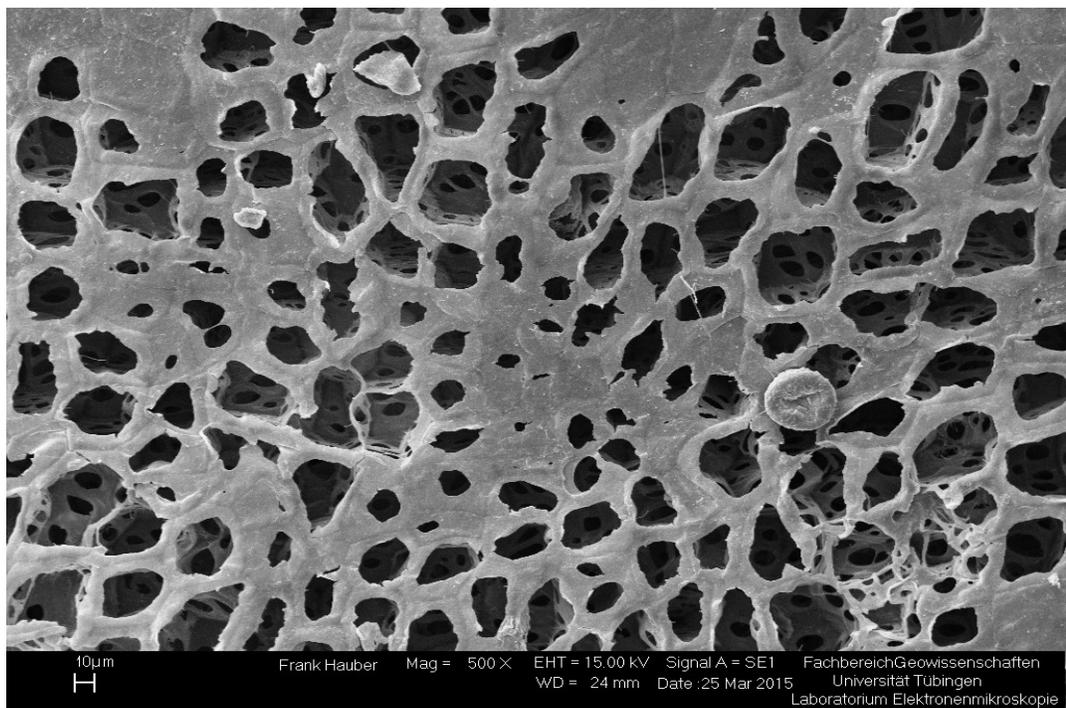


Abb. 37 REM Detailaufnahme Dd Oberfläche

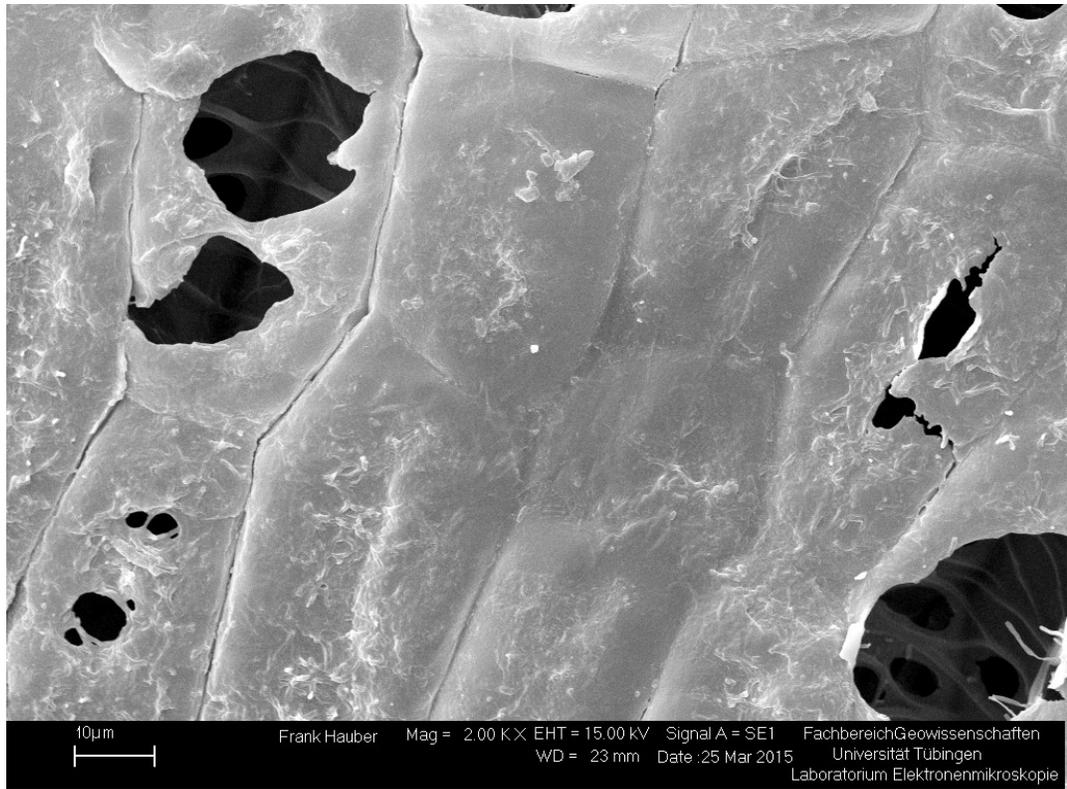


Abb. 38 REM Detailaufnahme *Dd* Oberfläche

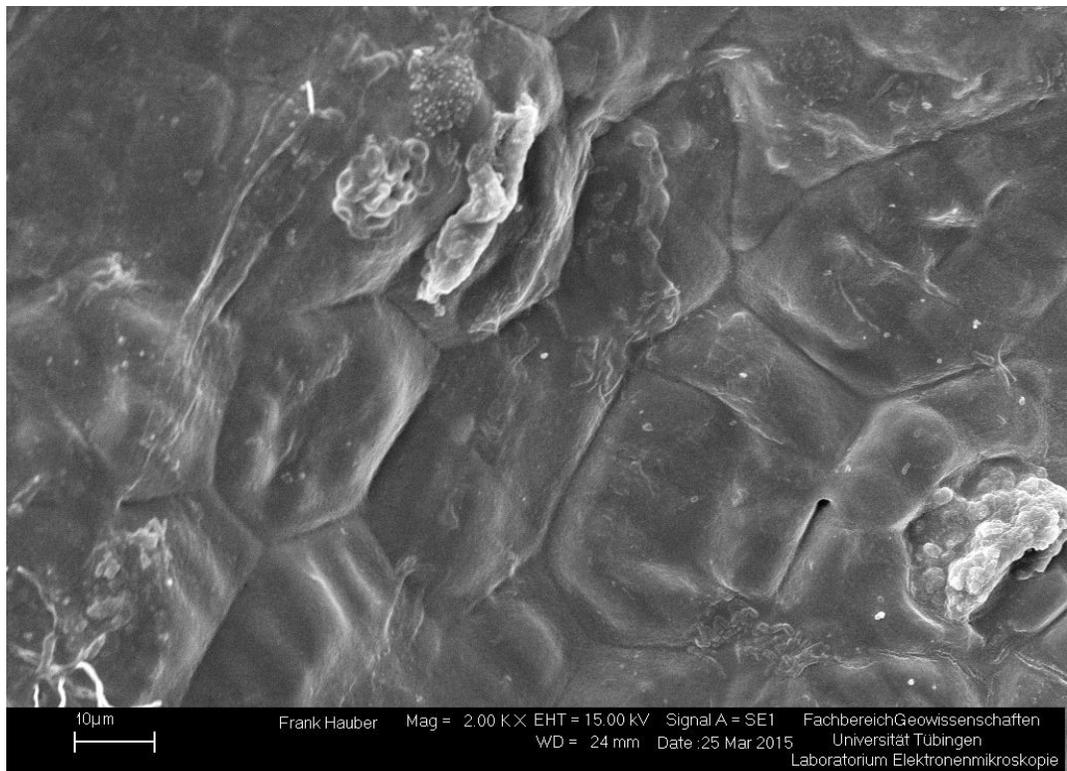


Abb. 39 REM Detailaufnahme *Dd* Oberfläche

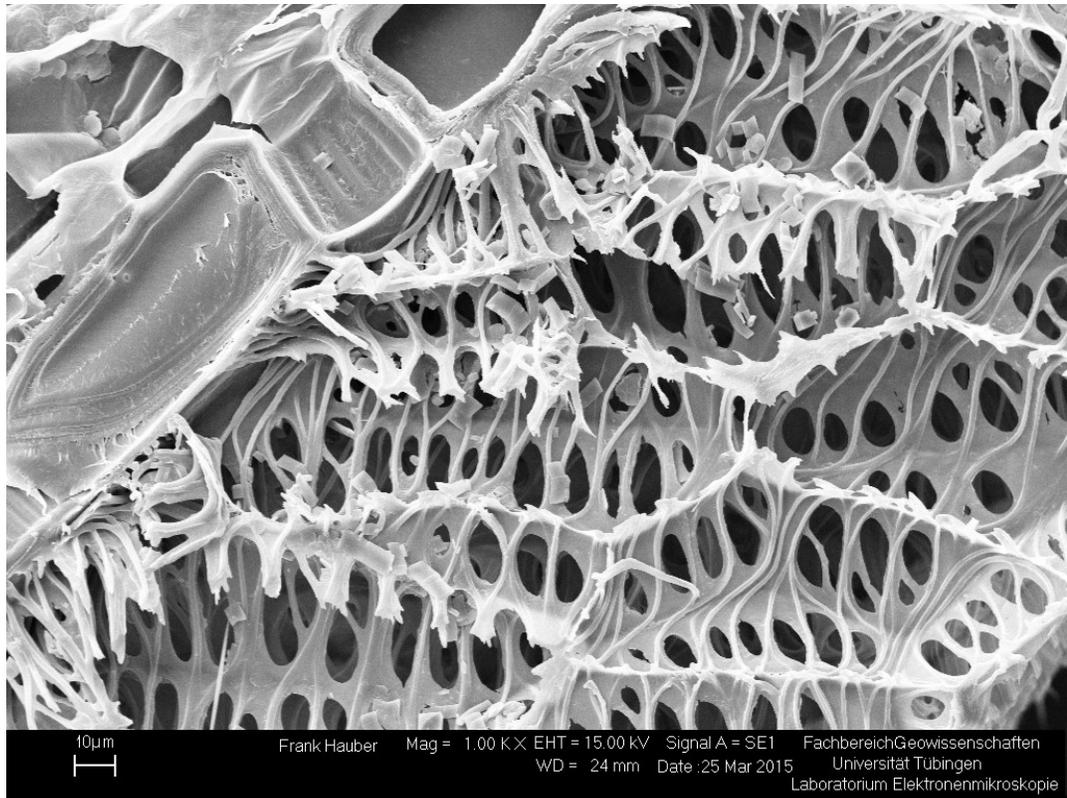


Abb. 40 REM Detailaufnahme *Dd* Längsschnitt

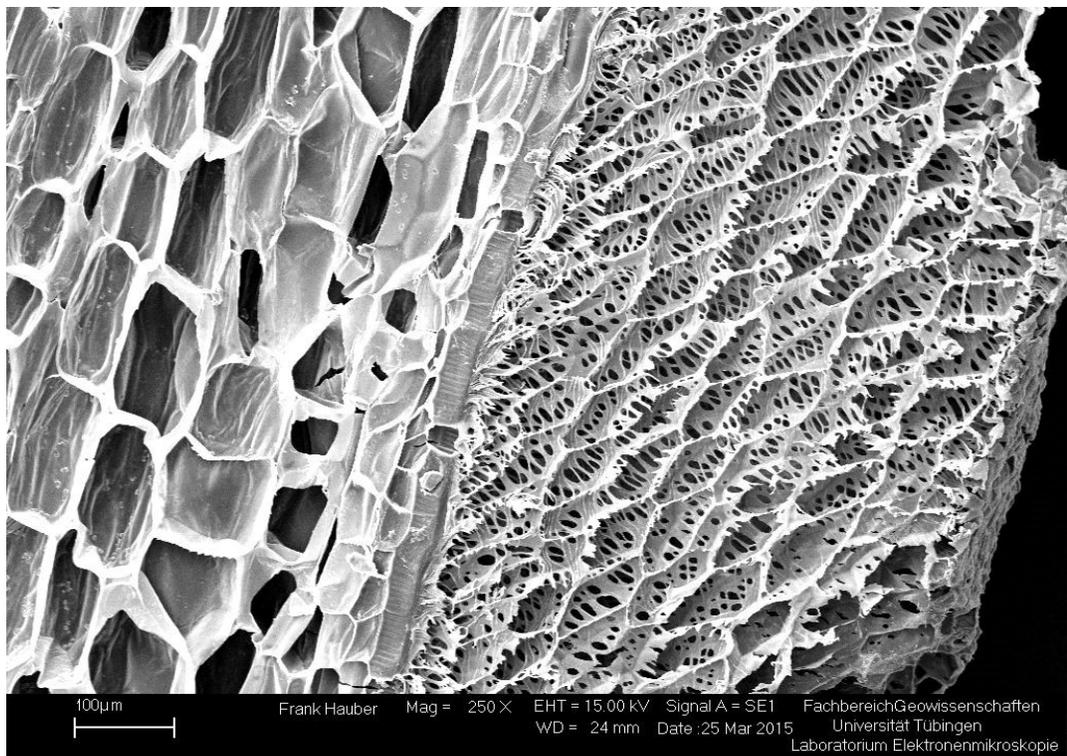


Abb. 41 REM Detailaufnahme *Dd* Längsschnitt

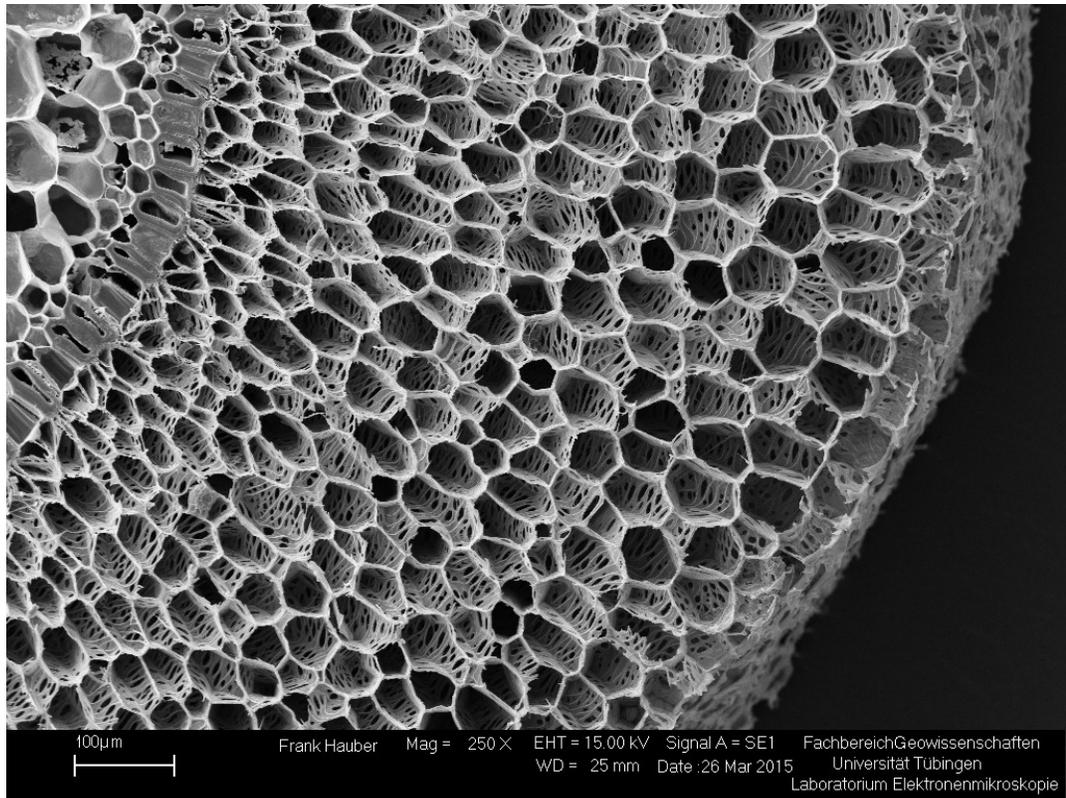


Abb. 42 REM Detailaufnahme *Dd* Querschnitt

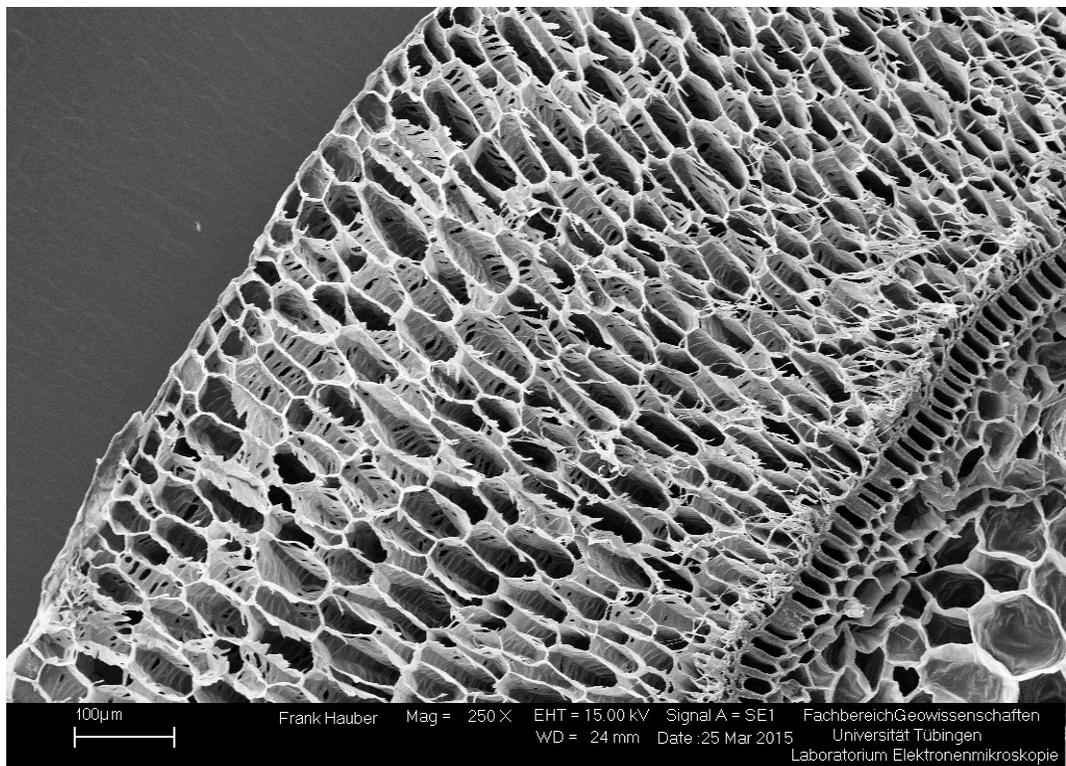


Abb. 43 REM Detailaufnahme *Dd* Querschnitt

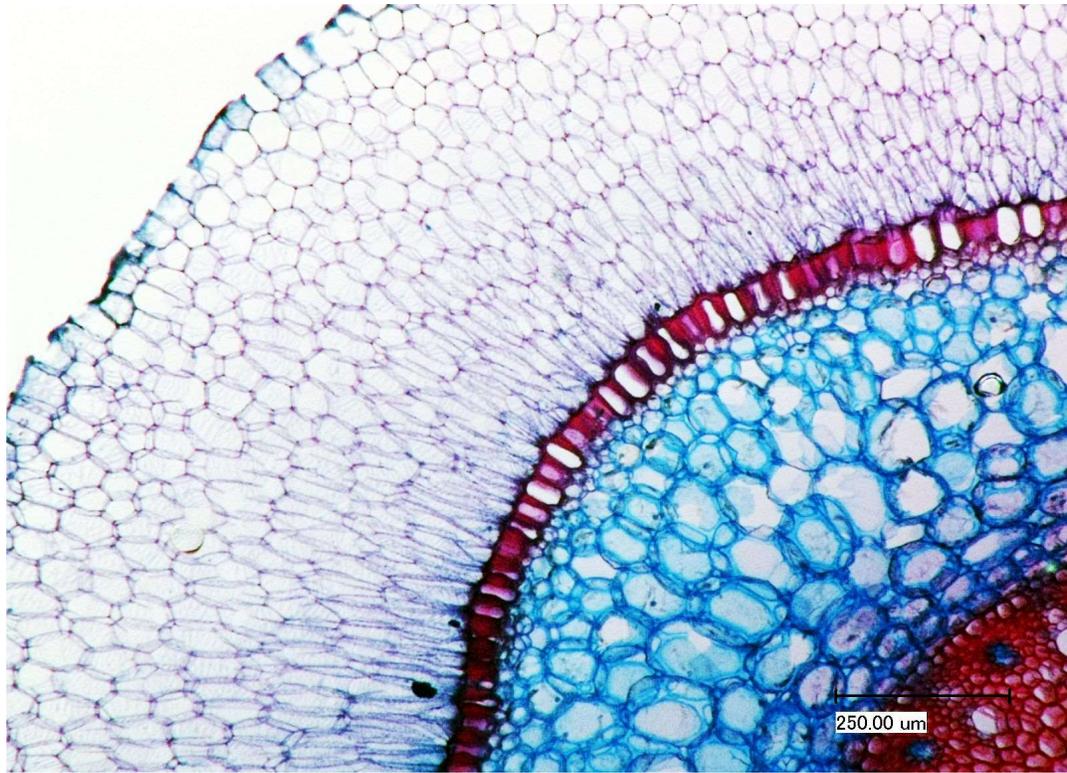


Abb. 44 Lichtmikroskop-Detailaufnahme *Dd* Querschnitt

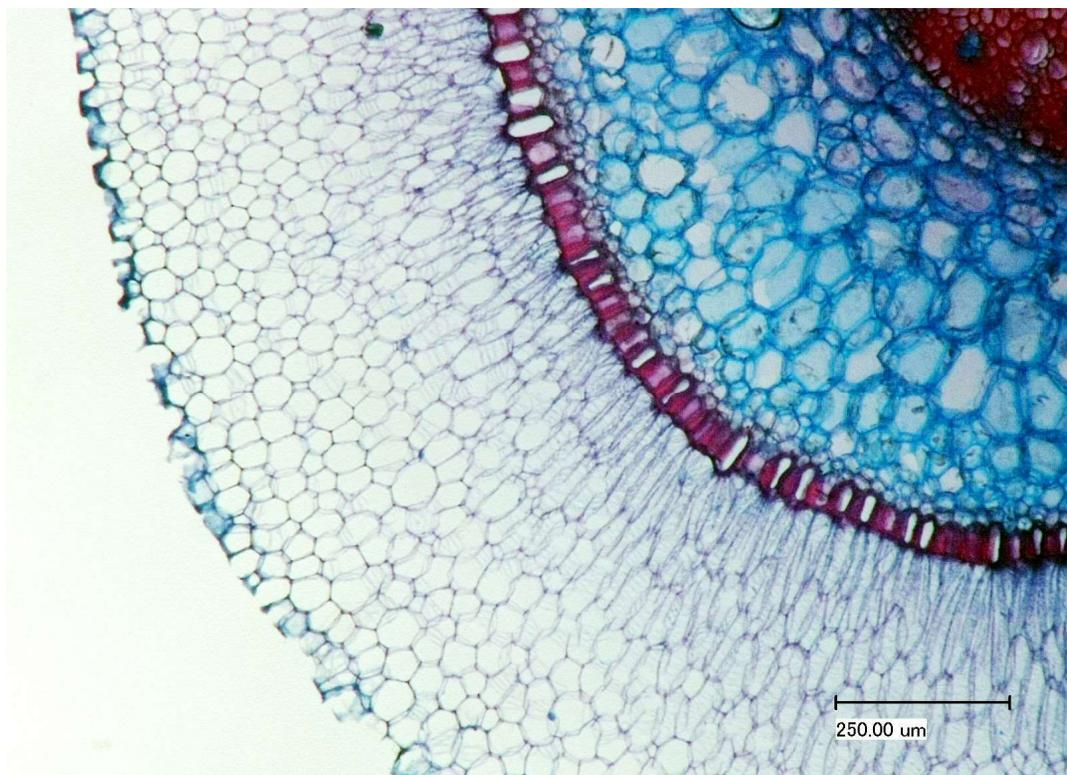


Abb. 45 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Dd* Querschnitt



Abb. 46 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Dd* Querschnitt

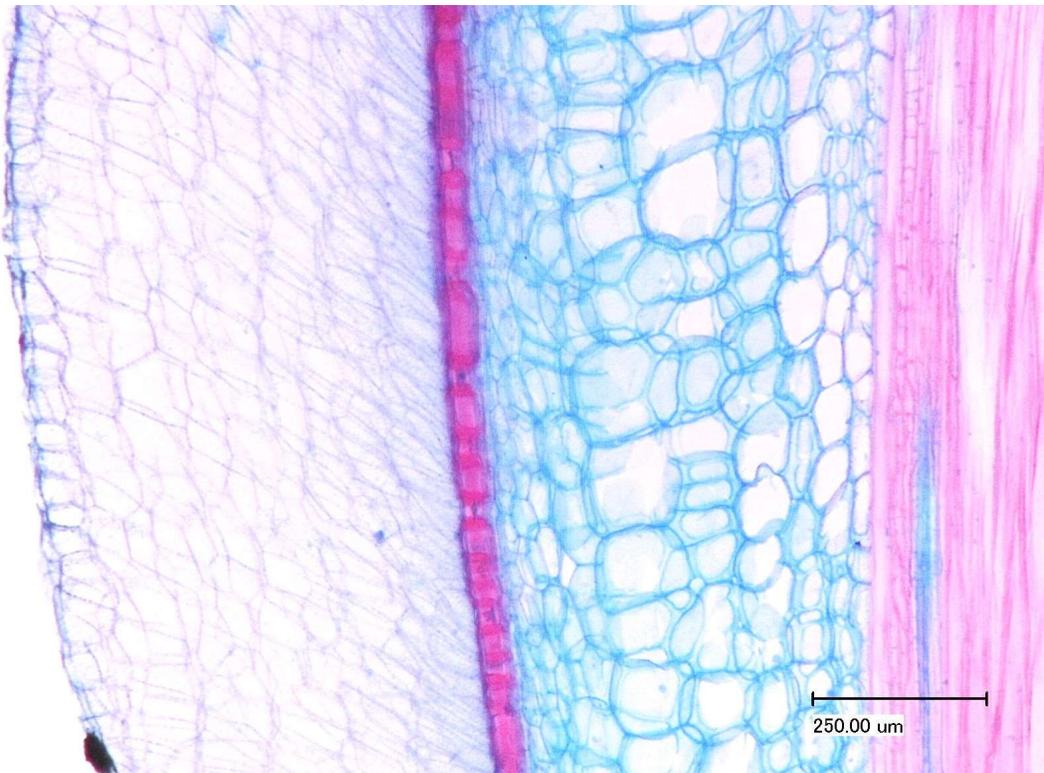


Abb. 47 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Dd* Längsschnitt

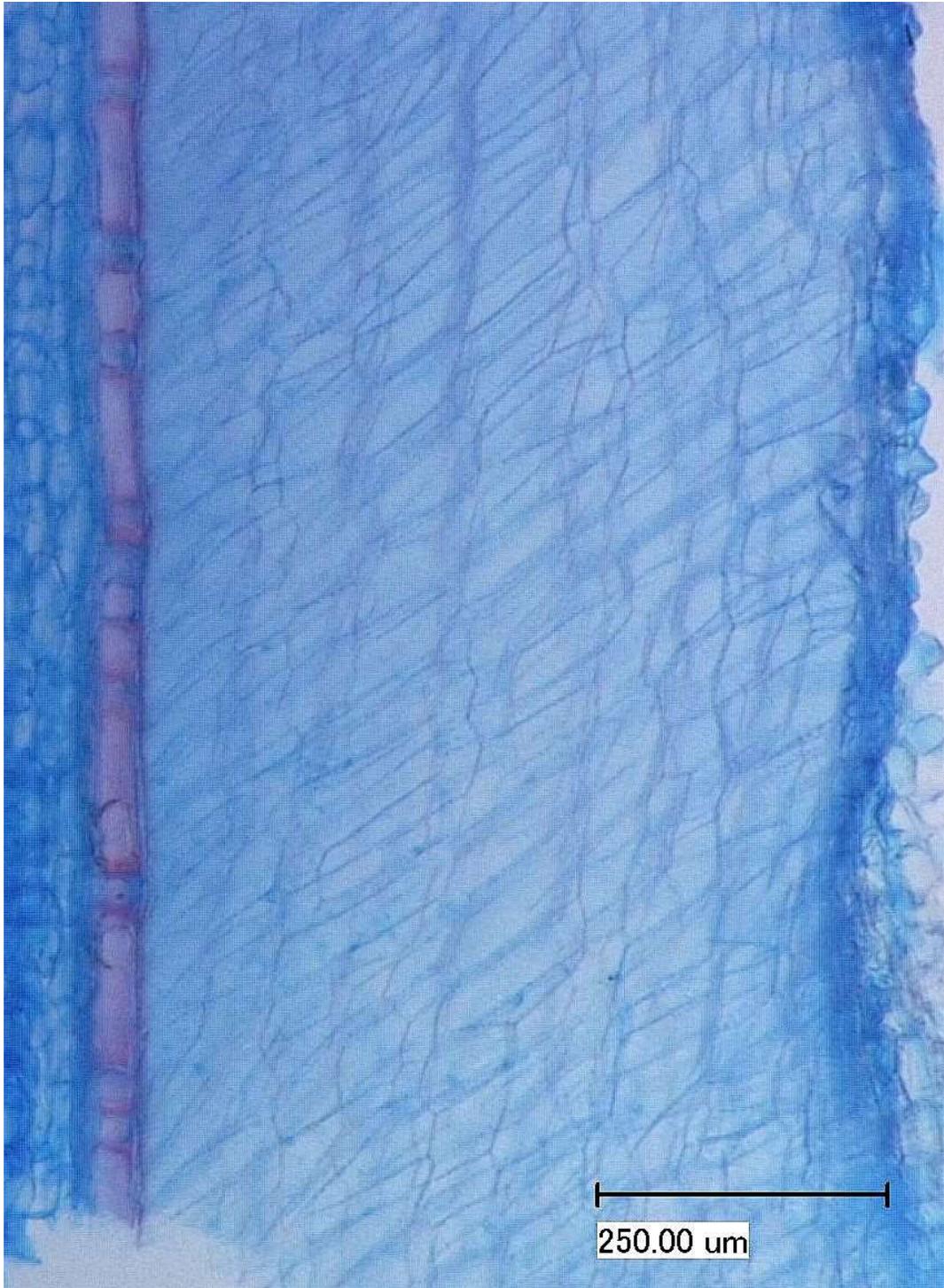


Abb. 48 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Dd* Längsschnitt

***Dendrobium nobile* (Dn)**

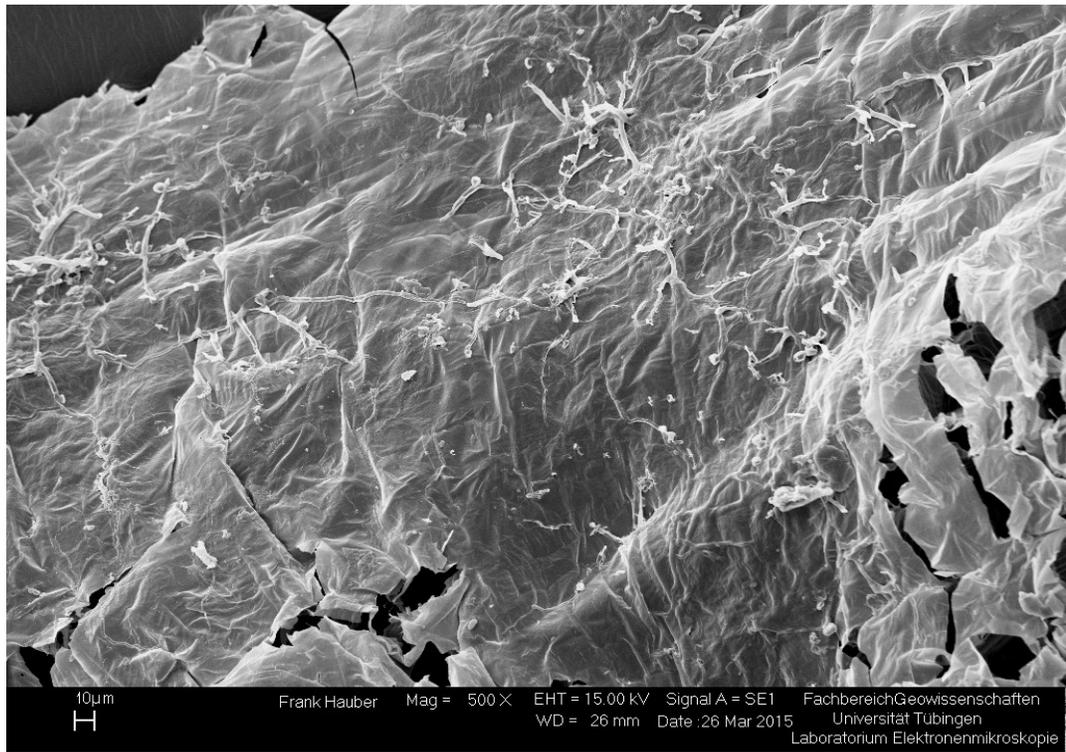


Abb. 49 REM Detailaufnahme *Dn* Oberfläche

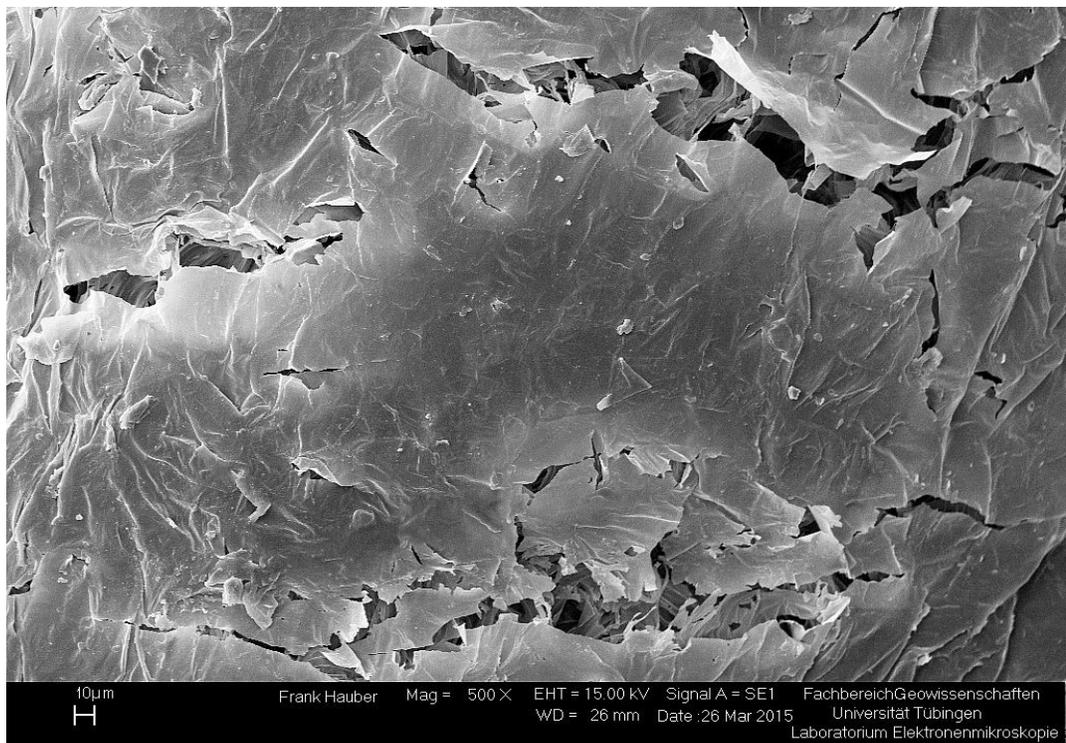


Abb. 50 REM Detailaufnahme *Dn* Oberfläche

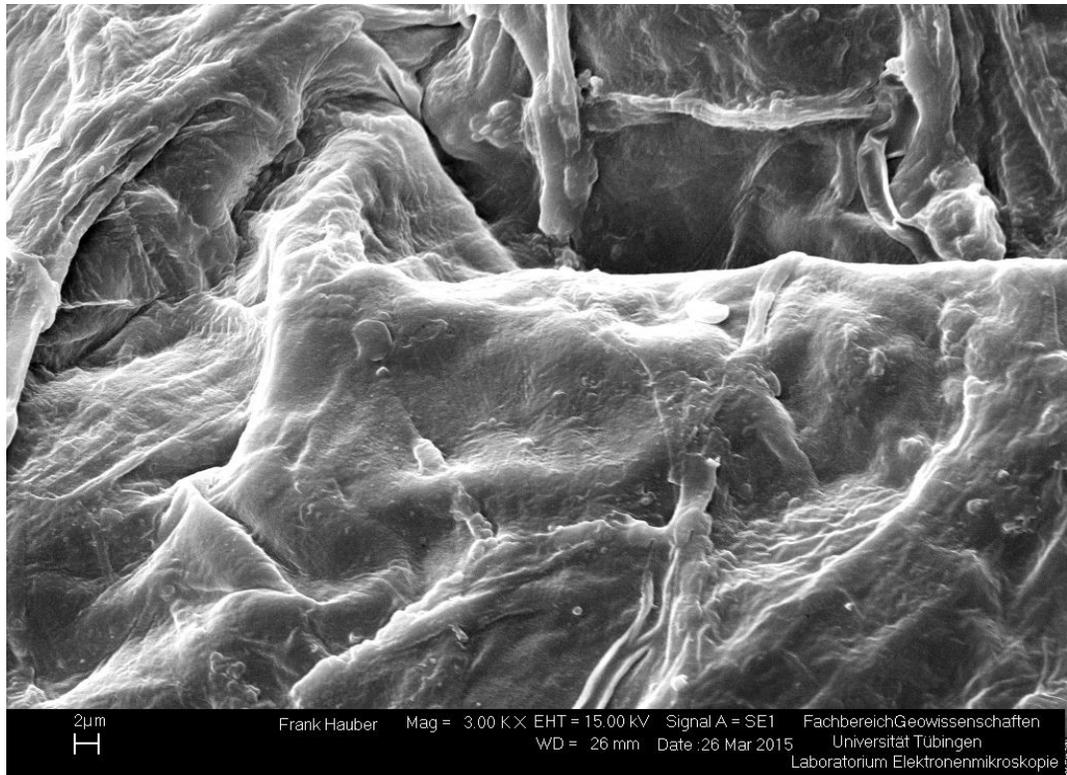


Abb. 51 REM Detailaufnahme *Dn* Oberfläche

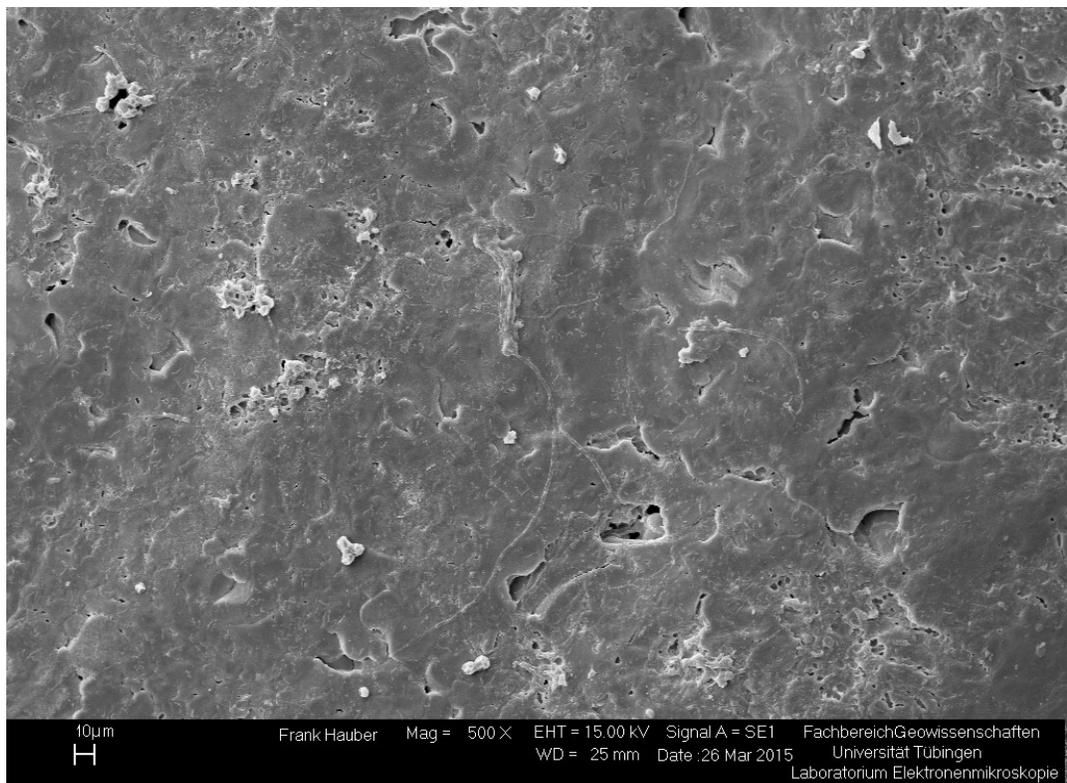


Abb. 52 REM Detailaufnahme *Dn* Oberfläche

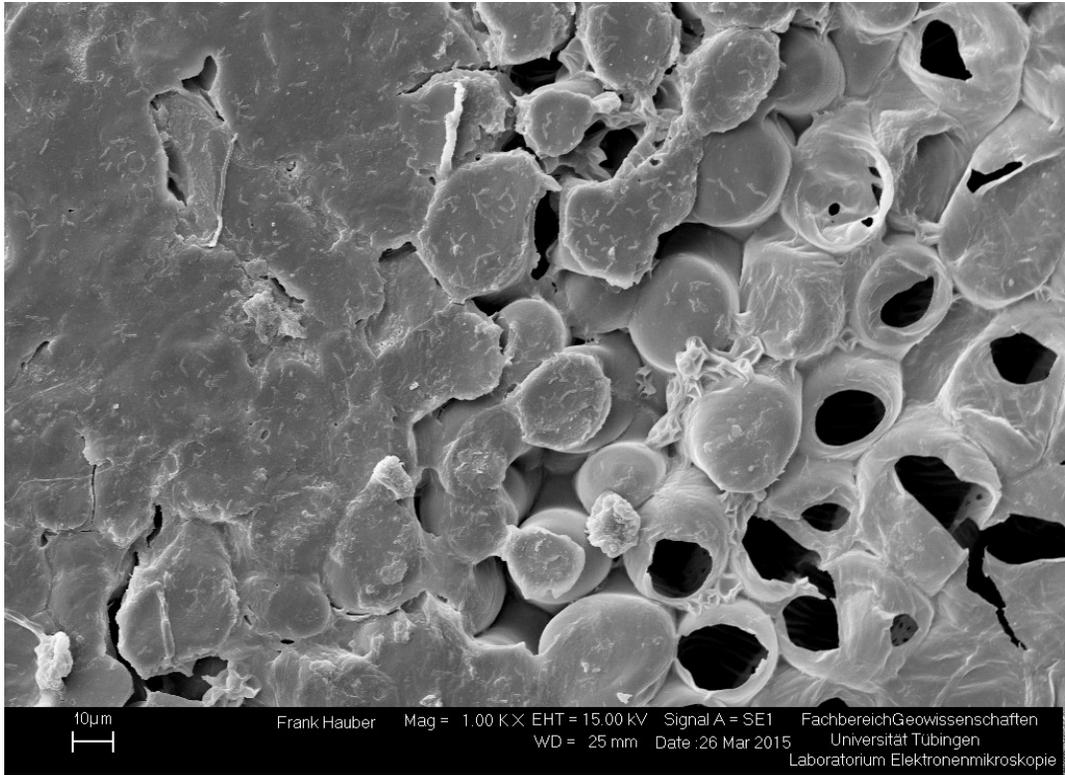


Abb. 53 REM Detailaufnahme *Dn* Oberfläche

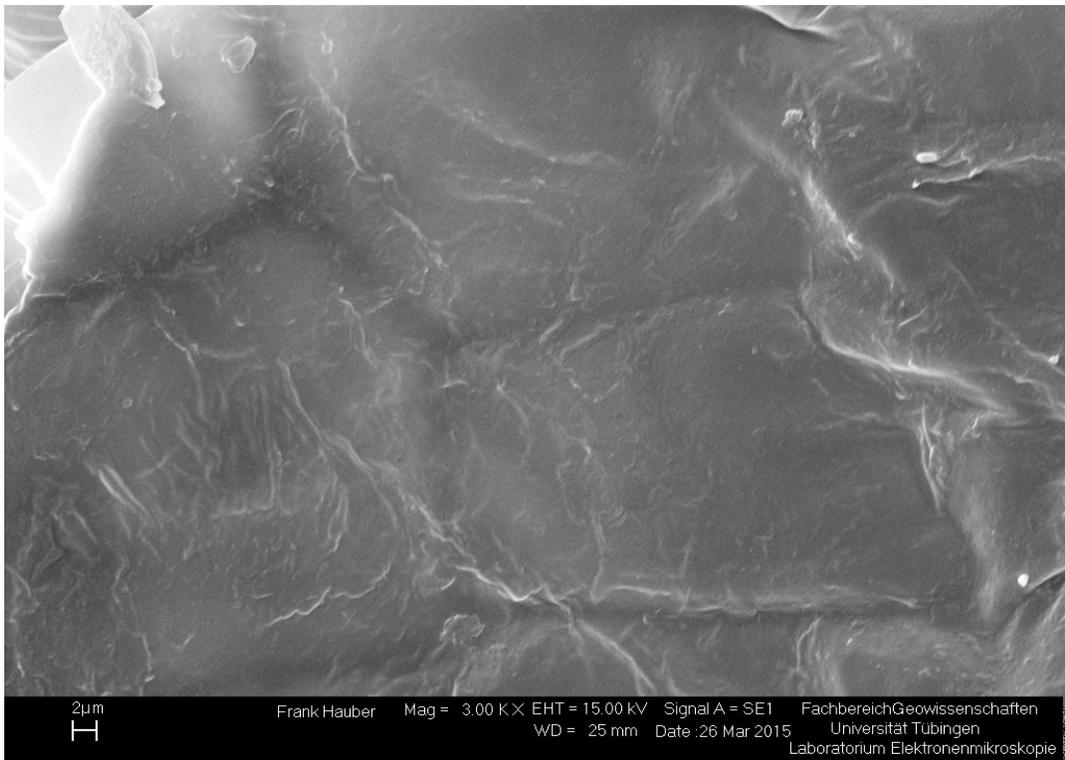


Abb. 54 REM Detailaufnahme *Dn* Oberfläche

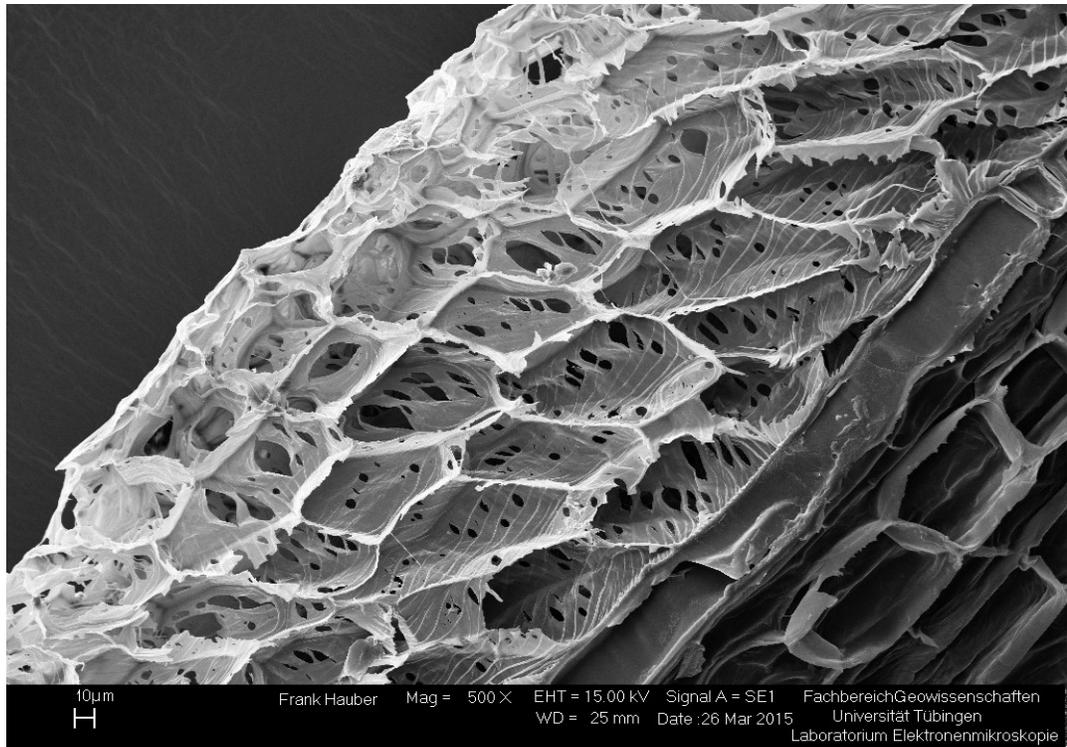


Abb. 55 REM Detailaufnahme *Dn* Längsschnitt

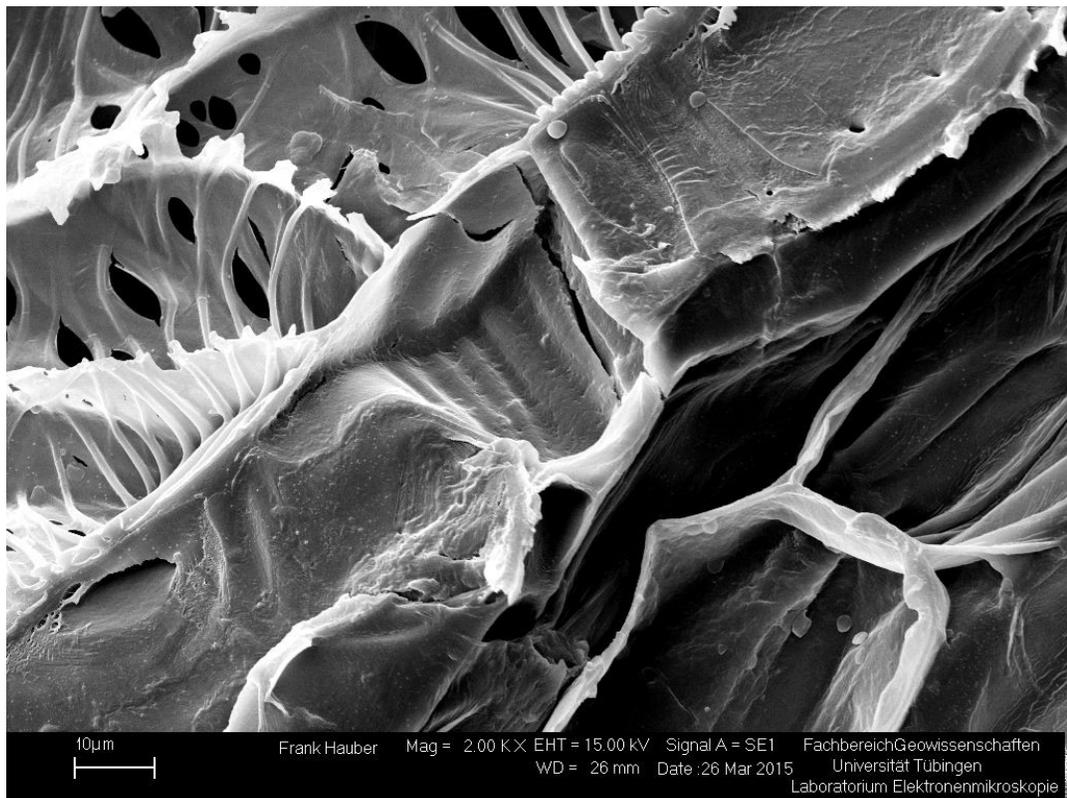


Abb. 56 REM Detailaufnahme *Dn* Längsschnitt

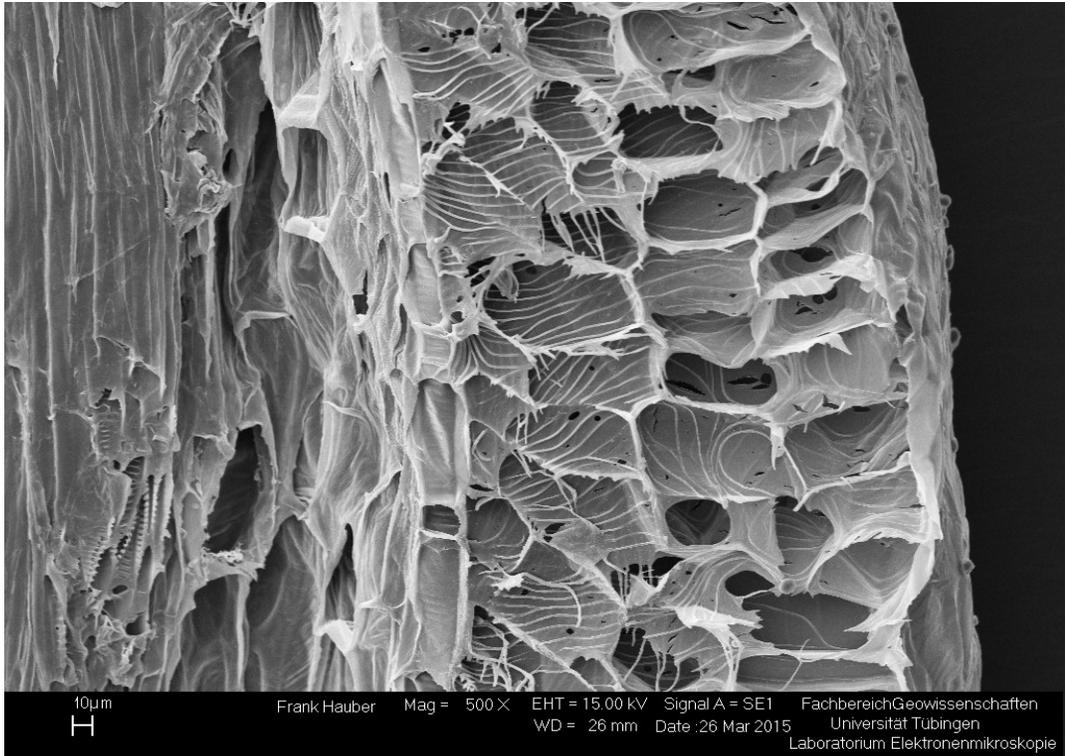


Abb. 57 REM Detailaufnahme *Dn* Längsschnitt

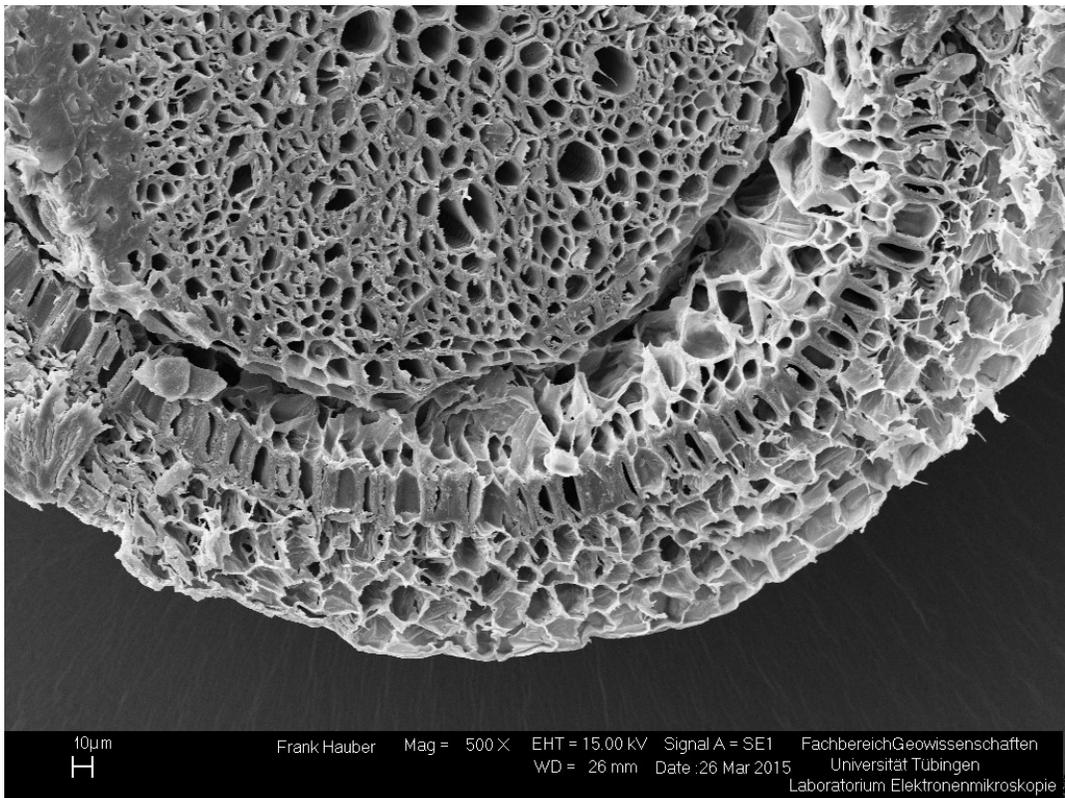


Abb. 58 REM Detailaufnahme *Dn* Querschnitt

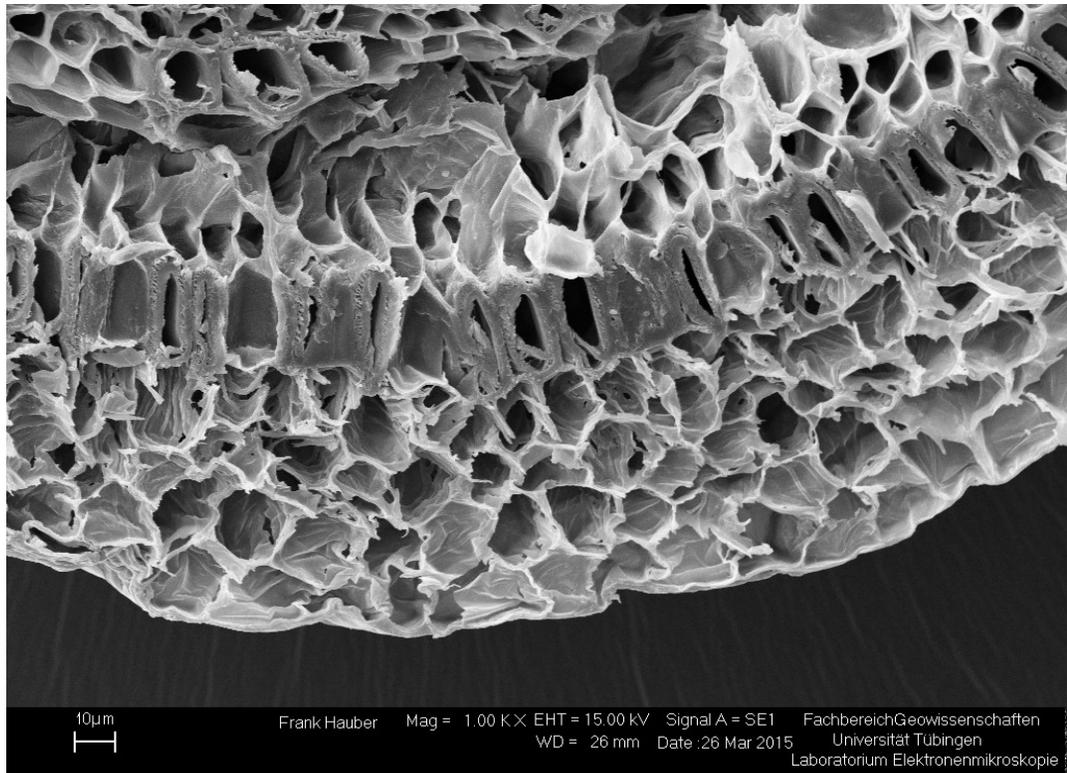


Abb. 59 REM Detailaufnahme *Dn* Querschnitt

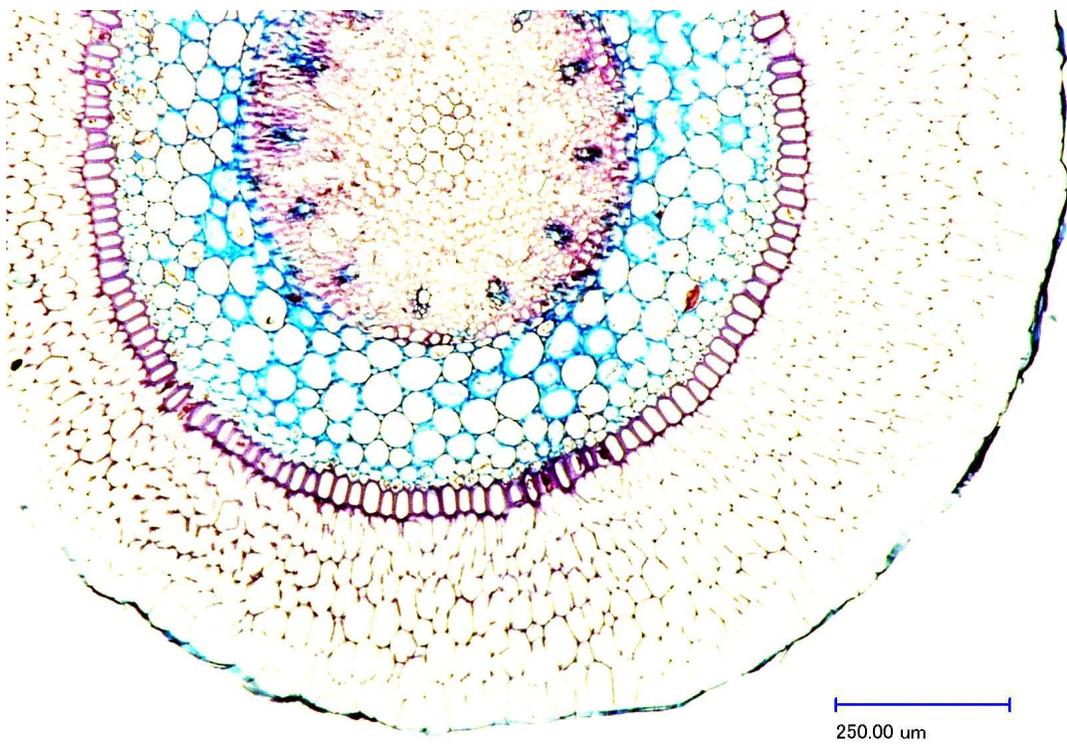


Abb. 60 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Dn* Querschnitt

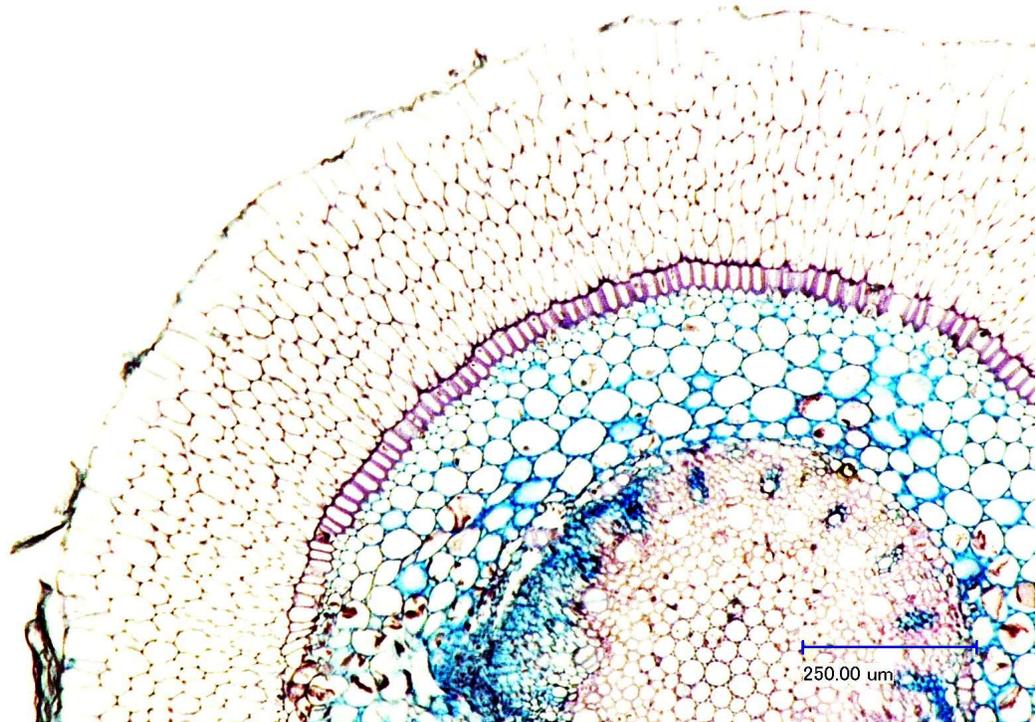


Abb. 61 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Dn* Querschnitt

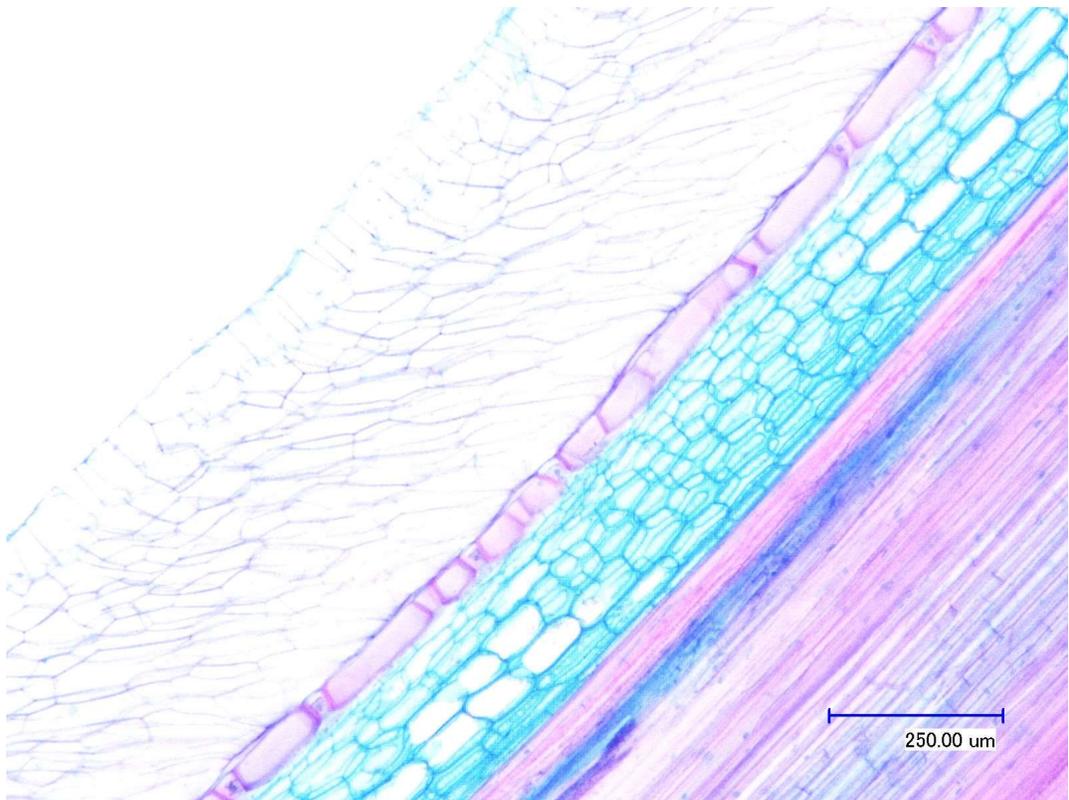


Abb. 62 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Dn* Längsschnitt

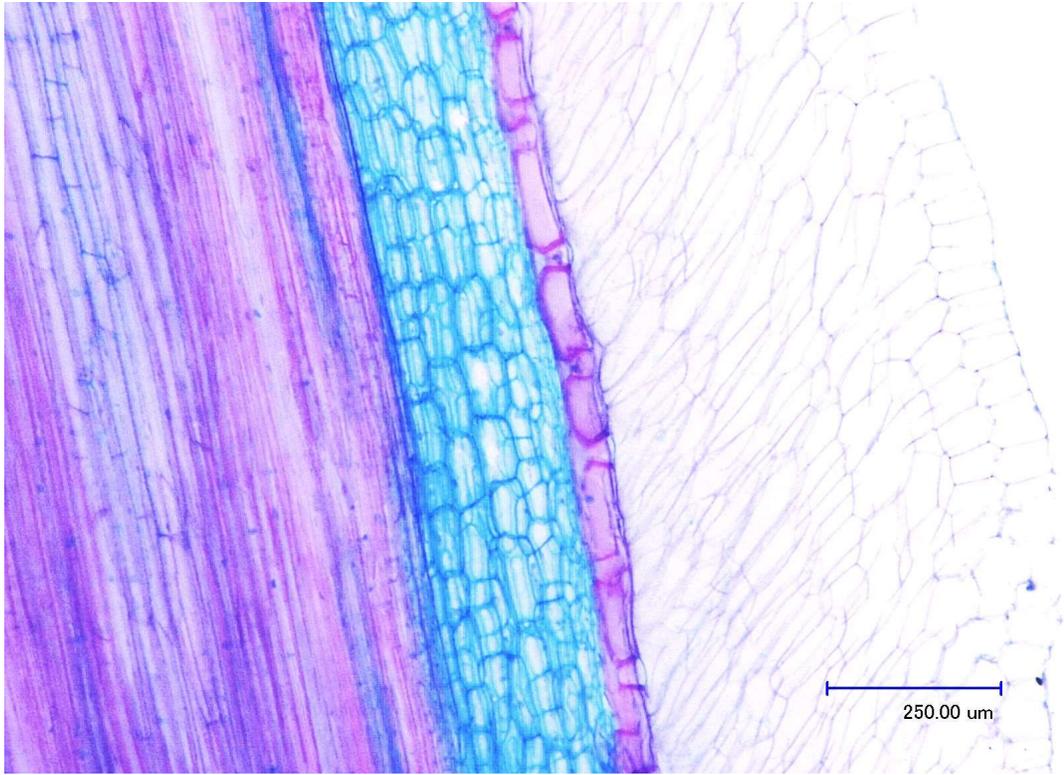


Abb. 63 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Dn* Längsschnitt

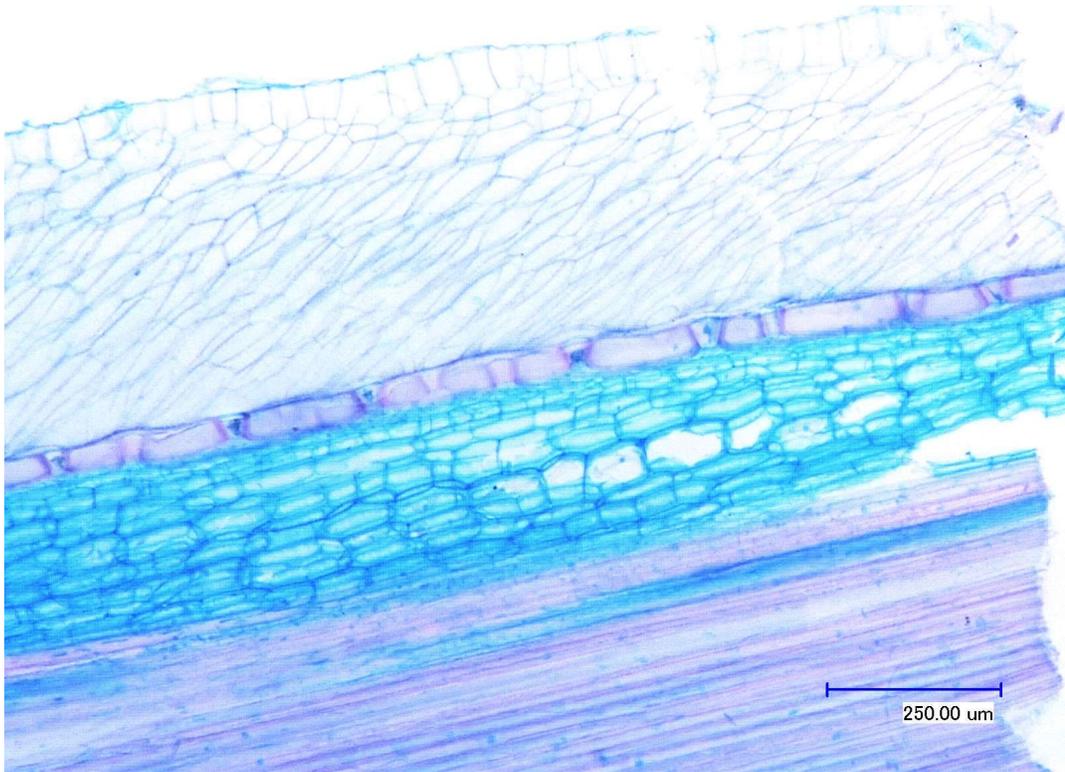


Abb. 64 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Dn* Längsschnitt

***Encyclia adenocarpa* (Ea)**

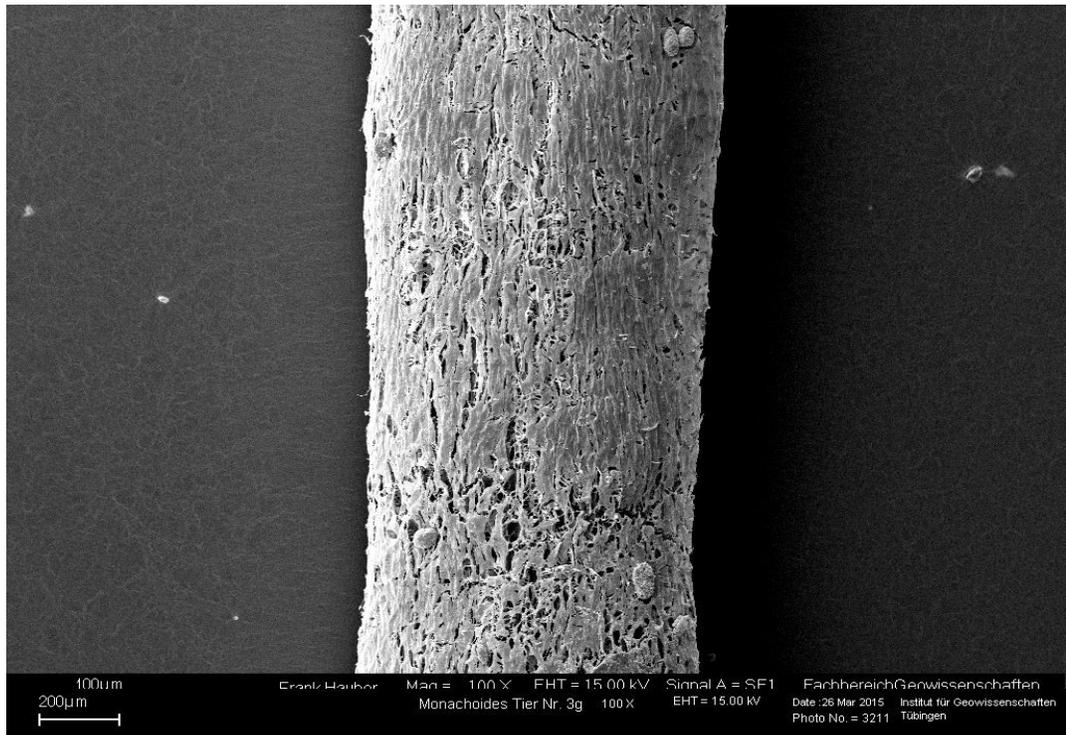


Abb. 65 REM Übersichtsaufnahme *Ea* Oberfläche

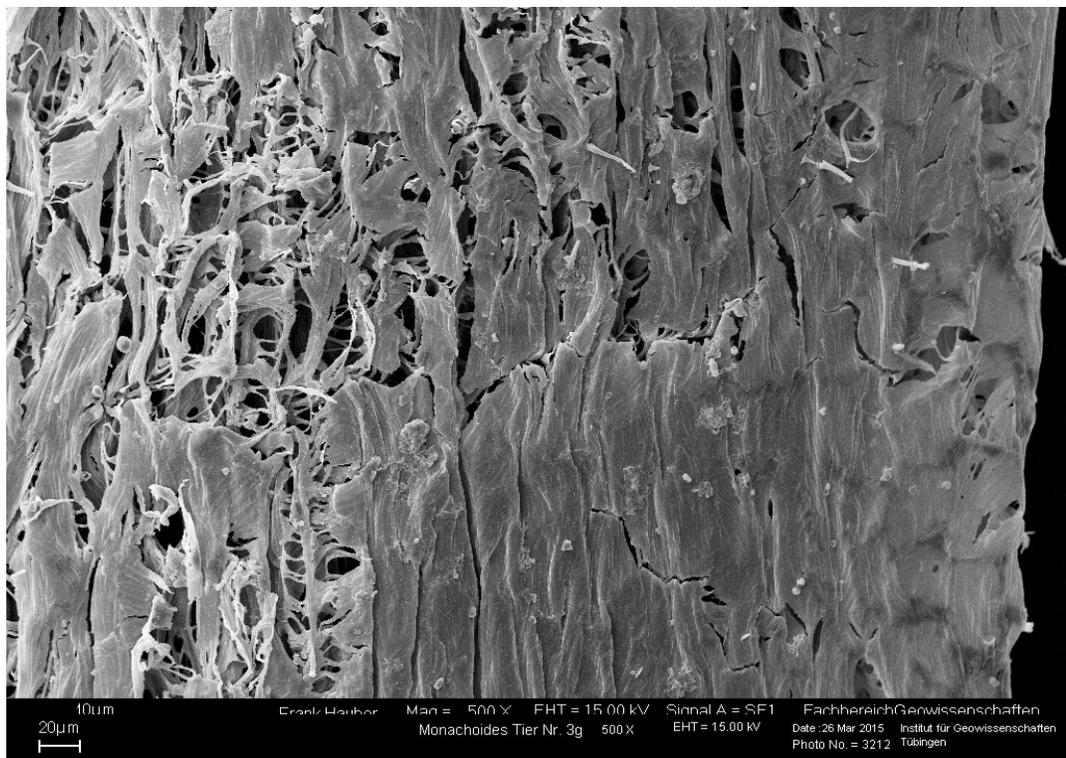


Abb. 66 REM Detailaufnahme *Ea* Oberfläche

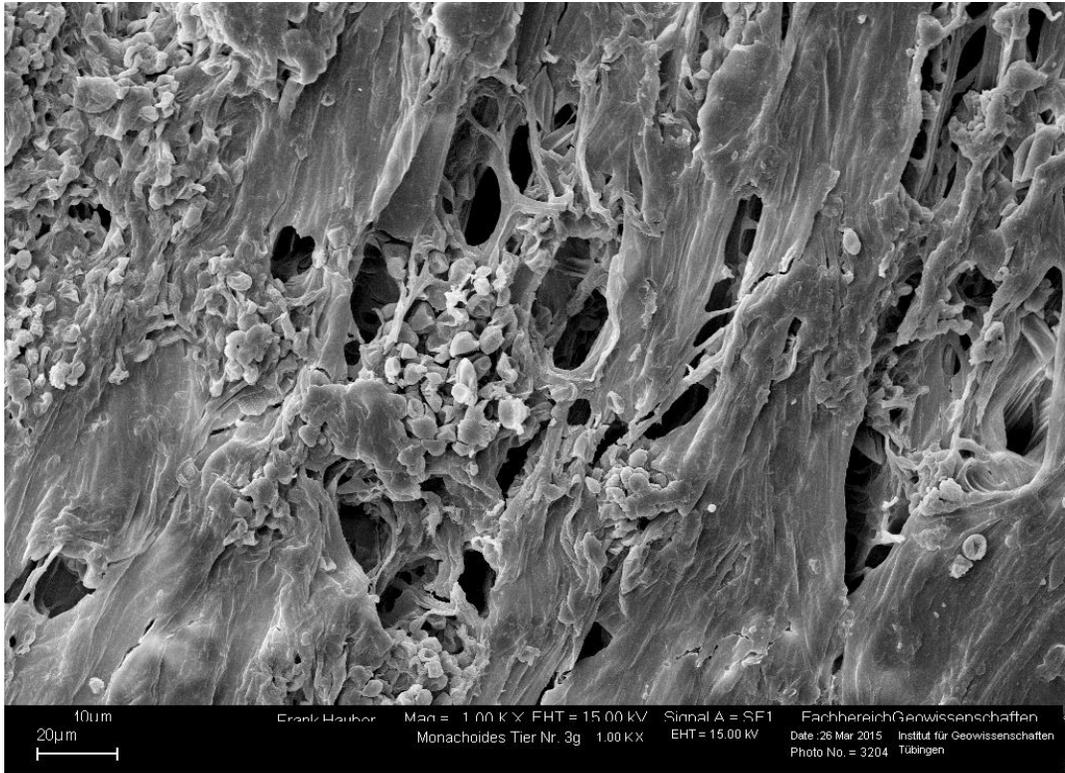


Abb. 67 REM Detailaufnahme *Ea* Oberfläche

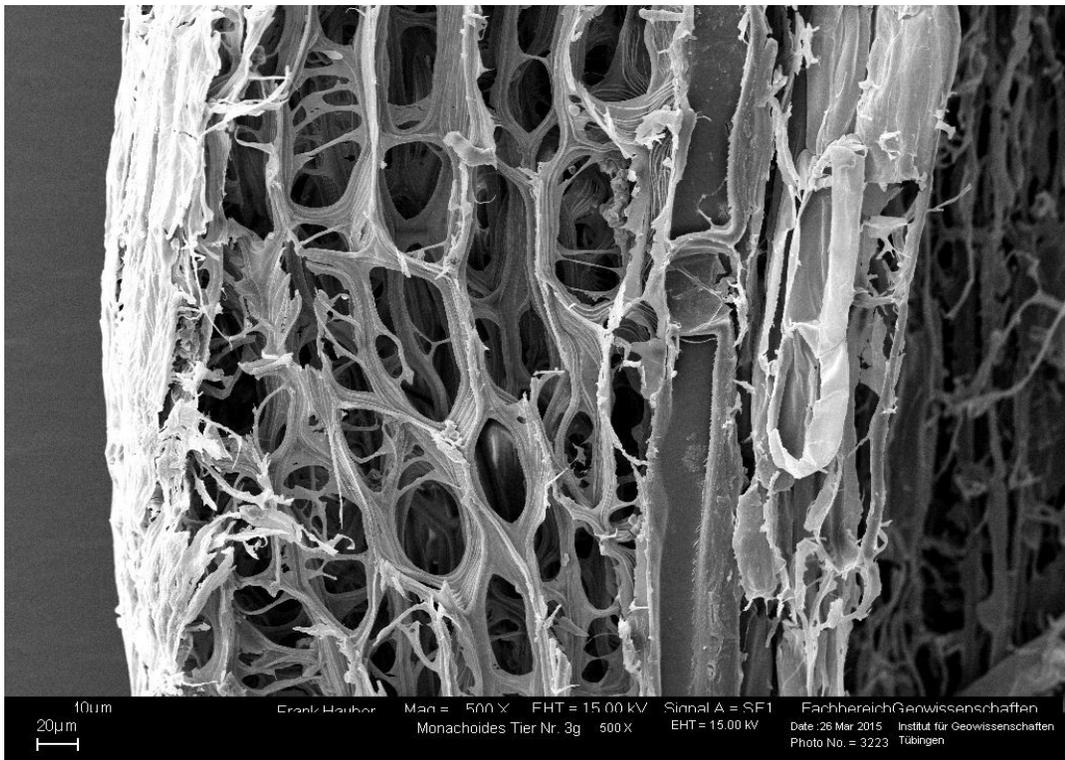


Abb. 68 REM Detailaufnahme *Ea* Längsschnitt

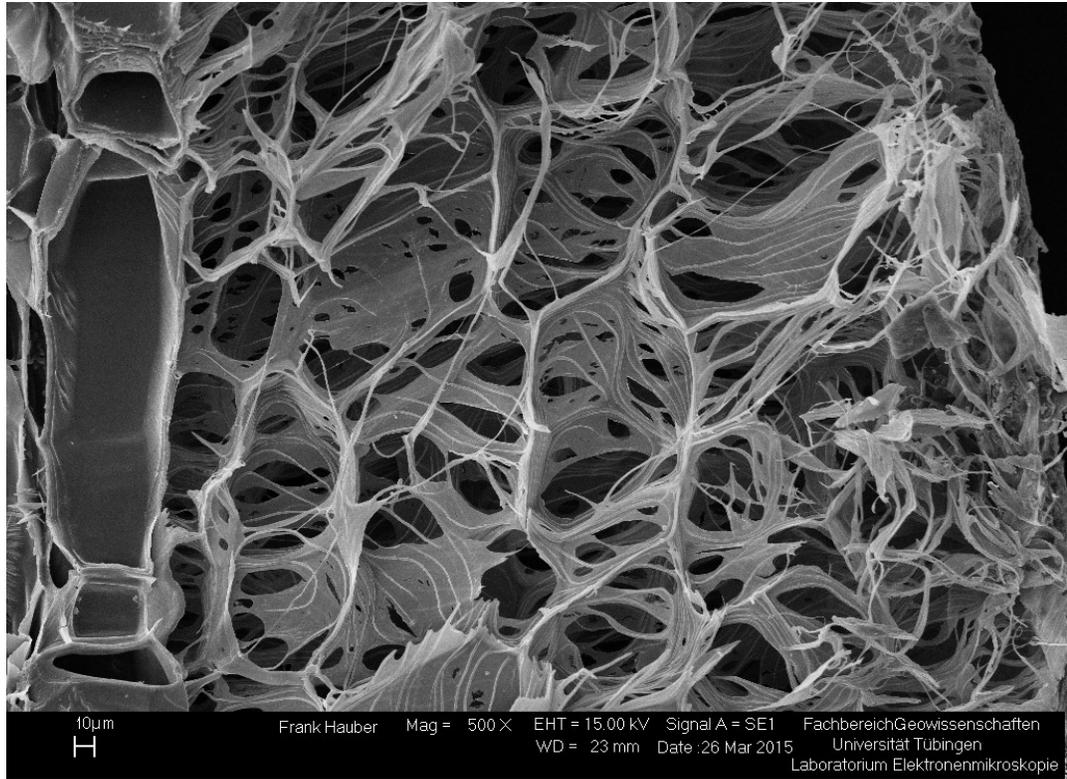


Abb. 69 REM Detailaufnahme *Ea* Längsschnitt

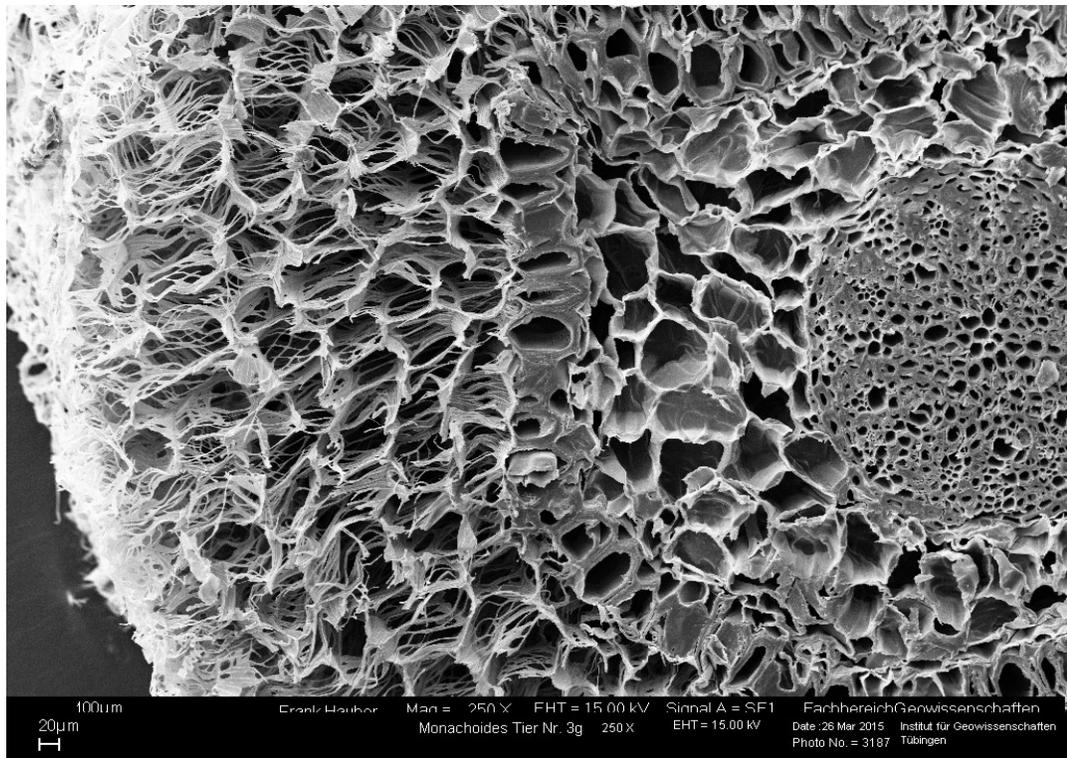


Abb. 70 REM Detailaufnahme *Ea* Querschnitt

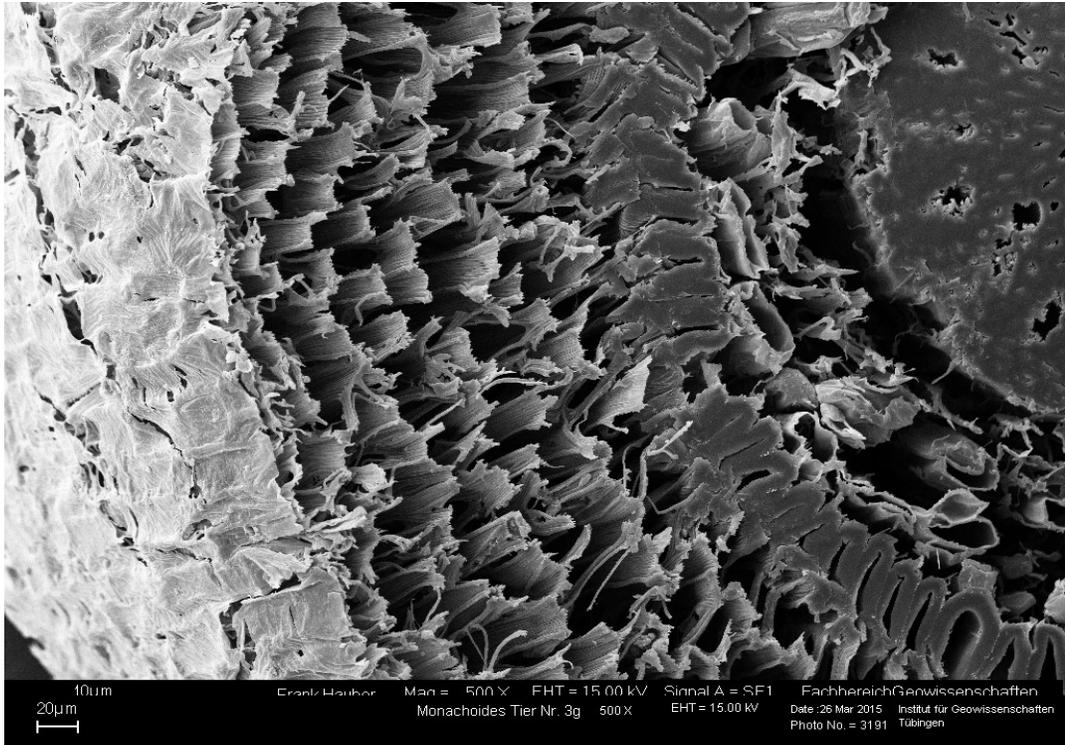


Abb. 71 REM Detailaufnahme *Ea* Querschnitt

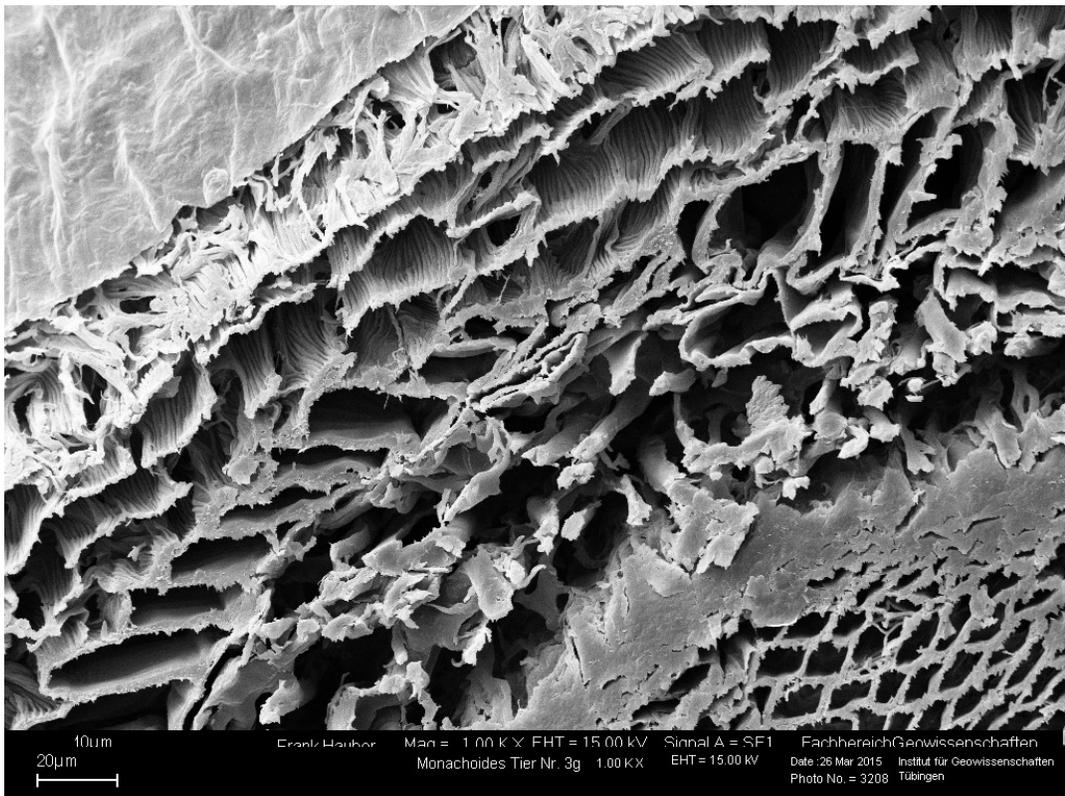


Abb. 72 REM Detailaufnahme *Ea* Querschnitt

***Epidendrum secundum* (Es)**

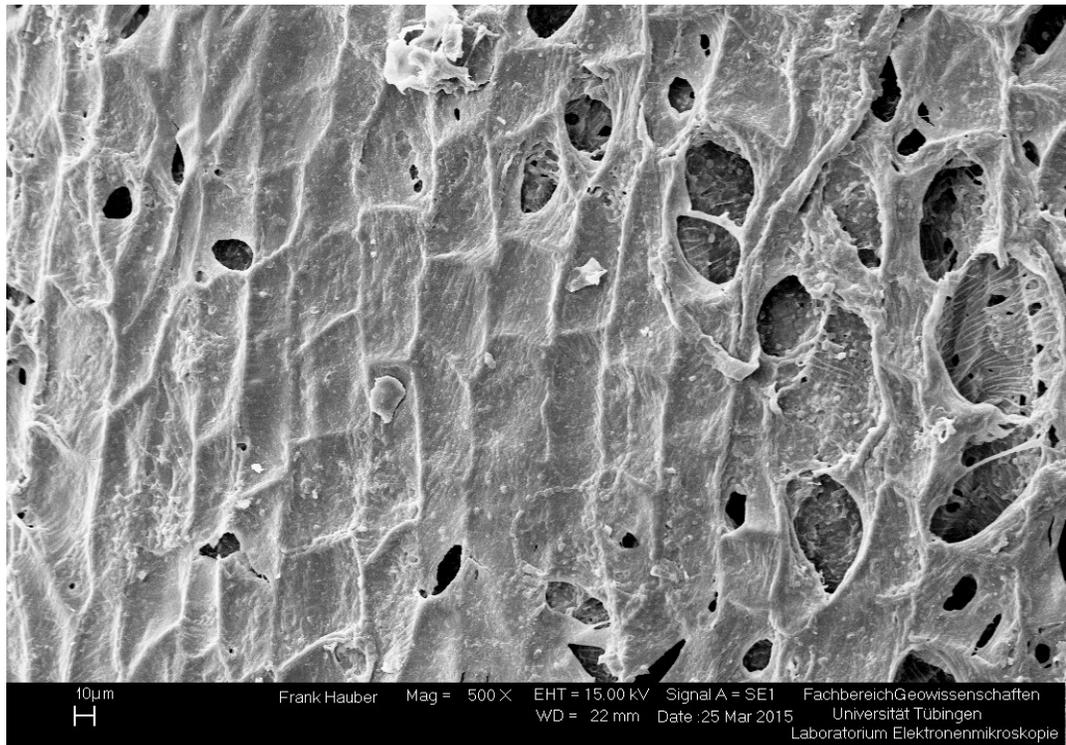


Abb. 73 REM Detailaufnahme *Es* Oberfläche

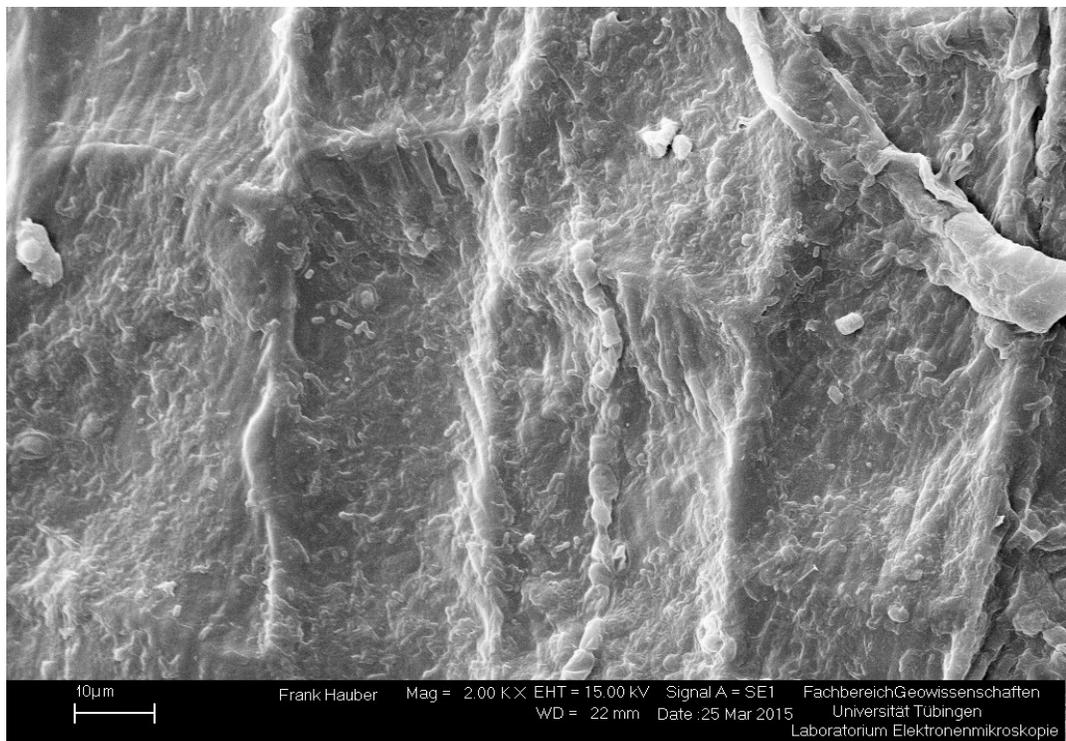


Abb. 74 REM Detailaufnahme *Es* Oberfläche



Abb. 75 REM Detailaufnahme *Es* Oberfläche

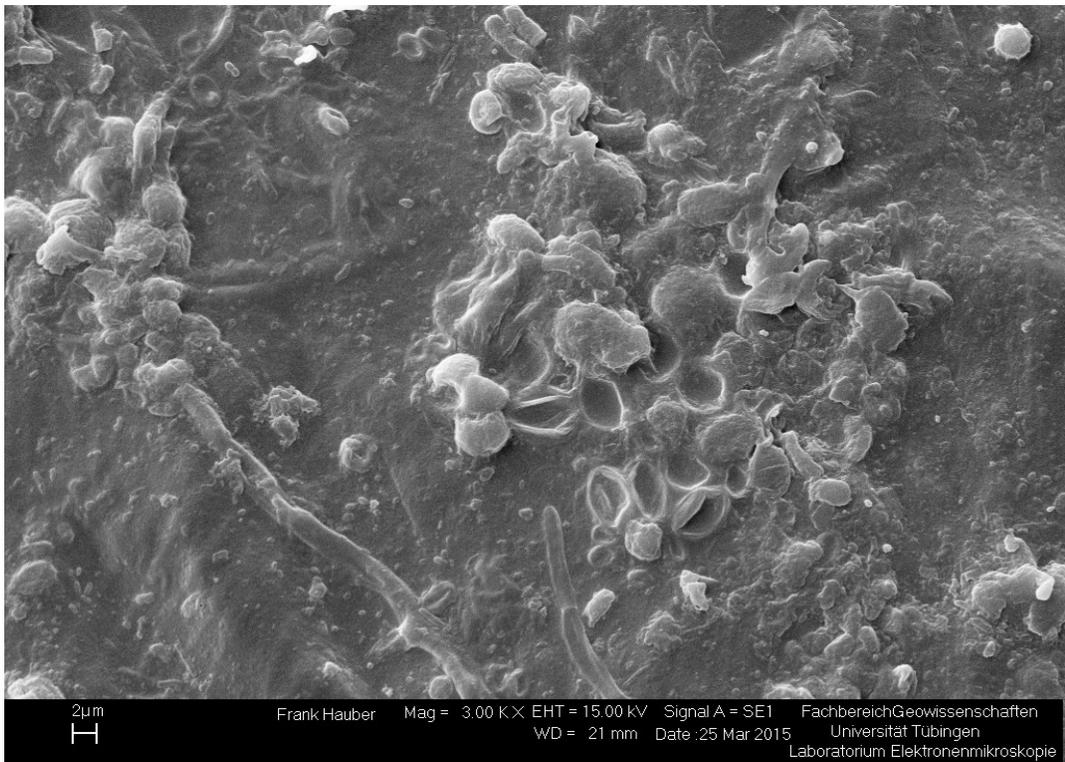


Abb. 76 REM Detailaufnahme *Es* Oberfläche

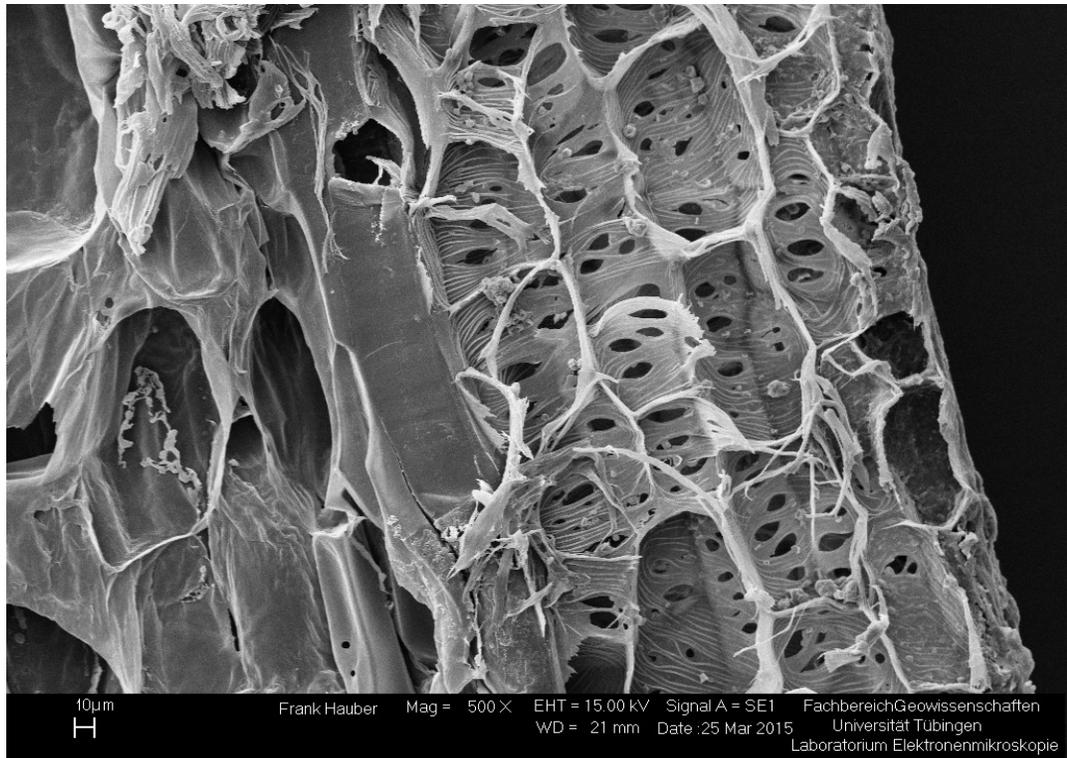


Abb. 77 REM Detailaufnahme *Es* Längsschnitt

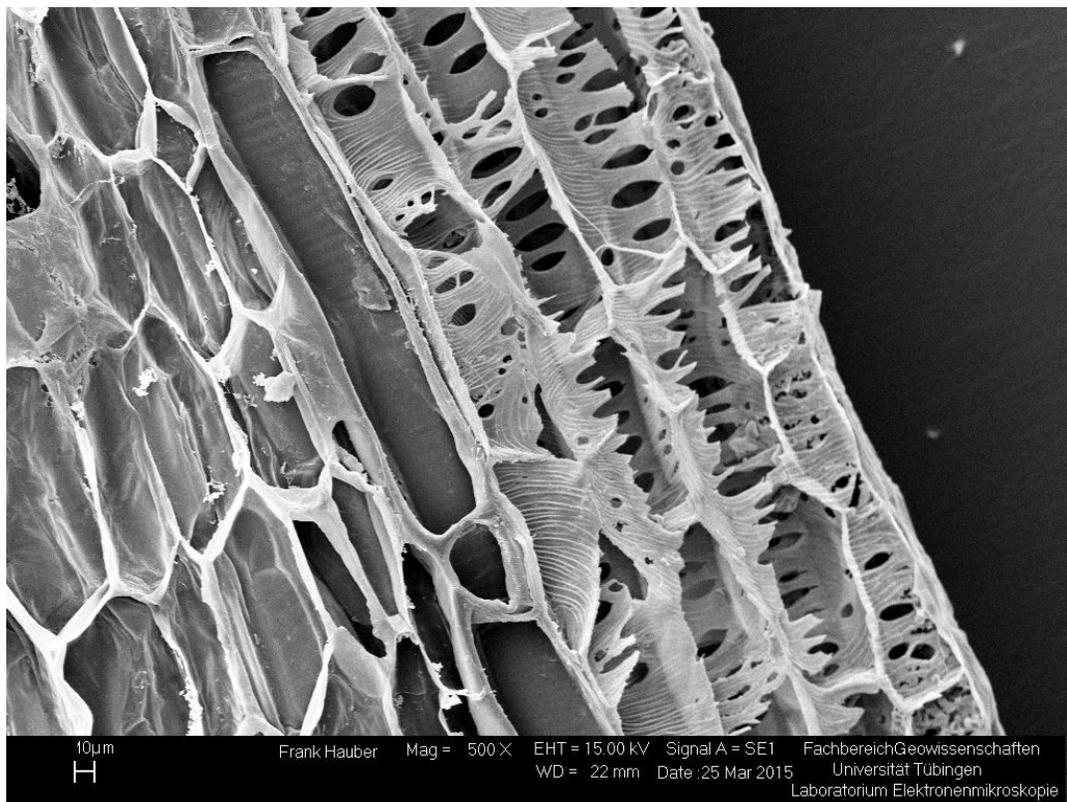


Abb. 78 REM Detailaufnahme *Es* Längsschnitt

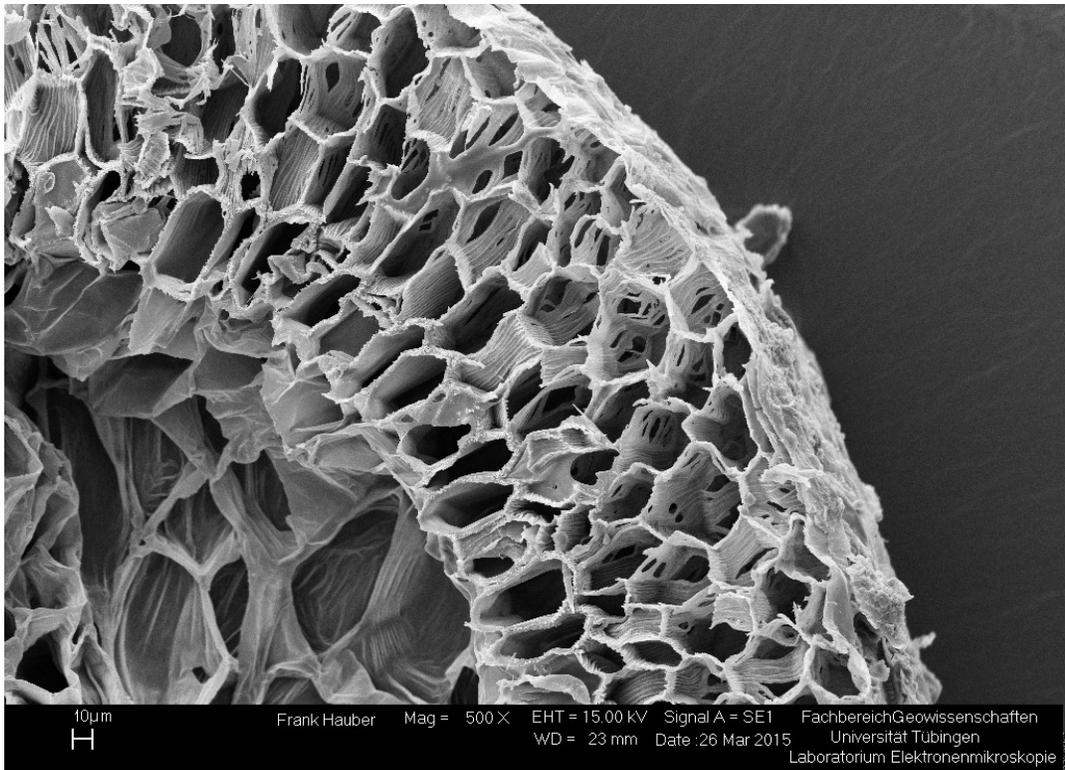


Abb. 79 REM Detailaufnahme *Es* Querschnitt

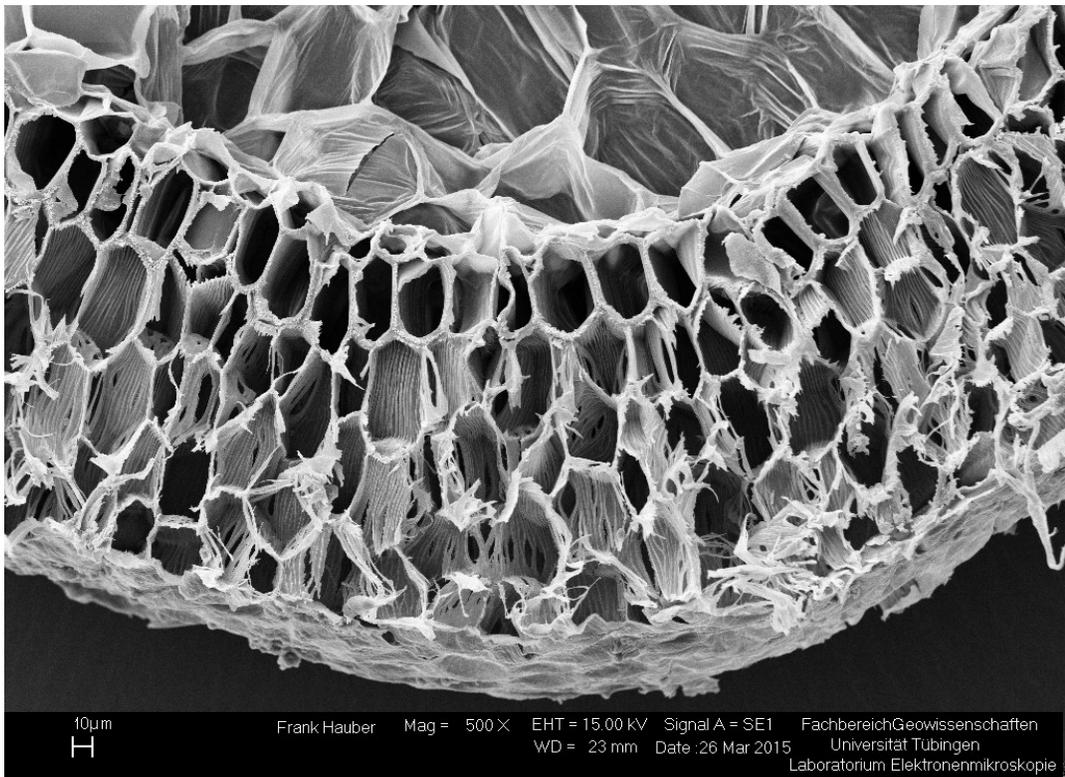


Abb. 80 REM Detailaufnahme *Es* Querschnitt

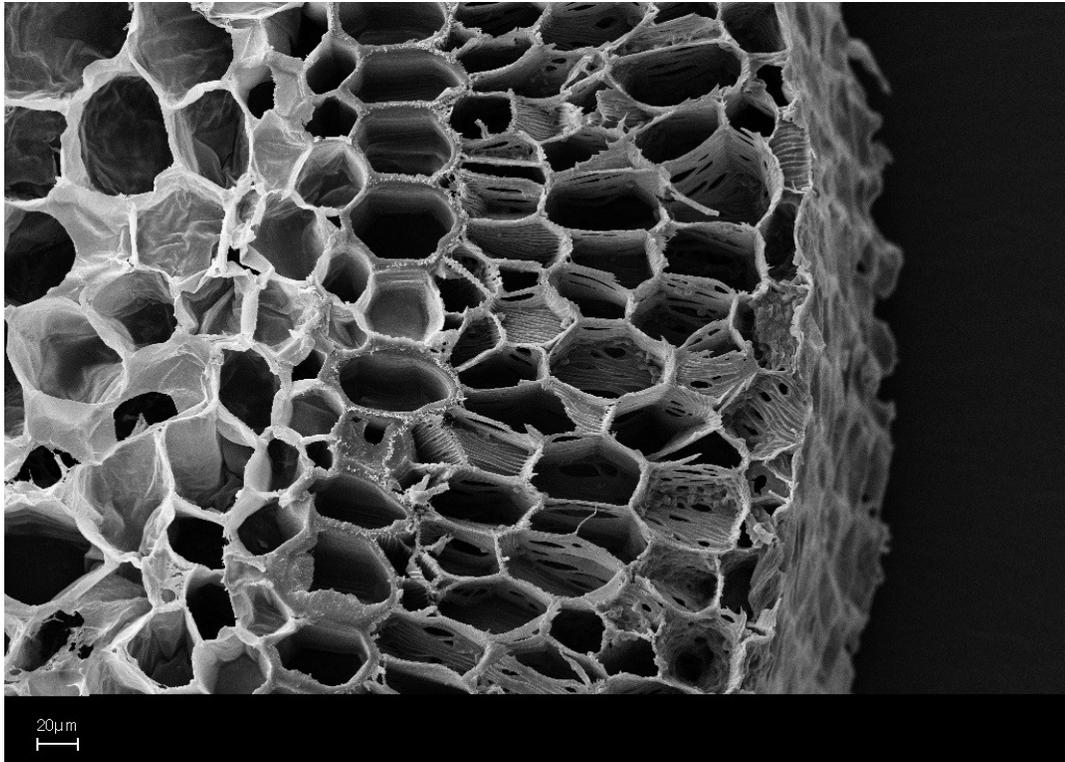


Abb. 81 REM Detailaufnahme *Es* Querschnitt

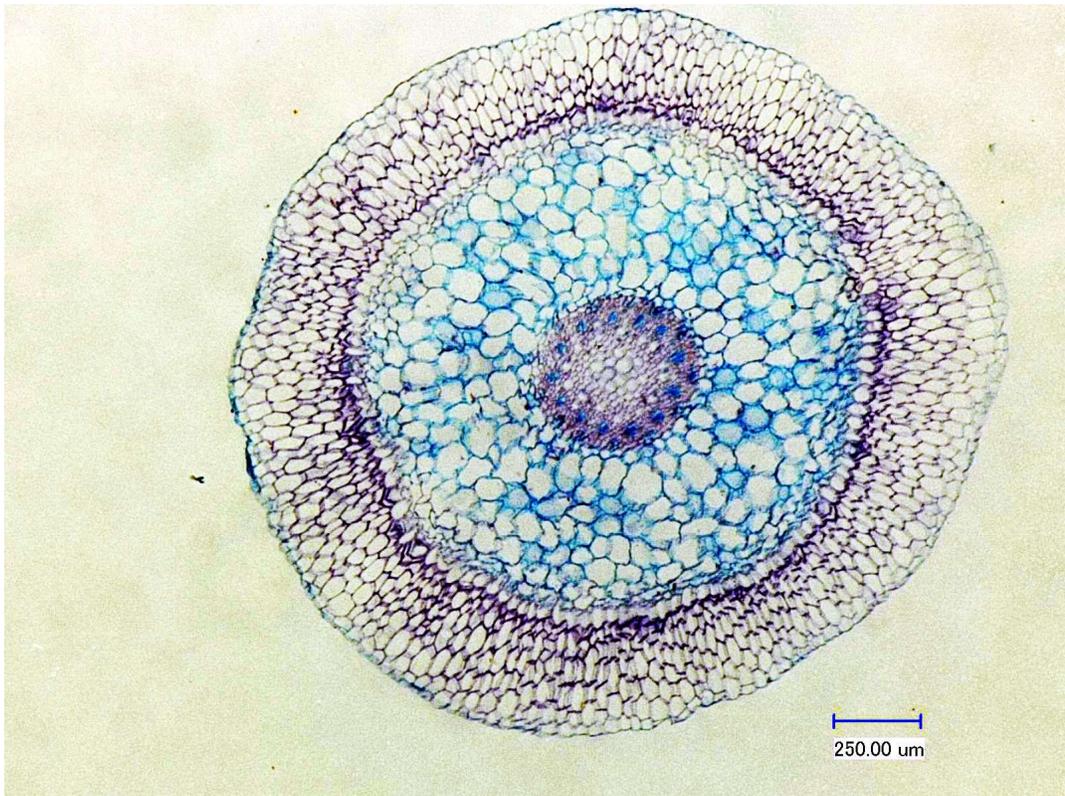


Abb. 82 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Es* Querschnitt

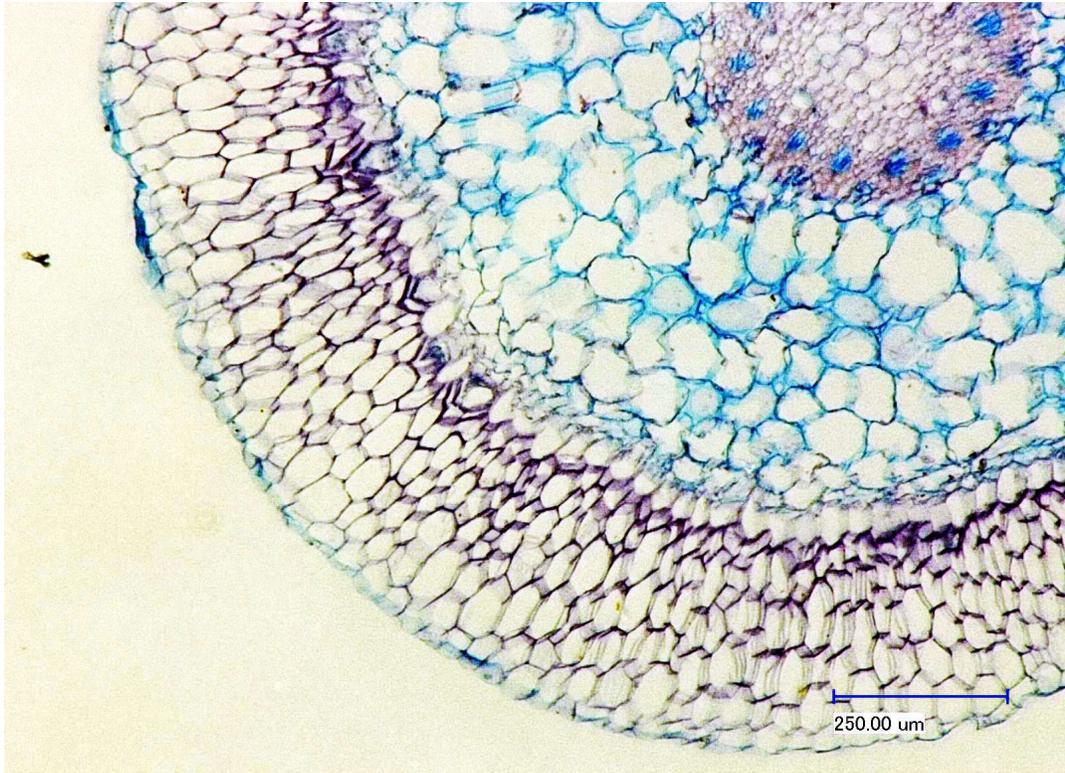


Abb. 83 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Es* Querschnitt

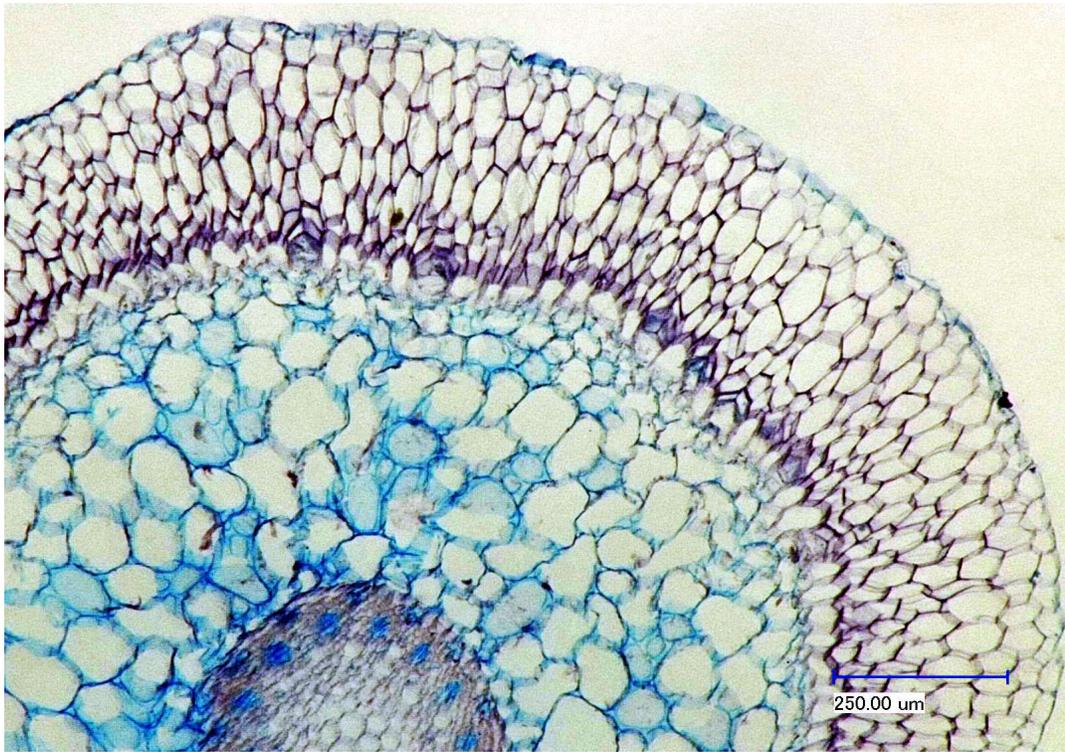


Abb. 84 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Es* Querschnitt

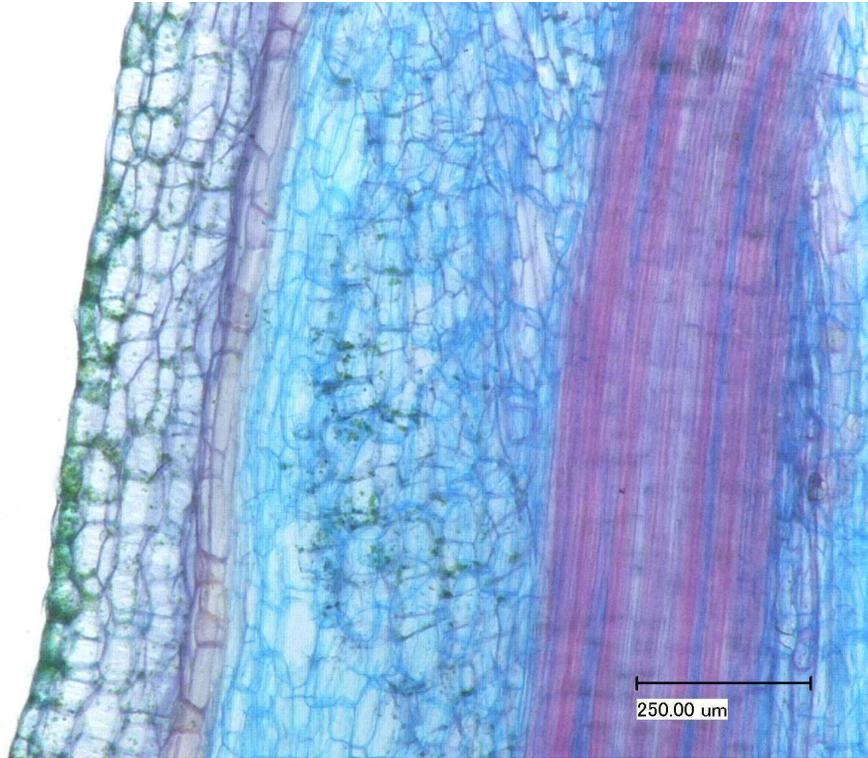


Abb. 85 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Es* Längsschnitt

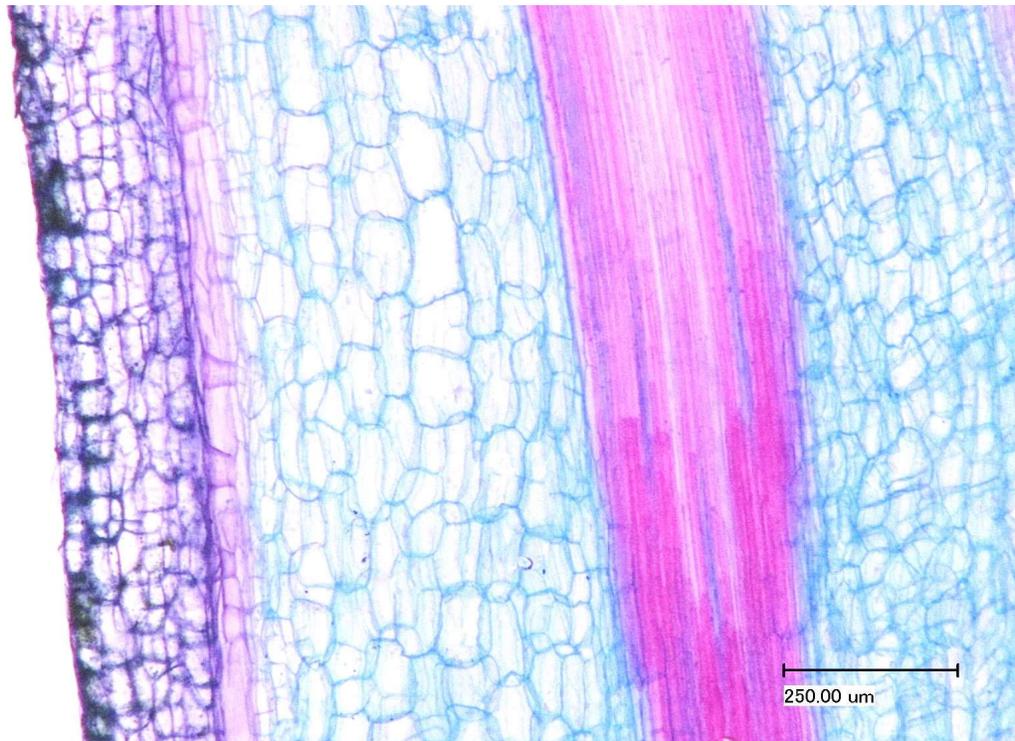


Abb. 86 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Es* Längsschnitt

***Microcoelia exilis* (Me)**

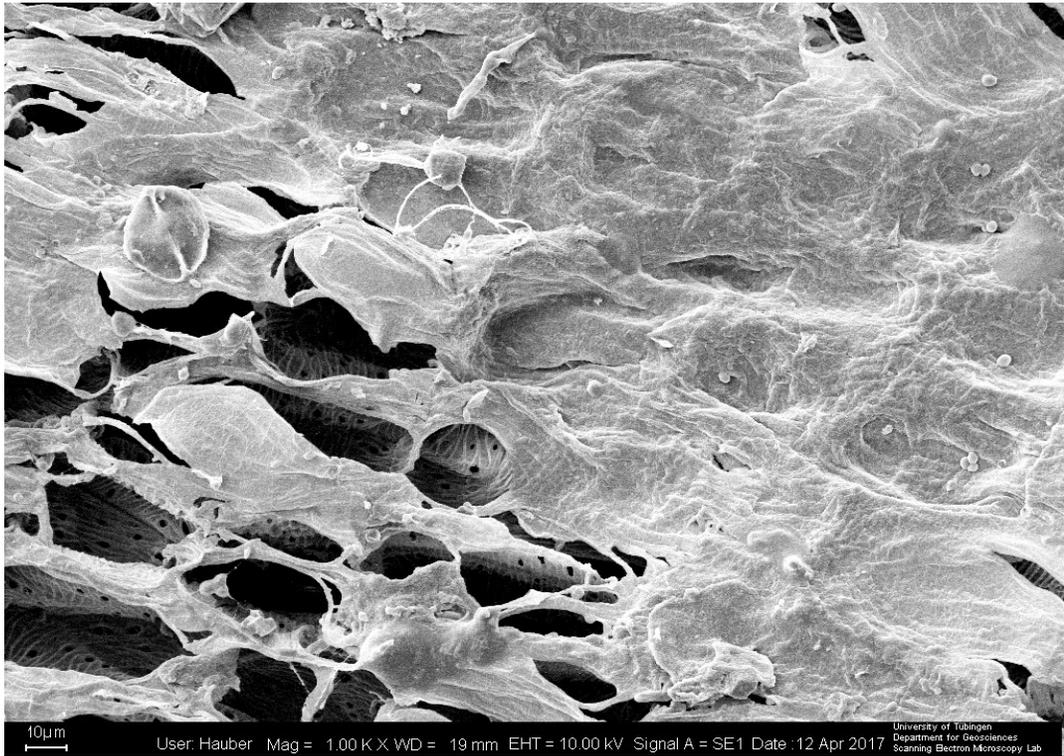


Abb. 87 REM Detailaufnahme *Me* Oberfläche

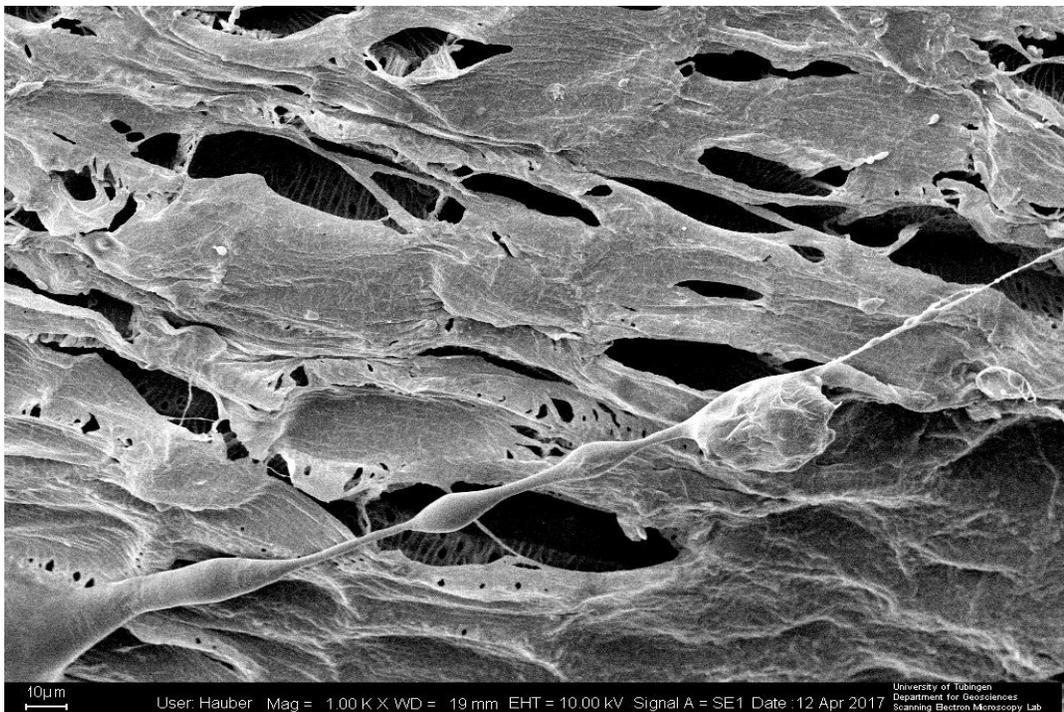


Abb. 88 REM Detailaufnahme *Me* Oberfläche

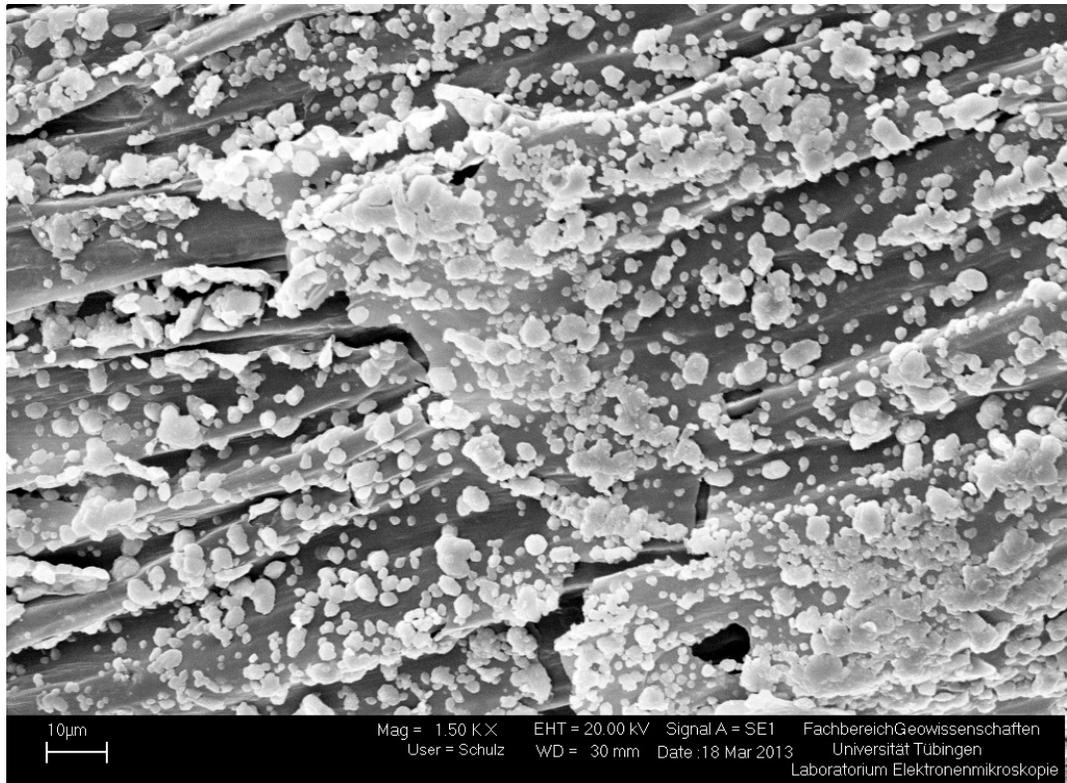


Abb. 89 REM Detailaufnahme *Me* Oberfläche

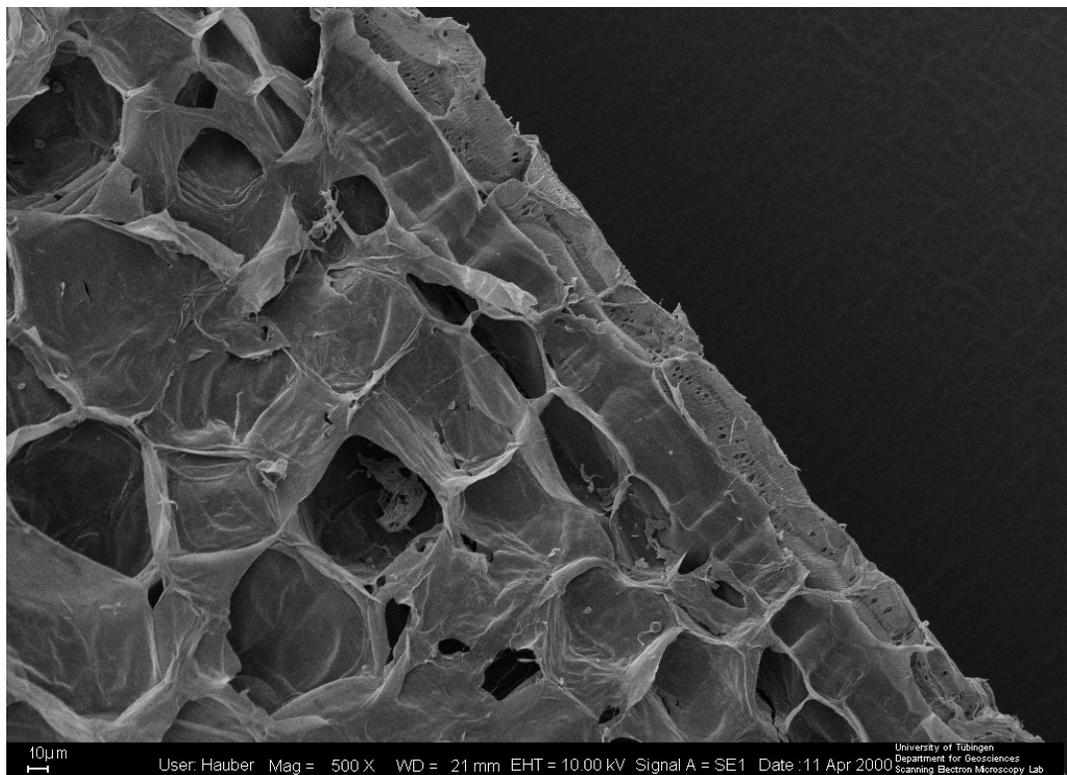


Abb. 90 REM Detailaufnahme *Me* Längsschnitt

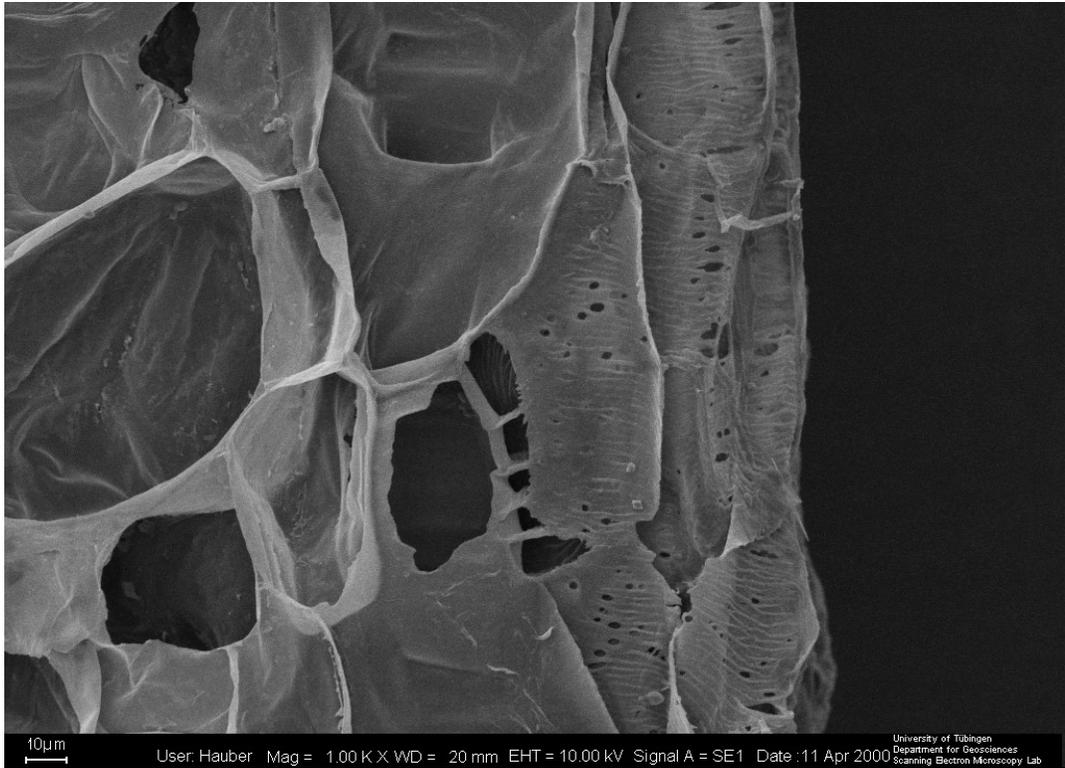


Abb. 91 REM-Detaillaufnahme *Me* Längsschnitt

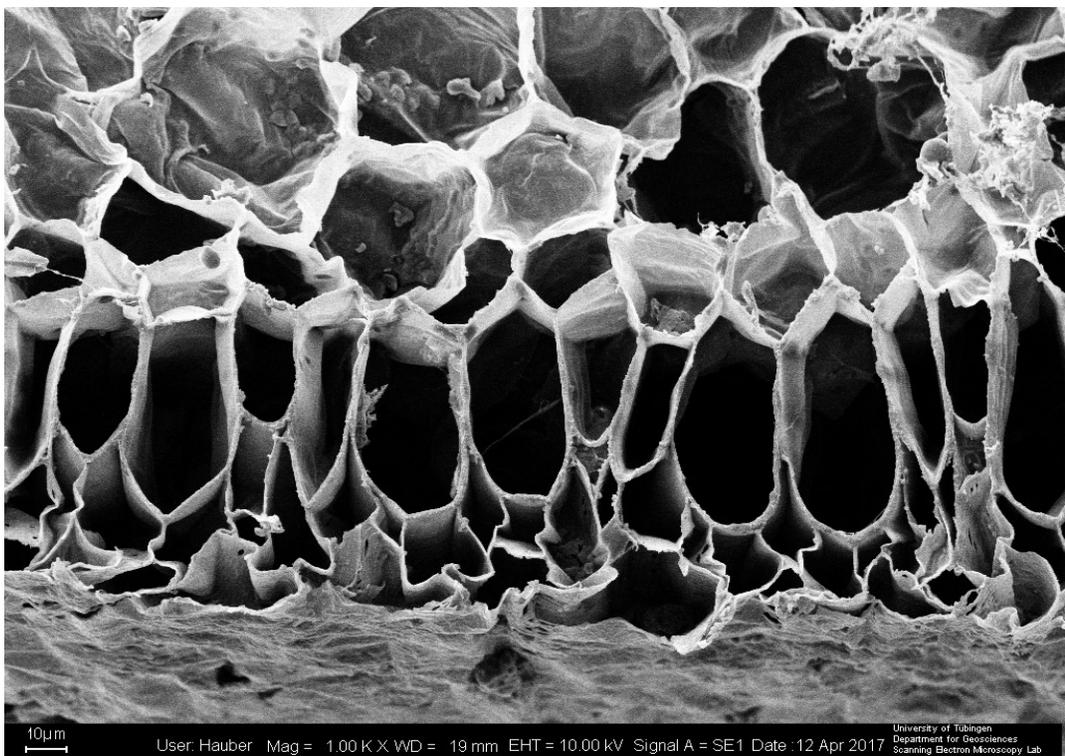


Abb. 92 REM Detaillaufnahme *Me* Querschnitt

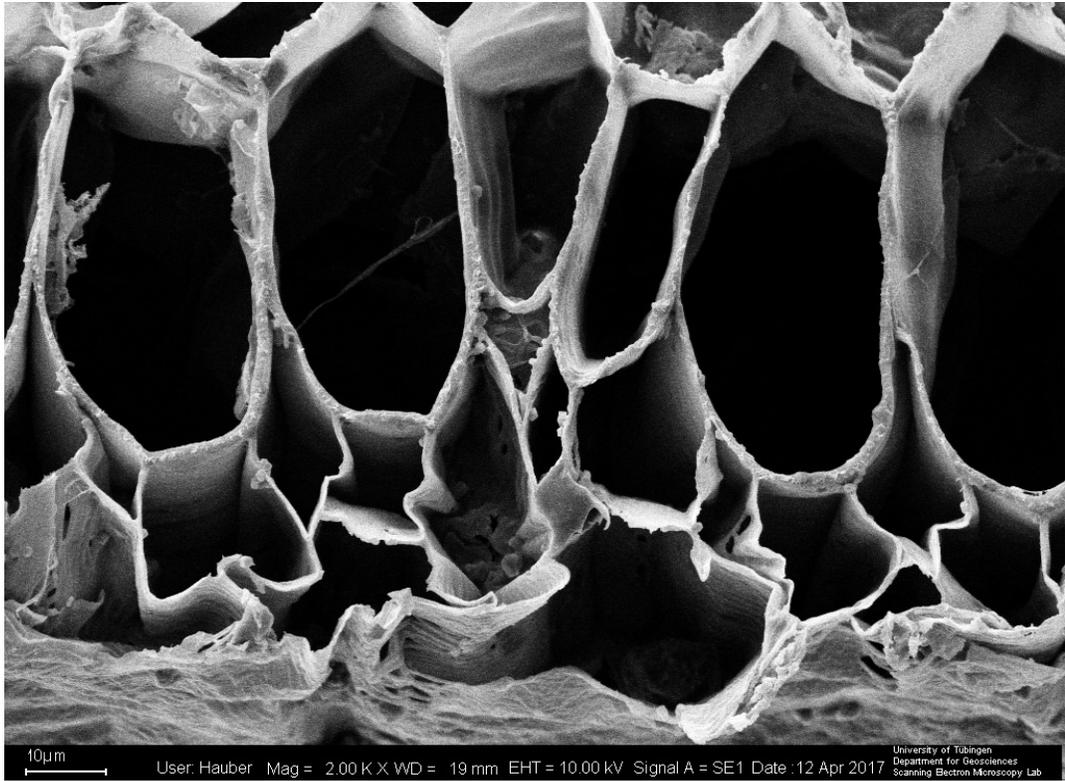


Abb. 93 REM Detailaufnahme *Me* Querschnitt

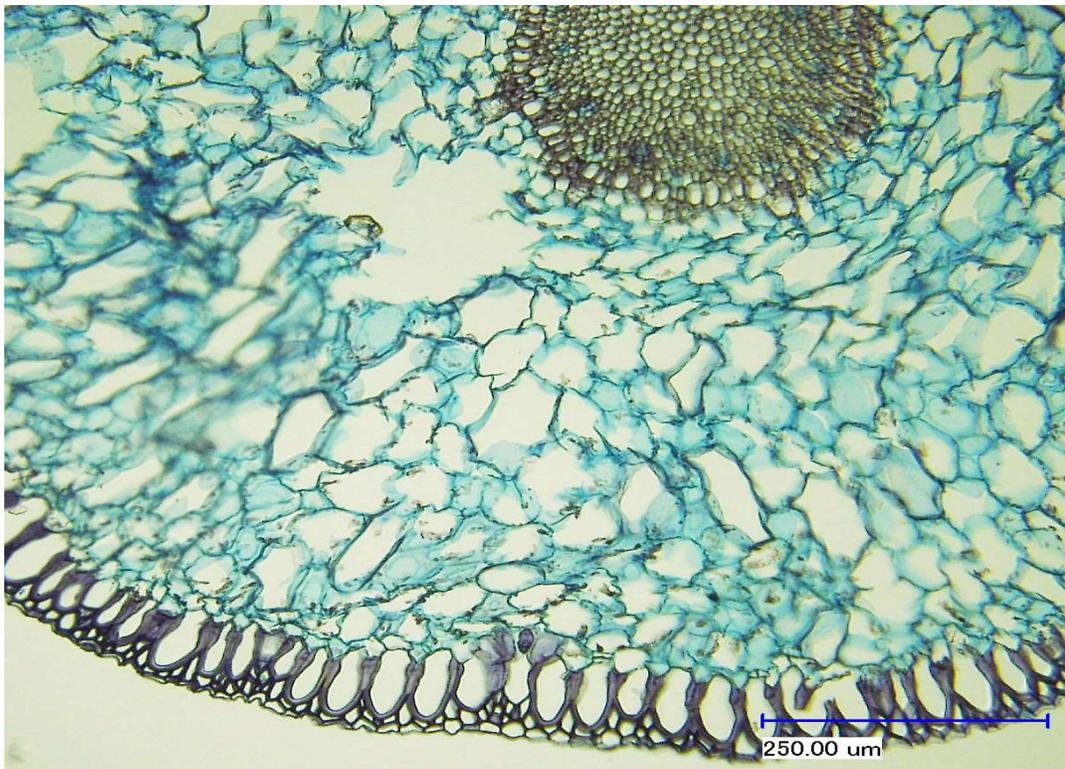


Abb. 94 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Me* Querschnitt

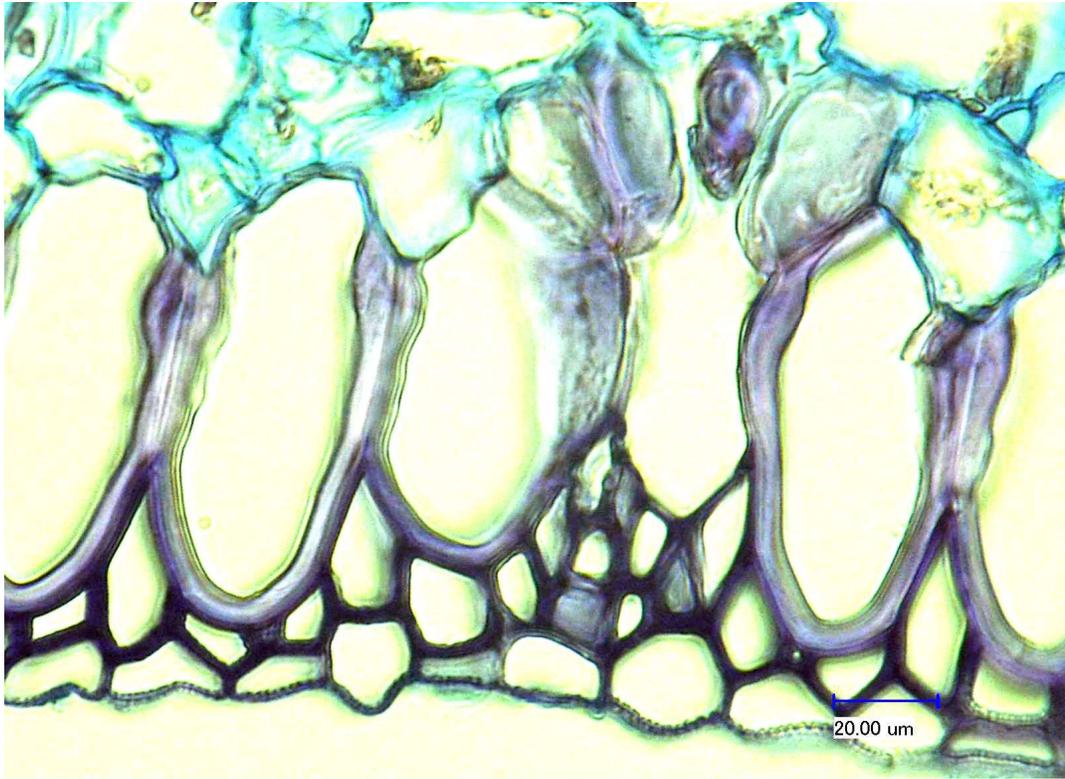


Abb. 95 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Me* Querschnitt

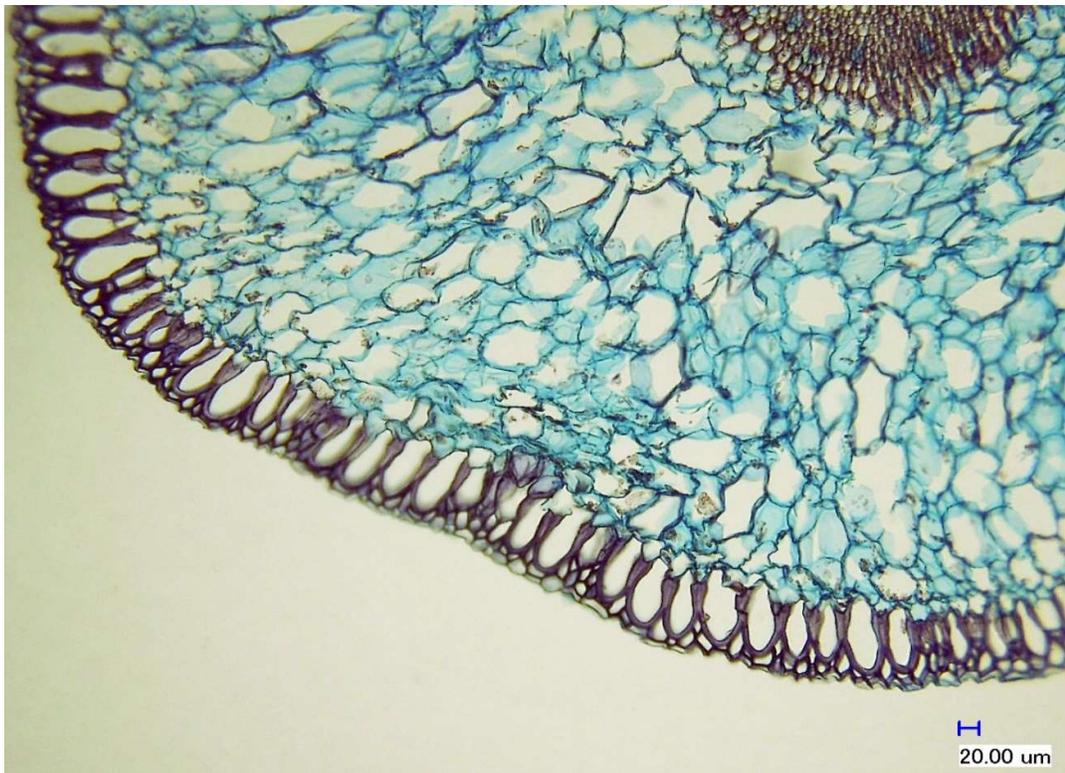


Abb. 96 Lichtmikroskop Übersichtaufnahme *Me* Querschnitt

***Phalaenopsis* ssp (*Phal*ssp)**

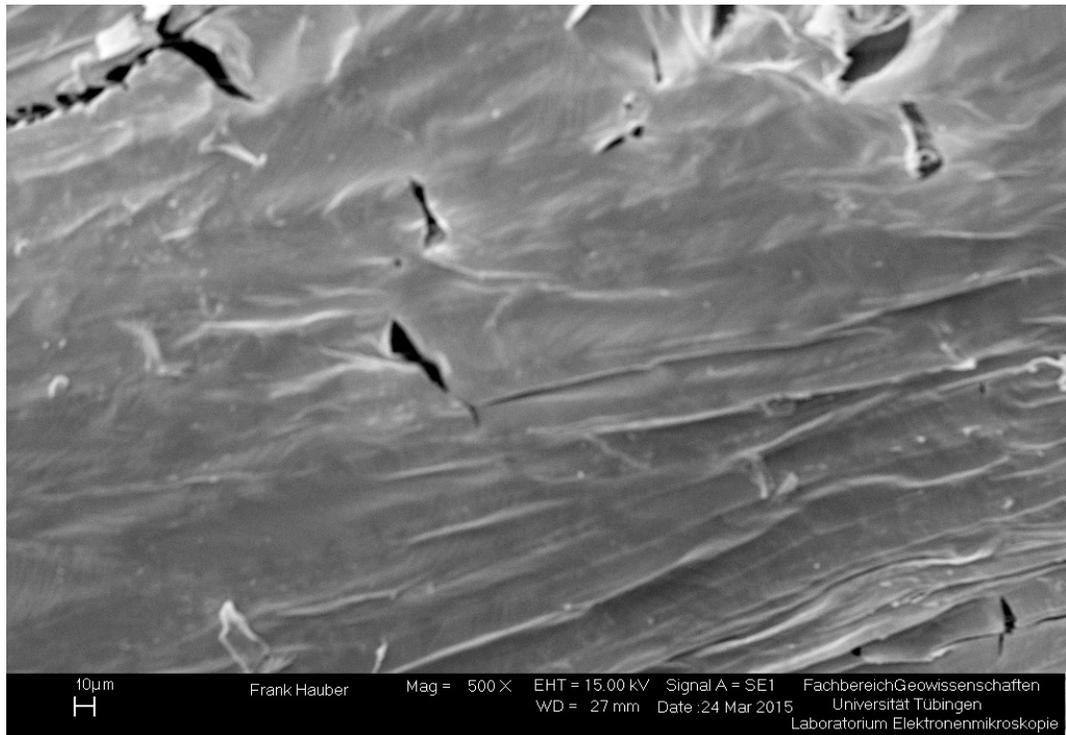


Abb. 97 REM Detailaufnahme *Phal*ssp Oberfläche

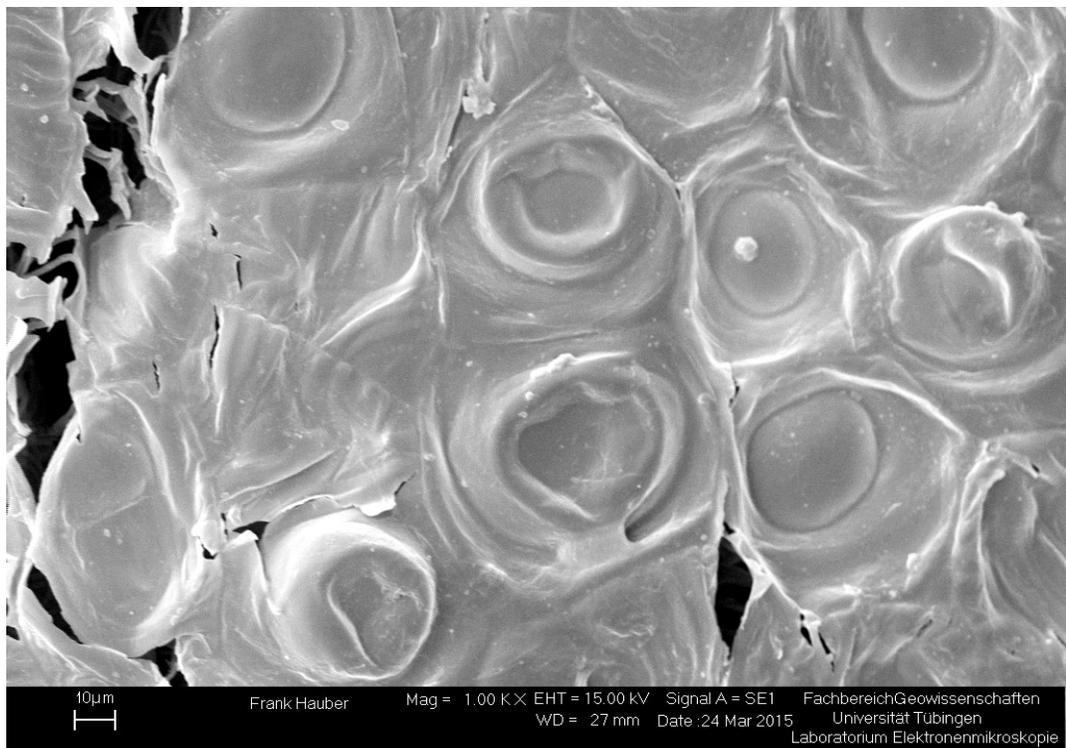


Abb. 98 REM Detailaufnahme *Phal*ssp Oberfläche

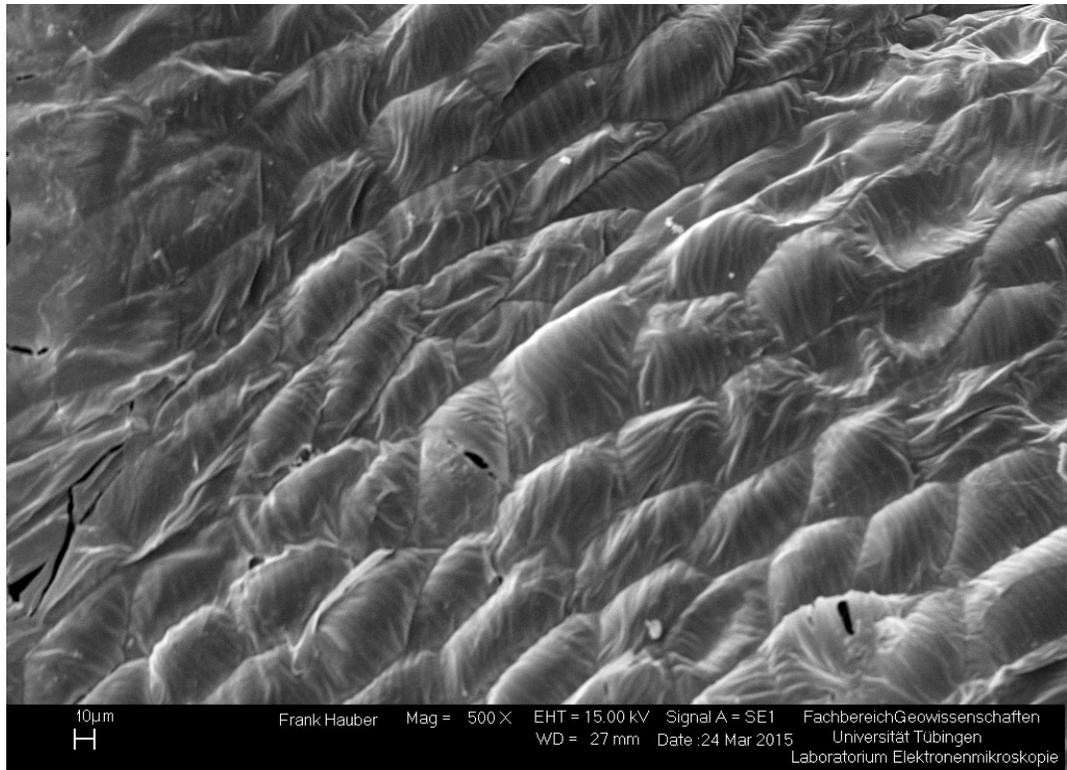


Abb. 99 REM Detailaufnahme *Phalssp* Oberfläche

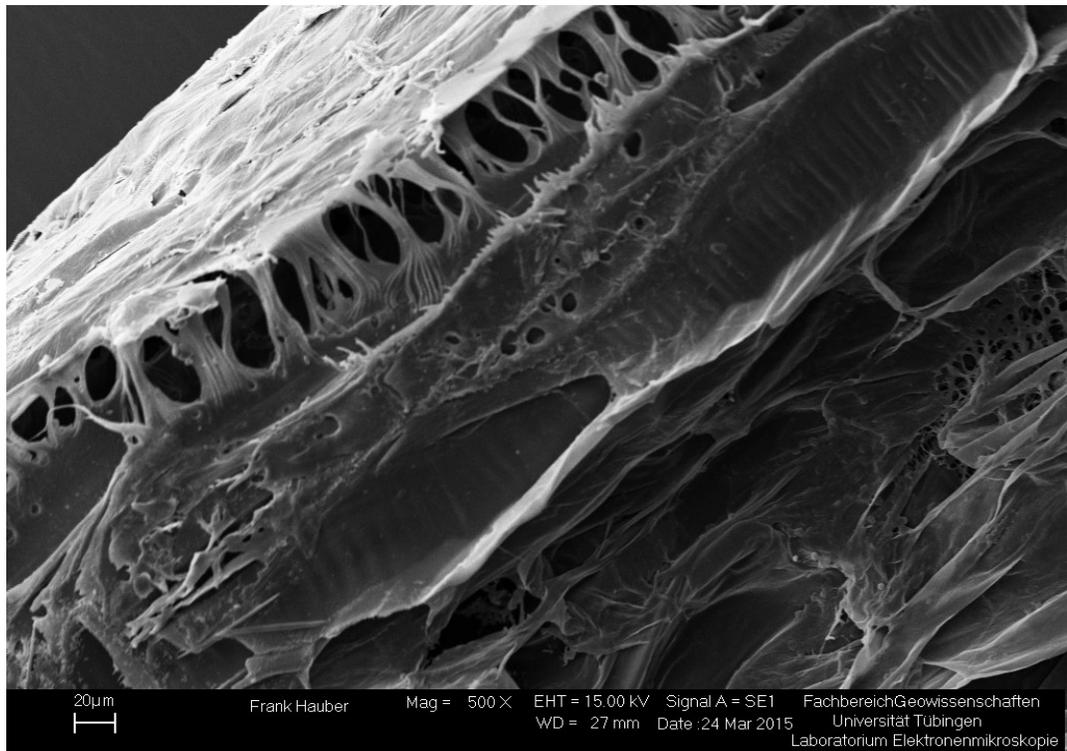


Abb. 100 REM Detailaufnahme *Phalssp* Längsschnitt



Abb. 101 REM Detailaufnahme *Phalssp* Längsschnitt

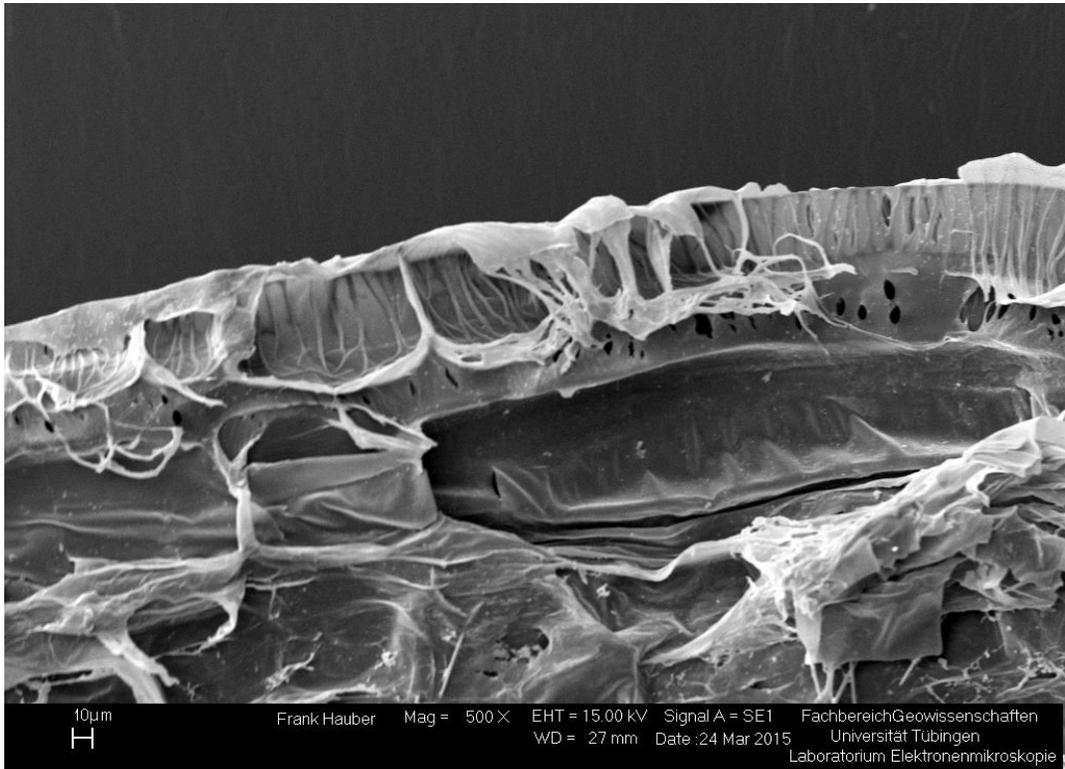


Abb. 102 REM Detailaufnahme *Phalssp* Längsschnitt

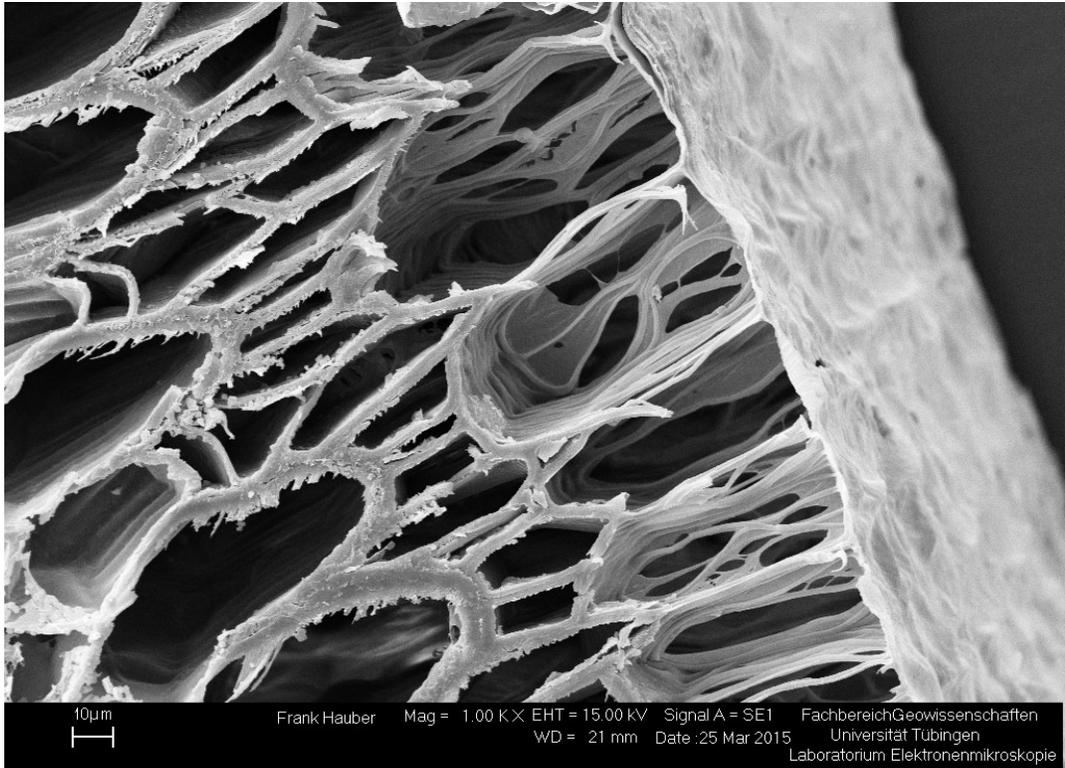


Abb. 103 REM Detailaufnahme *Phalssp* Querschnitt



Abb. 104 REM Detailaufnahme *Phalssp* Querschnitt

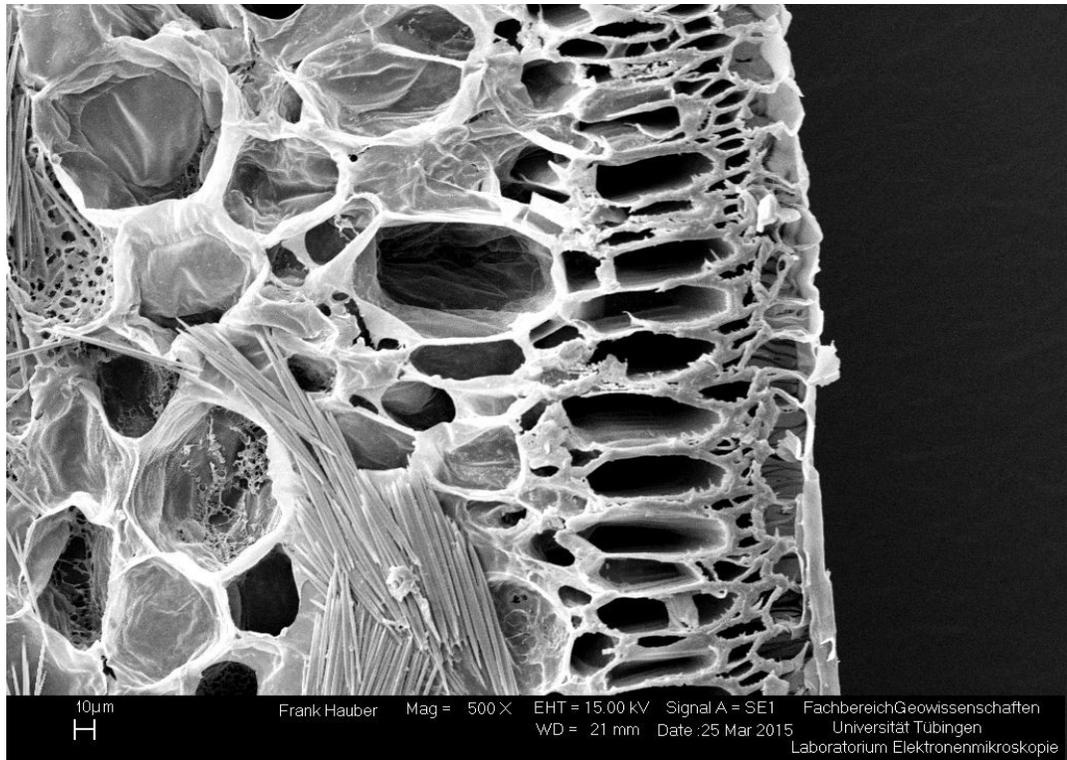


Abb. 105 REM Detailaufnahme *Phalssp* Querschnitt



Abb. 106 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Phalssp* Querschnitt



Abb. 107 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Phalssp* Querschnitt

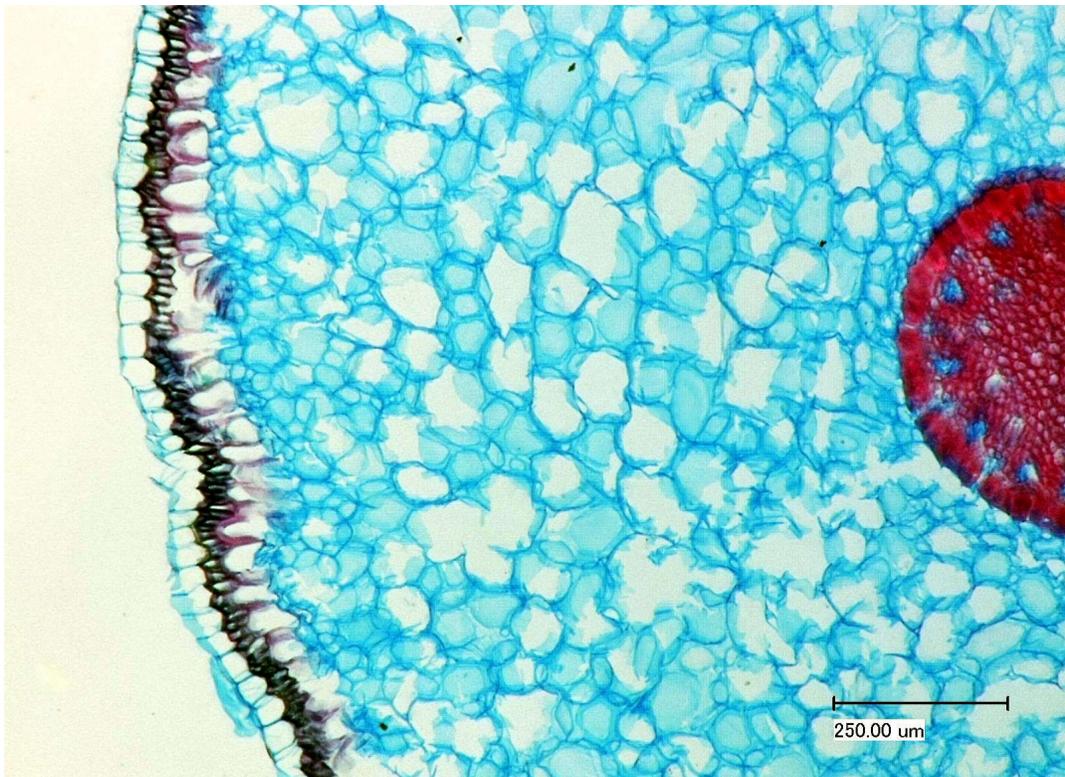


Abb. 108 Lichtmikroskop Detailaufnahme *Phalssp* Querschnitt

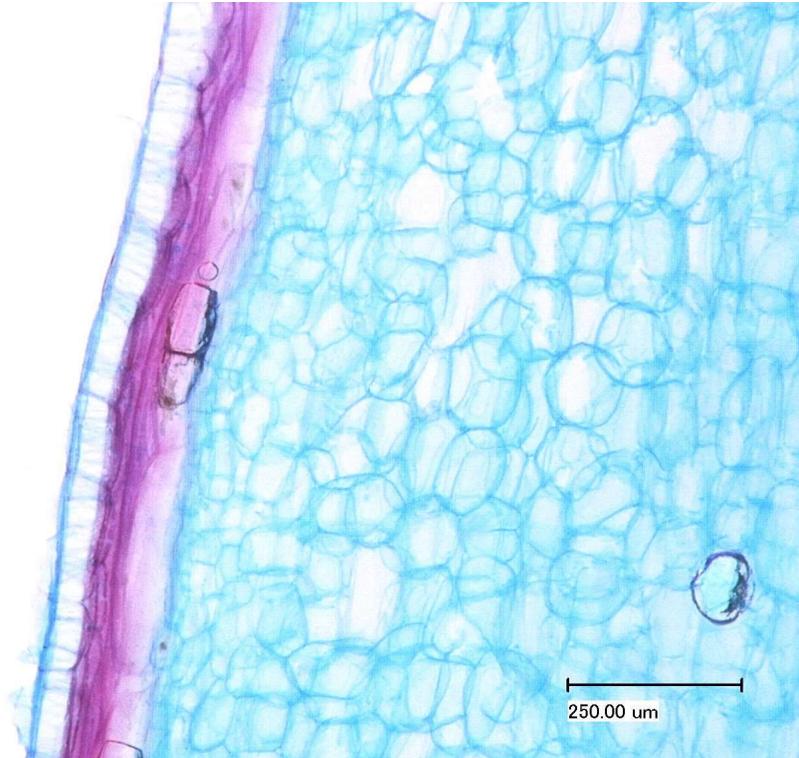


Abb. 109 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Phalissp* Längsschnitt

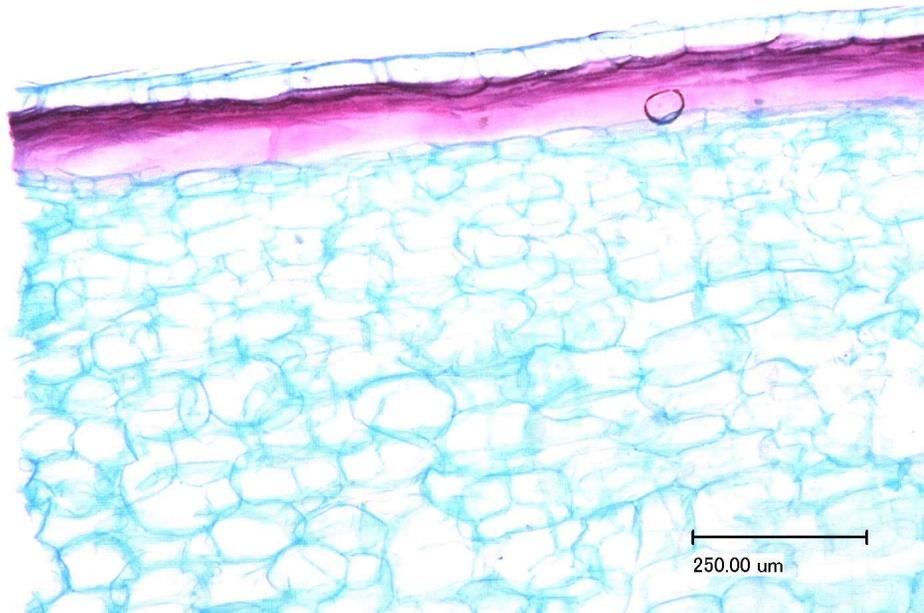


Abb. 110 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Phalissp* Längsschnitt

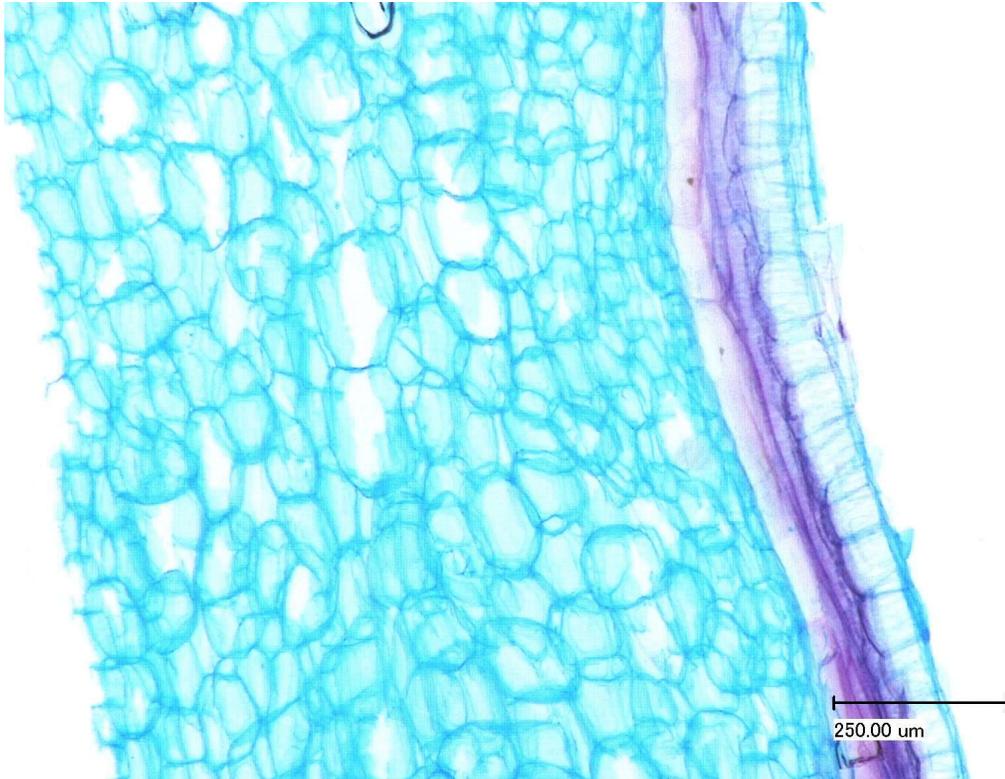


Abb. 111 Lichtmikroskop Übersichtsaufnahme *Phalssp* Längsschnitt

Prosthechea cochleata (Pc)

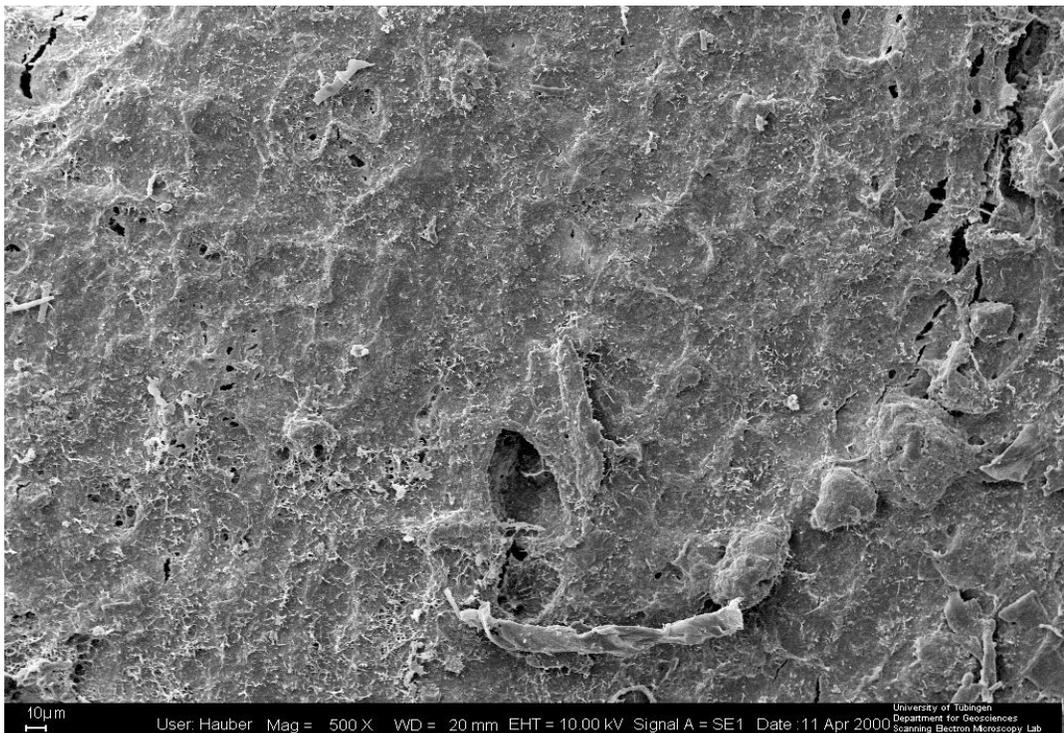


Abb. 112 REM Übersichtsaufnahme *Pc* Oberfläche

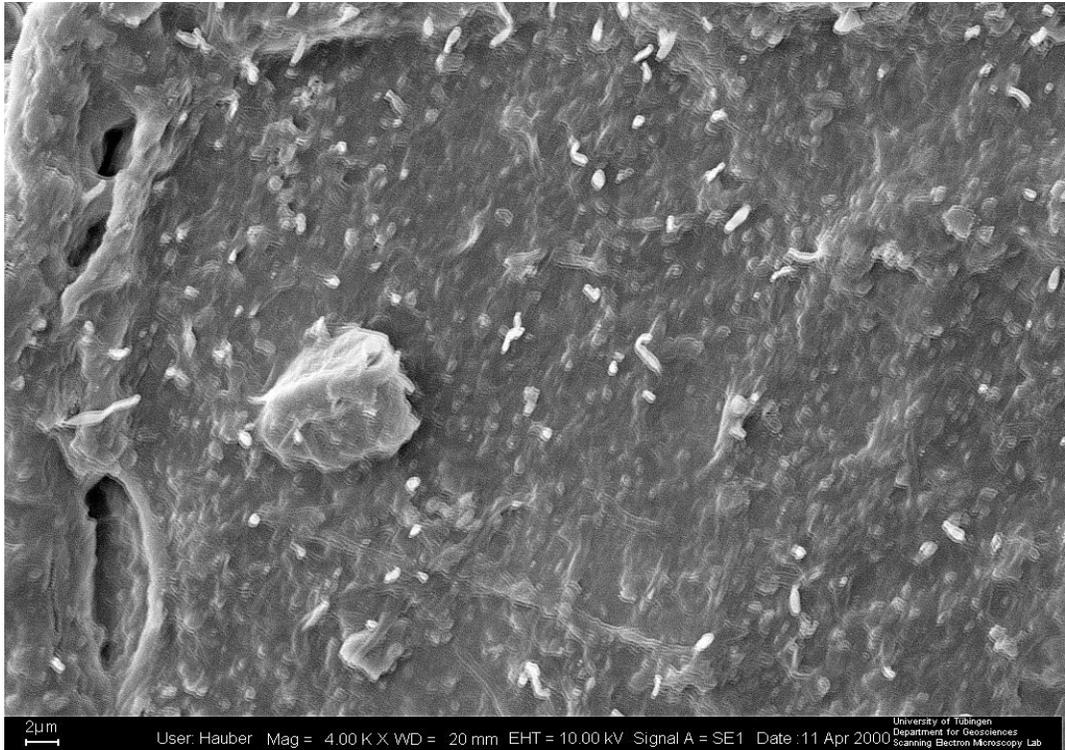


Abb. 113 REM Detailaufnahme *Pc* Oberfläche

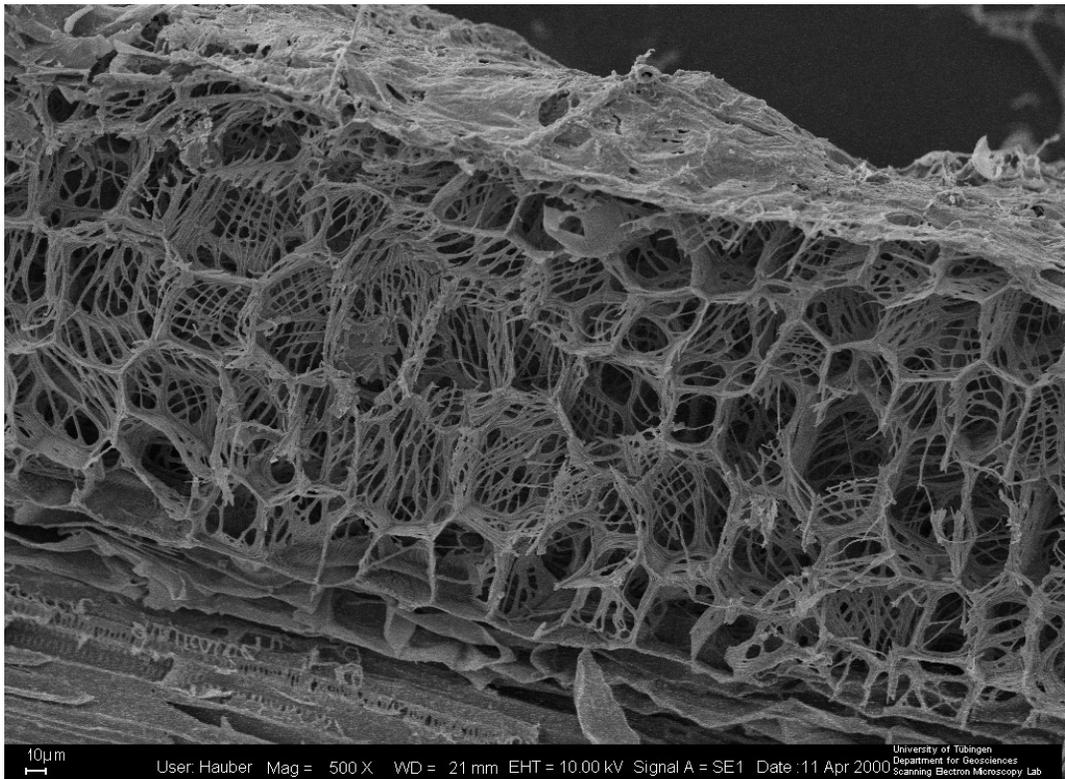


Abb. 114 REM Detailaufnahme *Pc* Längsschnitt

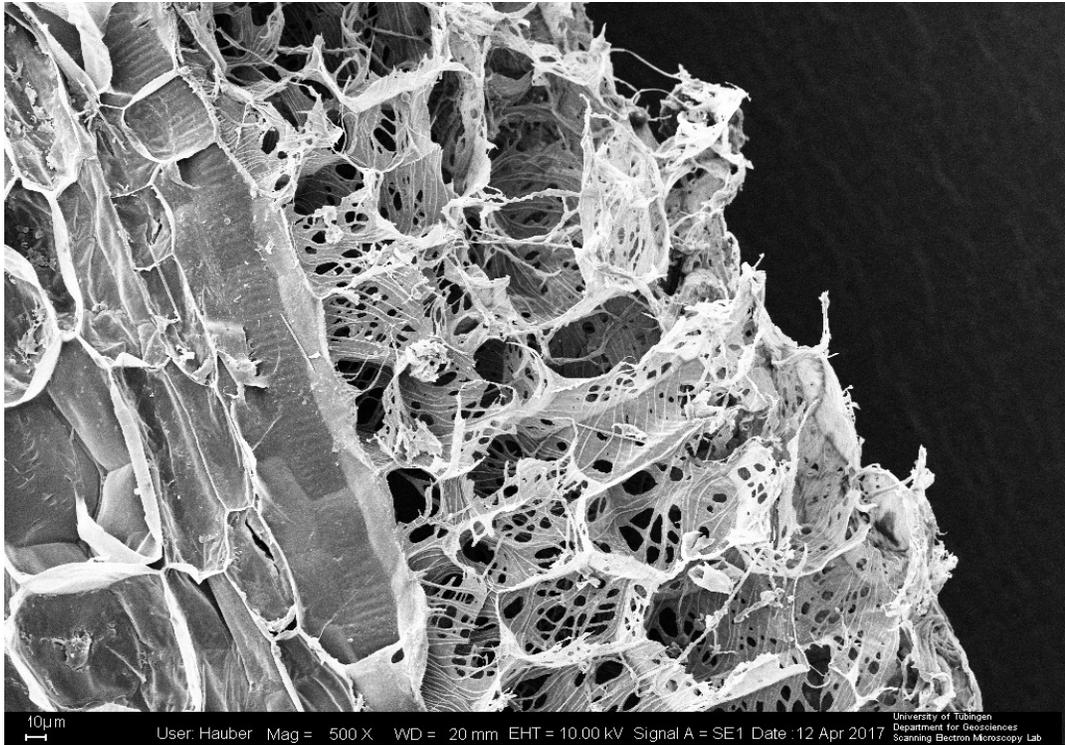


Abb. 115 REM Detailaufnahme *Pc* Längsschnitt

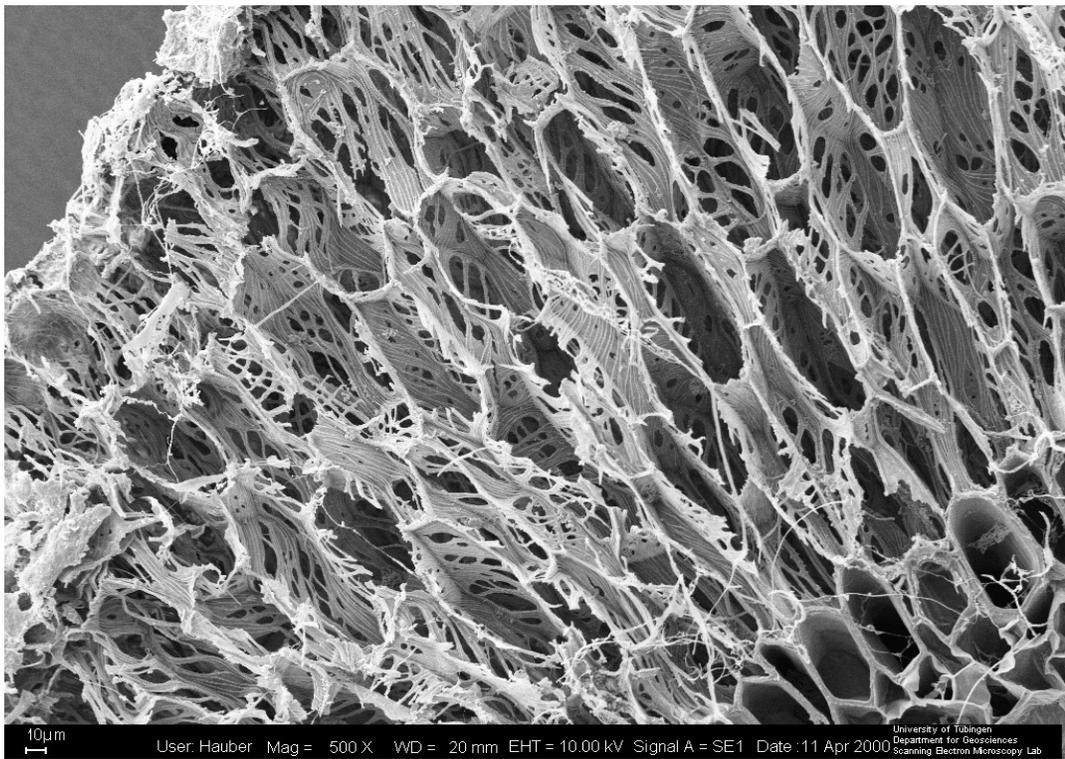


Abb. 116 REM Detailaufnahme *Pc* Querschnitt

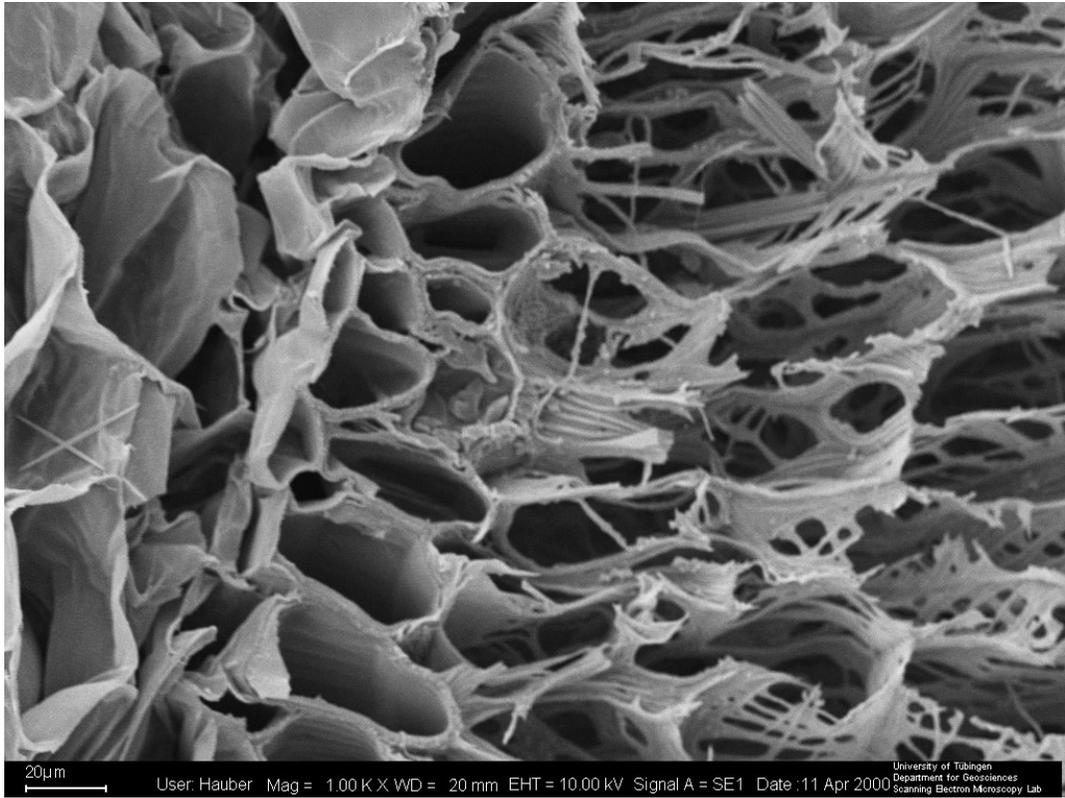
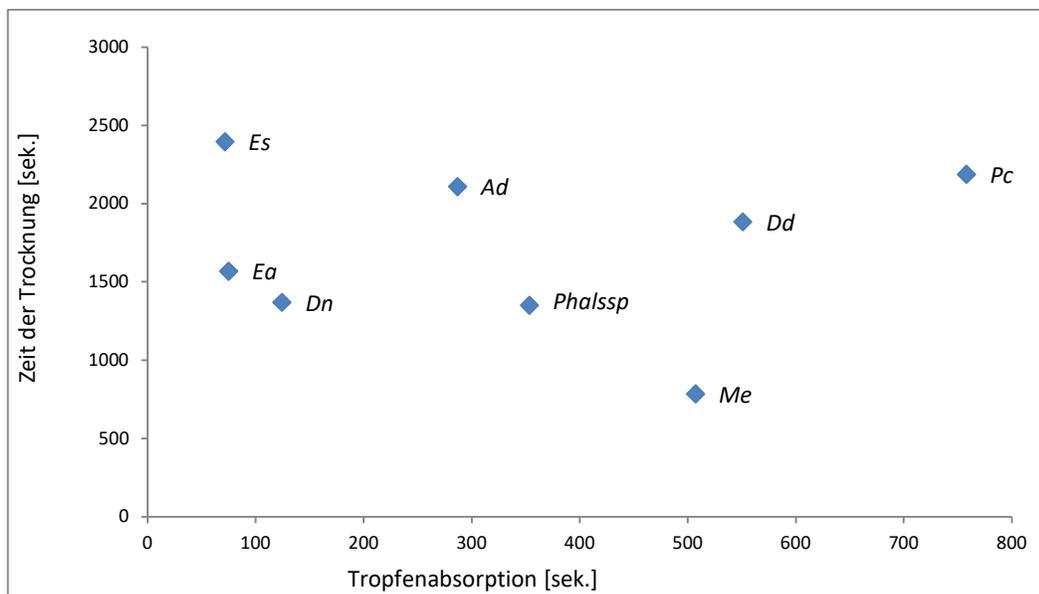
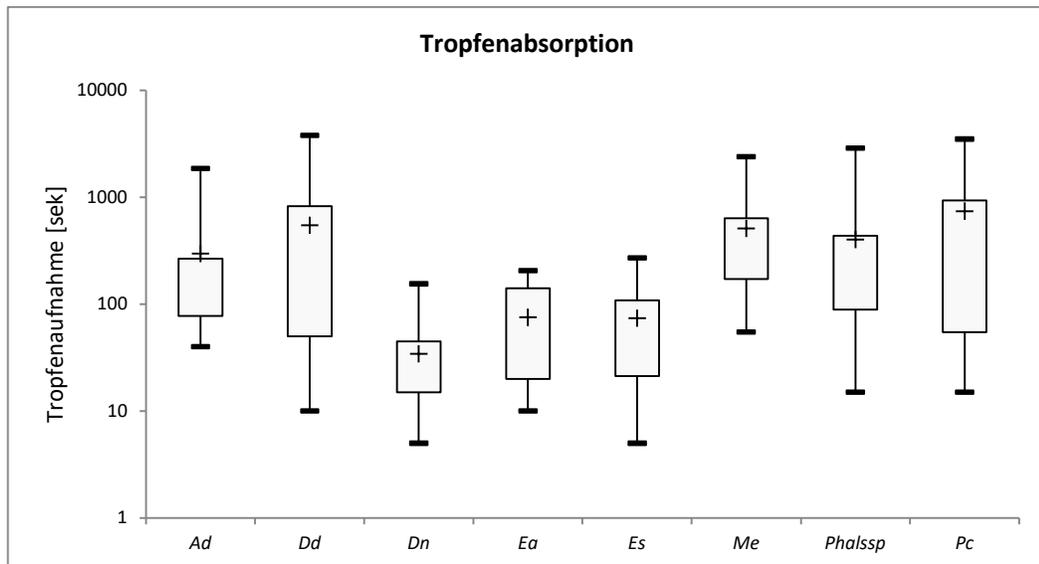
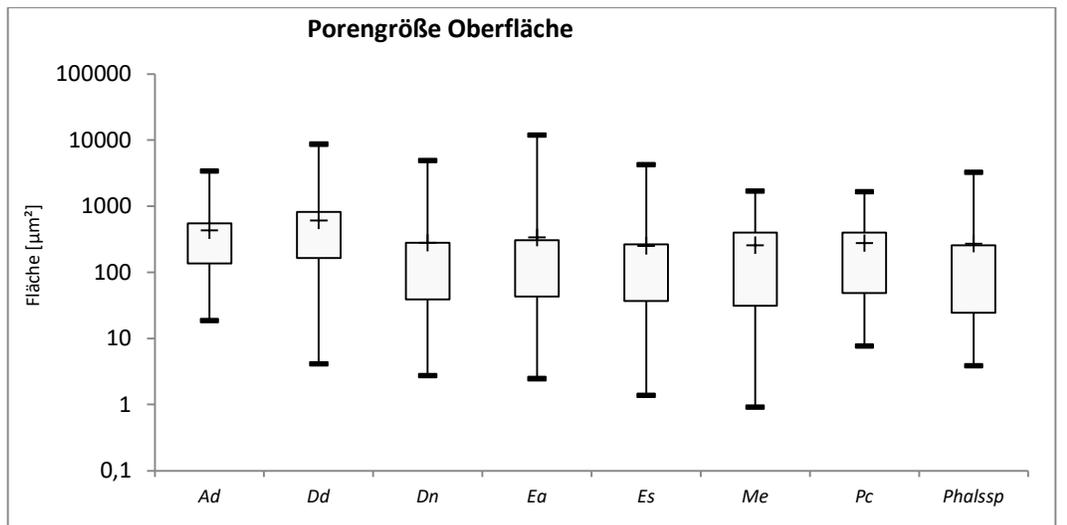
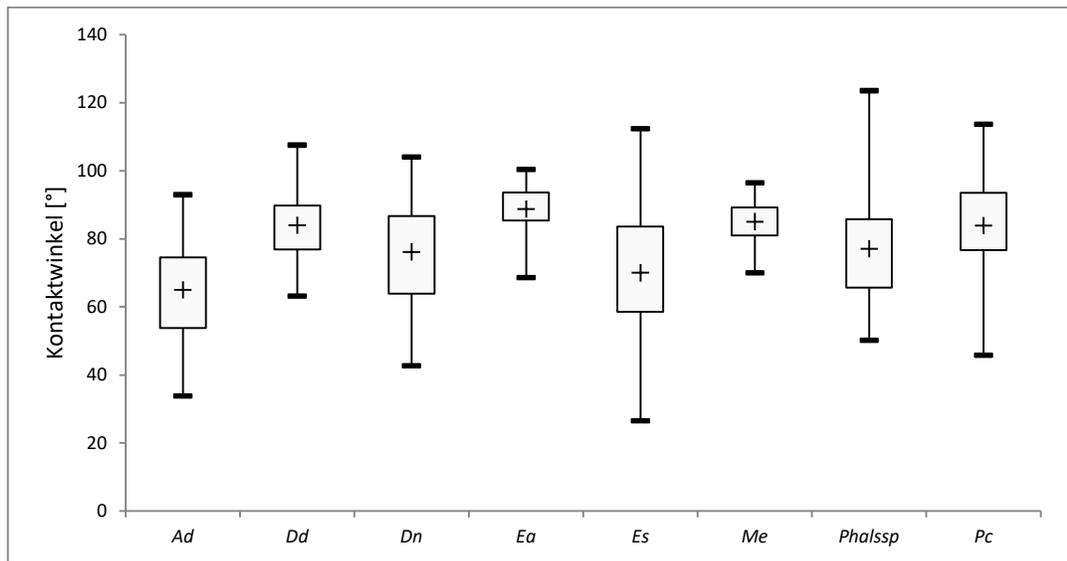
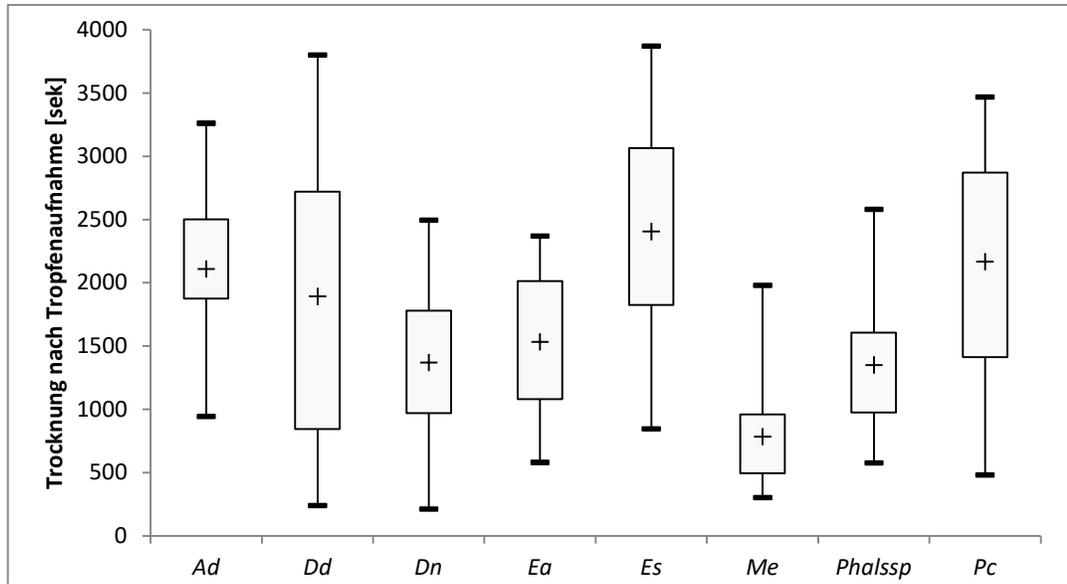
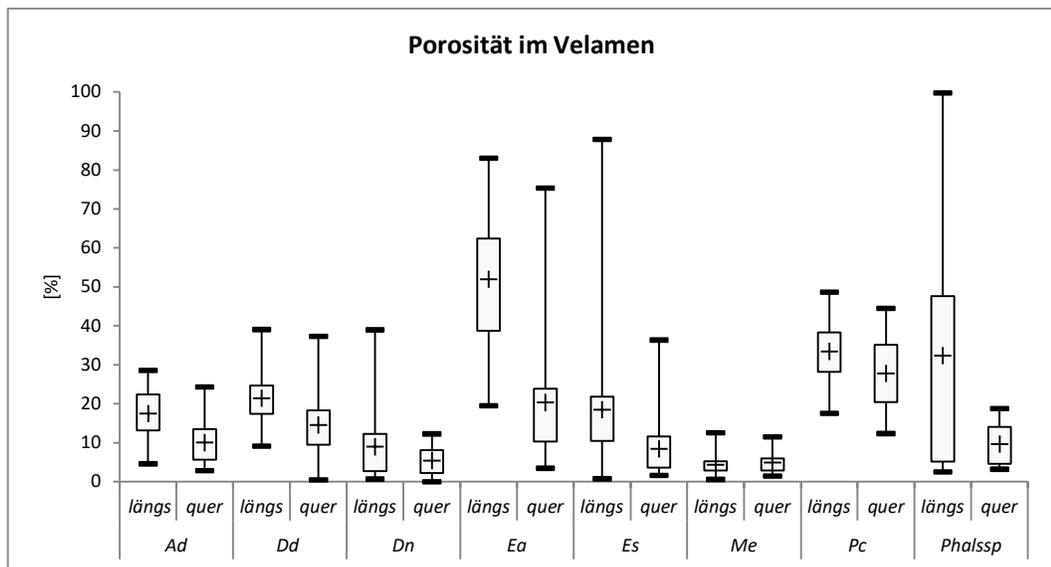
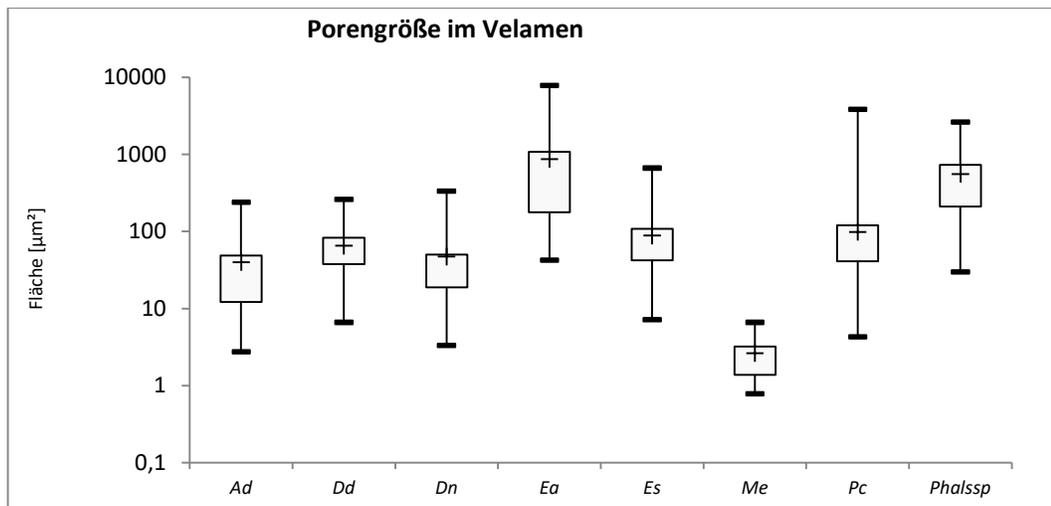
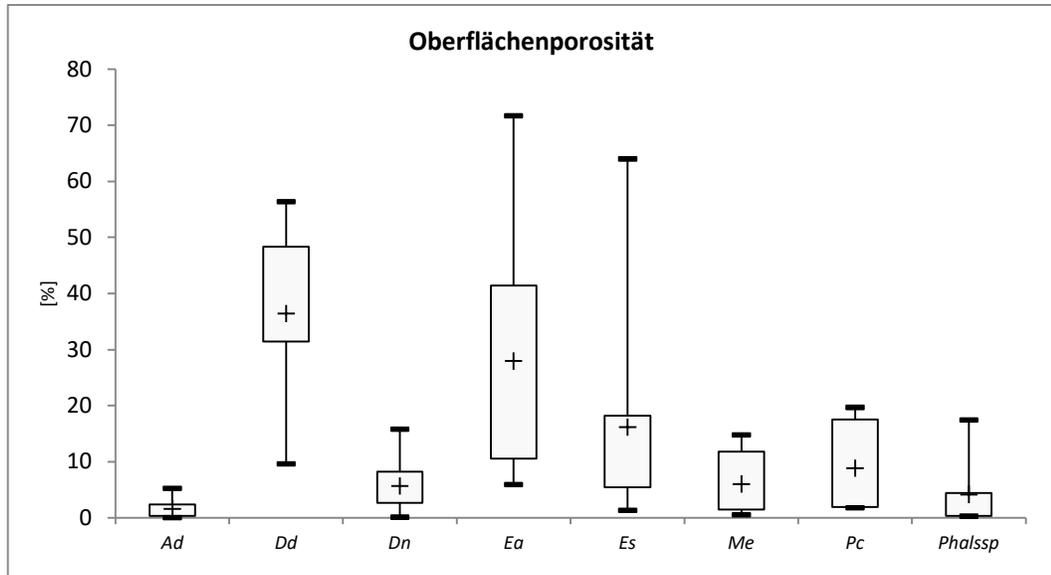


Abb. 117 REM Detailaufnahme Pc Querschnitt

Anhang D Grafiken zur Ergebnisdarstellung der Struktur des Velamen

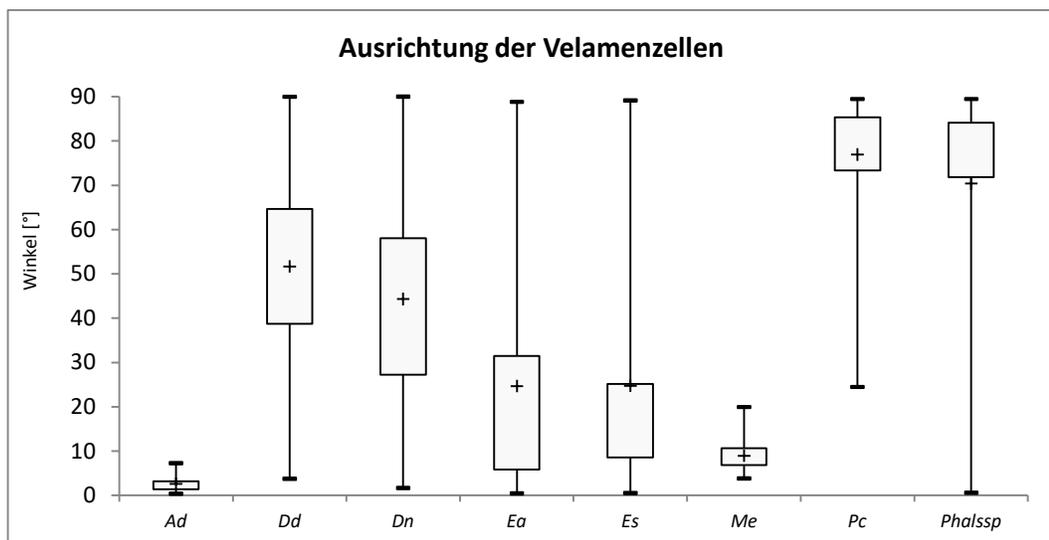
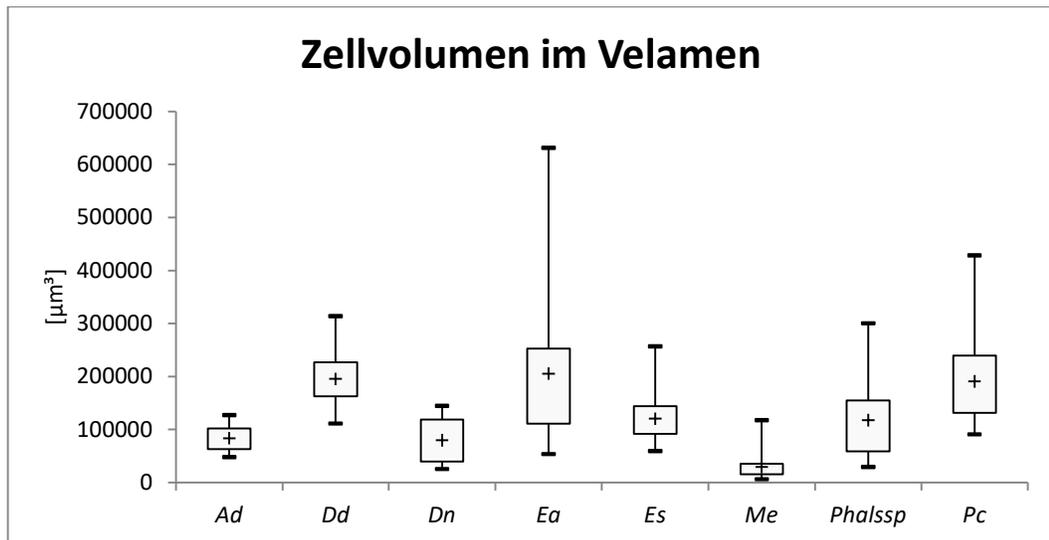


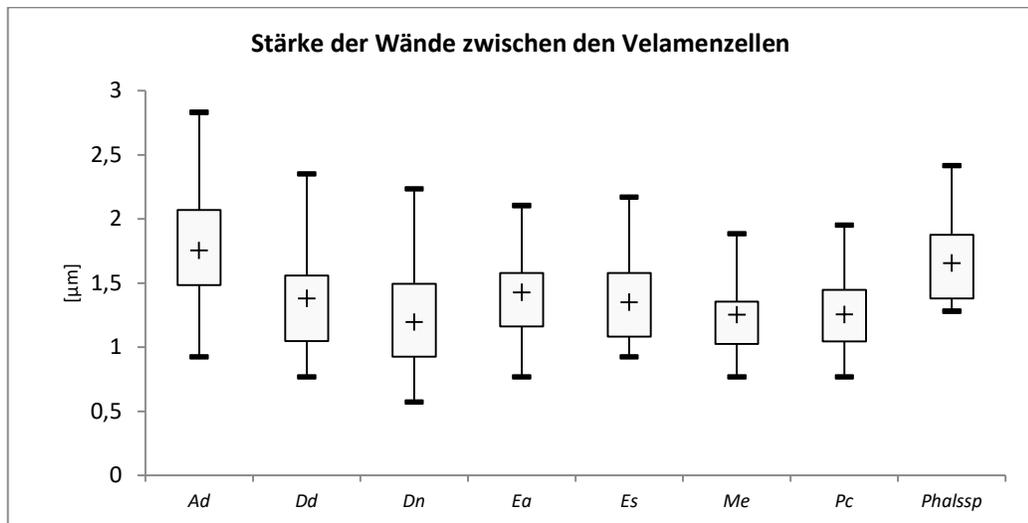
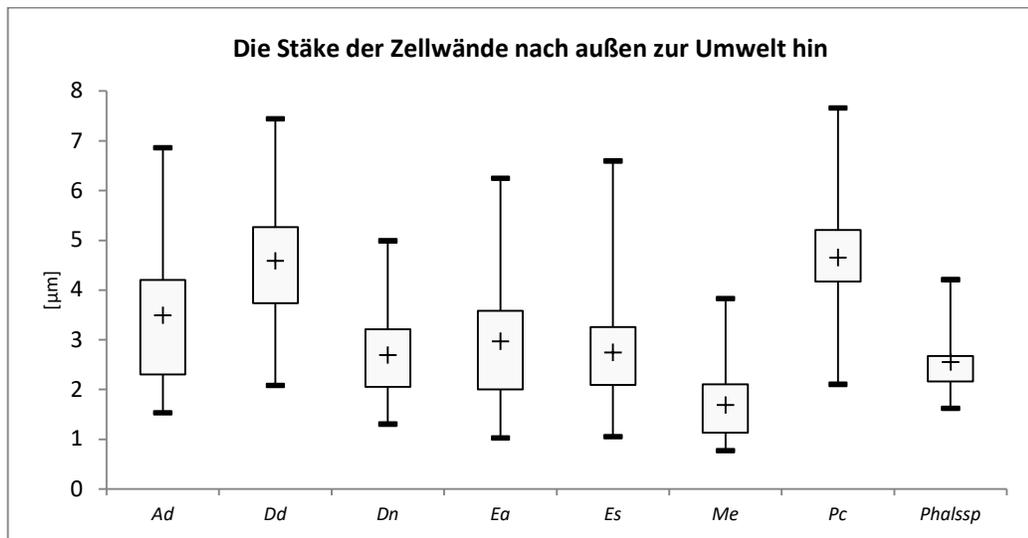
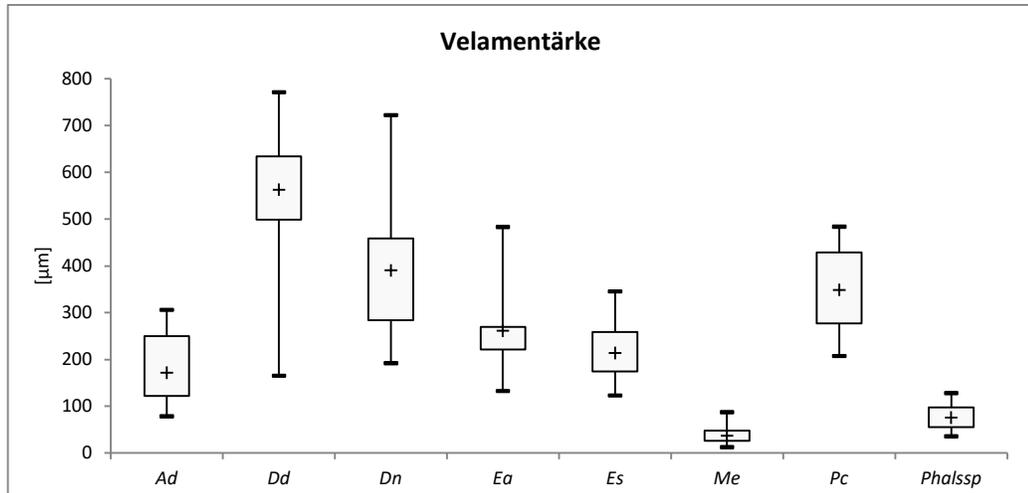


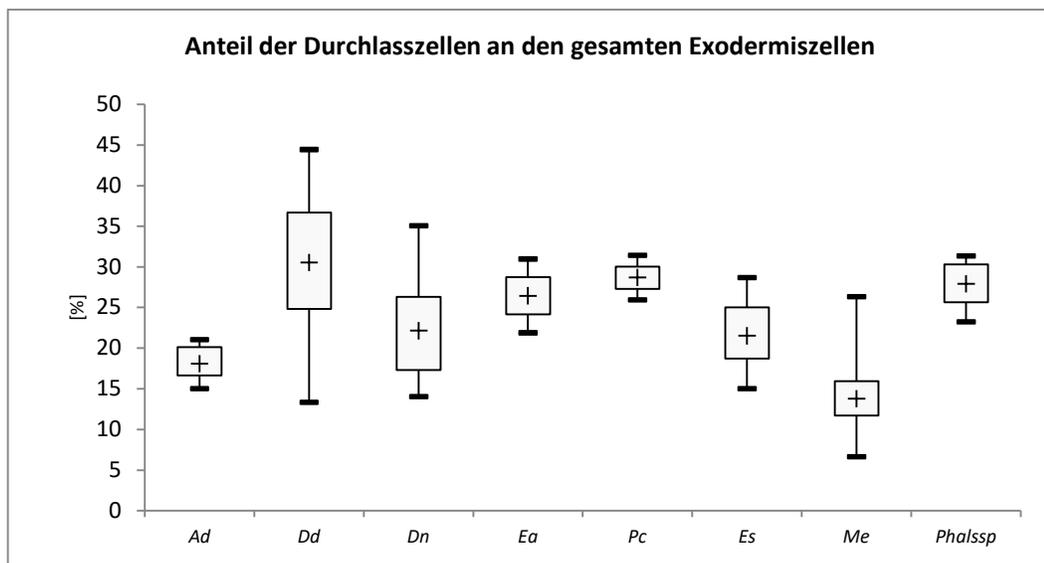
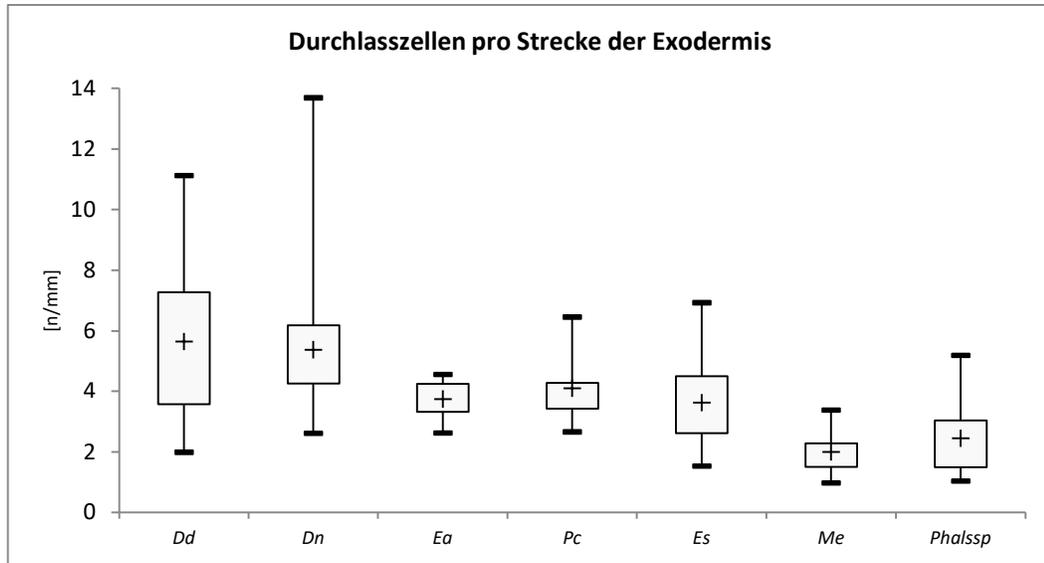


Porosität im Velamen		<i>Ad</i>		<i>Dd</i>		<i>Dn</i>		<i>Ea</i>	
	Reihe	Längs	Quer	Längs	Quer	Längs	Quer	Längs	Quer
Außen	1	16,8	8,0	20,0	16,4	12,4	1,4	43,0	12,7
	2	17,8	13,1	20,6	14,6	7,7	3,7	49,0	17,3
	3	24,6		23,0	15,2	8,5	6,4	61,1	21,2
	4			21,1	17,9	18,2		55,3	29,1
	5			21,8	20,2			48,7	
Innen	6			22,0					

		<i>Pc</i>		<i>Es</i>		<i>Me</i>		<i>Phalssp</i>	
	Reihe	Längs	Quer	Längs	Quer	Längs	Quer	Längs	Quer
Außen	1	29,4	25,0	21,3	8,1	3,4	4,9	55,8	9,7
	2	35,2	27,3	15,7	7,5	5,2		5,6	
	3	34,9	31,7	16,6	9,6				
Innen	4	34,3		20,8					







Anhang E MRT-Protokolle

PD gewichtete Sequenz

SIEMENS MAGNETOM SonataVision syngo MR A30

\\USER\Forschung_alle\Hauber\Wurzel\tse_PD_05			
Scan Time: 16:15	Voxel size: 0.1×0.1×0.5 [mm]	Rel. SNR: 1.00	SIEMENS: tse

Routine		Flex Loop Small / FLS (Plug=1)	1
Slice group 1		Body	0
Slices	1	-----	
Dist. factor	50 [%]	Shim mode	Tune up
Position	R2.0 P50.0 F4.0 [mm]	Adjust with body coil	0
Orientation	Coronal	Confirm freq. adjustment	0
Phase enc. dir.	R >> L	Assume Silicone	0
Rotation	0 [deg]	Ref. amplitude [1H]	148.948 [V]
Phase oversampling	0 [%]	Adjust volume	
FoV read	37 [mm]	Position	Isocenter
FoV phase	100.0 [%]	Orientation	Transversal
Slice thickness	0.5 [mm]	Rotation	0 [deg]
TR	7000 [ms]	R >> L	350 [mm]
TE	19 [ms]	A >> P	263 [mm]
Averages	3	F >> H	350 [mm]
Concatenations	1	Physio	
Filter	Large FoV	1st Signal/Mode	None
Coil elements	FLS	Dark blood	0
Contrast		Resp. control	Off
MTC	0	Inline	
Magn. preparation	None	Subtract	0
Flip angle	180 [deg]	Std-Dev-Sag	0
Fat suppr.	None	Std-Dev-Cor	0
Fat sat. mode	Strong	Std-Dev-Tra	0
Water suppr.	None	Std-Dev-Time	0
-----		MIP-Sag	0
Averaging mode	Short term	MIP-Cor	0
Reconstruction	Magnitude	MIP-Tra	0
Measurements	1	MIP-Time	0
Resolution		Save original images	1
Base resolution	320	Sequence	
Phase resolution	100 [%]	Introduction	1
Phase partial Fourier	Off	Dimension	2D
Filter 1		Compensate T2 decay	0
Raw filter	Off	Contrasts	1
Filter 2		Bandwidth	125 [Hz/Px]
Large FoV	On	Flow comp.	No
Filter 3		Allowed delay	0 [s]
Normalize	Off	Echo spacing	19.5 [ms]
Filter 4		-----	
Elliptical filter	Off	Turbo factor	7
Filter 5		RF pulse type	Low SAR
Image Filter	Off	Gradient mode	Fast
Trajectory	Cartesian		
Interpolation	0		

PAT mode	None		
Geometry			
Multi-slice mode	Interleaved		
Series	Interleaved		

Special sat.	None		
System			
Save uncombined	0		
Scan at current TP	0		
Scan region position	H		
Scan region position	0 [mm]		
MSMA	S - C - T		
Sagittal	R >> L		
Coronal	A >> P		
Transversal	F >> H		

Sequenz zu erstellen der T1-Map. TI wird dabei von 25 so lange verdoppelt bis 6400 erreicht ist.

SIEMENS MAGNETOM SonataVision syngo MR A30

\\USER\Forschung_alle\Hauber\Wurzel\t1_tse_TI25	
Scan Time: 2:22 Voxel size: 0.2x0.2x2.0 [mm] Rel. SNR: 1.00 UNKNOWN:	
Routine	CP Spine Array / SP3 0
Slice group 1	CP Spine Array / SP4 0
Slices 1	CP Spine Array / SP5 0
Dist. factor 50 [%]	CP Spine Array / SP6 0
Position R2.0 P50.0 F4.0 [mm]	CP Spine Array / SP1 0
Orientation Coronal	CP Spine Array / SP2 0
Phase enc. dir. R >> L	Body 0
Rotation 0 [deg]	Shim mode Tune up
Phase oversampling 0 [%]	Adjust with body coil 0
FoV read 58 [mm]	Confirm freq. adjustment 0
FoV phase 50.0 [%]	Assume Silicone 0
Slice thickness 2 [mm]	Ref. amplitude [1H] 148.948 [V]
TR 10000 [ms]	Adjust volume
TE 10 [ms]	Position Isocenter
Averages 1	Orientation Transversal
Concatenations 1	Rotation 0 [deg]
Filter None	R >> L 350 [mm]
Coil elements FLS	A >> P 263 [mm]
	F >> H 350 [mm]
Contrast	Physio
MTC 0	1st Signal/Mode None
Magn. preparation Non-sel. IR	Dark blood 0
TI 25 [ms]	Resp. control Off
Flip angle 180 [deg]	Inline
Fat suppr. None	Subtract 0
Fat sat. mode Strong	Std-Dev-Sag 0
Water suppr. None	Std-Dev-Cor 0
Averaging mode Short term	Std-Dev-Tra 0
Reconstruction Magnitude	Std-Dev-Time 0
Measurements 1	MIP-Sag 0
Resolution	MIP-Cor 0
Base resolution 256	MIP-Tra 0
Phase resolution 100 [%]	MIP-Time 0
Phase partial Fourier Off	Save original images 1
Filter 1	Sequence
Raw filter Off	Introduction 1
Filter 2	Dimension 2D
Large FoV Off	Compensate T2 decay 0
Filter 3	Contrasts 1
Normalize Off	Bandwidth 201 [Hz/Px]
Filter 4	Flow comp. No
Elliptical filter Off	Allowed delay 0 [s]
Filter 5	Echo spacing 10.3 [ms]
Image Filter Off	Turbo factor 11
Trajectory Cartesian	RF pulse type Fast
Interpolation 0	Gradient mode Fast
Geometry	
Multi-slice mode Interleaved	
Series Interleaved	
Special sat. None	
System	
Save uncombined 0	
Scan at current TP 0	
Scan region position H	
Scan region position 0 [mm]	
MSMA S - C - T	
Sagittal R >> L	
Coronal A >> P	
Transversal H >> F	
Flex Loop Small / FLS 1	
(Plug=1)	

1/-

Sequenz zur Erstellung einer T2-Map

SIEMENS MAGNETOM SonataVision syngo MR A30

\\USER\Forschung_alle\Hauber\Wurzel\t2_se_mc
 Scan Time: 15:05 Voxel size: 0.2x0.2x2.0 [mm] Rel. SNR: 1.00 UNKNOWN:

Routine	
Slice group 1	
Slices	1
Dist. factor	100 [%]
Position	R2.0 P50.0 F4.0 [mm]
Orientation	Coronal
Phase enc. dir.	R >> L
Rotation	0 [deg]
Phase oversampling	0 [%]
FoV read	58 [mm]
FoV phase	50.0 [%]
Slice thickness	2 [mm]
TR	7000 [ms]
TE[1]	10.7 [ms]
TE[2]	21.4 [ms]
TE[3]	32.1 [ms]
TE[4]	42.8 [ms]
TE[5]	53.5 [ms]
TE[6]	64.2 [ms]
TE[7]	74.9 [ms]
TE[8]	85.6 [ms]
TE[9]	96.3 [ms]
TE[10]	107 [ms]
TE[11]	117.7 [ms]
TE[12]	128.4 [ms]
TE[13]	139.1 [ms]
TE[14]	149.8 [ms]
TE[15]	160.5 [ms]
TE[16]	171.2 [ms]
TE[17]	181.9 [ms]
TE[18]	192.6 [ms]
TE[19]	203.3 [ms]
TE[20]	214 [ms]
TE[21]	224.7 [ms]
TE[22]	235.4 [ms]
TE[23]	246.1 [ms]
TE[24]	256.8 [ms]
TE[25]	267.5 [ms]
TE[26]	278.2 [ms]
TE[27]	288.9 [ms]
TE[28]	299.6 [ms]
TE[29]	310.3 [ms]
TE[30]	321 [ms]
TE[31]	331.7 [ms]
TE[32]	342.4 [ms]
Averages	1
Concatenations	1
Filter	Normalize
Coil elements	FLS
Contrast	
MTC	0
Magn. preparation	None
Flip angle	180 [deg]
Fat suppr.	None
Fat sat. mode	Strong
Water suppr.	None
<hr/>	
Averaging mode	Short term
Reconstruction	Magnitude
Measurements	1
Resolution	
Base resolution	256
Phase resolution	100 [%]

Phase partial Fourier	Off
Filter 1	
Raw filter	Off
Filter 2	
Large FoV	Off
Filter 3	
Normalize	On
Intensity	Medium
Width	4
Cut off	20
Unfiltered images	0
Filter 4	
Elliptical filter	Off
Filter 5	
Image Filter	Off
Trajectory	Cartesian
Interpolation	0
Geometry	
Multi-slice mode	Interleaved
Series	Interleaved
<hr/>	
Special sat.	None
System	
Save uncombined	0
Scan at current TP	0
Scan region position	H
Scan region position	0 [mm]
MSMA	S - C - T
Sagittal	R >> L
Coronal	A >> P
Transversal	H >> F
Flex Loop Small / FLS (Plug=1)	1
CP Spine Array / SP3	0
CP Spine Array / SP4	0
CP Spine Array / SP5	0
CP Spine Array / SP6	0
CP Spine Array / SP1	0
CP Spine Array / SP2	0
Body	0
<hr/>	
Shim mode	Tune up
Adjust with body coil	0
Confirm freq. adjustment	0
Assume Silicone	0
Ref. amplitude [1H]	148.948 [V]
Adjust volume	
Position	Isocenter
Orientation	Transversal
Rotation	0 [deg]
R >> L	350 [mm]
A >> P	263 [mm]
F >> H	350 [mm]
Physio	
1st Signal/Mode	None
<hr/>	
Dark blood	0
Inline	
Subtract	0
Std-Dev-Sag	0
Std-Dev-Cor	0
Std-Dev-Tra	0
Std-Dev-Time	0

1/+

Sequenz zur Erstellung einer 3D-Aufnahme

SIEMENS MAGNETOM SonataVision syngo MR A30

\\USER\Forschung_alle\Hauber\Erste_Tests\tse_3D_0.25x0.25x0.25
 Scan Time: 28:05 Voxel size: 0.2x0.2x0.2 [mm] Rel. SNR: 1.00 SIEMENS: tse

Routine		Sagittal	R >> L
Slab group 1		Coronal	A >> P
Slabs	1	Transversal	H >> F
Dist. factor	50 [%]	Flex Loop Small / FLS	1
Position	R0.4 P28.5 H3.4 [mm]	(Plug=1)	
Orientation	Transversal	CP Spine Array / SP3	0
Phase enc. dir.	R >> L	CP Spine Array / SP4	0
Rotation	90 [deg]	CP Spine Array / SP5	0
Phase oversampling	0 [%]	CP Spine Array / SP6	0
Slice oversampling	15 [%]	CP Spine Array / SP1	0
Slices per slab	26	CP Spine Array / SP2	0
FoV read	50 [mm]	Body	0
FoV phase	50.0 [%]	-----	
Slice thickness	0.2 [mm]	Shim mode	Tune up
TR	3500 [ms]	Adjust with body coil	0
TE	16 [ms]	Confirm freq. adjustment	0
Averages	1	Assume Silicone	0
Concatenations	1	Ref. amplitude [1H]	153.637 [V]
Filter	Large FoV	Adjust volume	
Coil elements	FLS	Position	Isocenter
Contrast		Orientation	Transversal
MTC	0	Rotation	0 [deg]
Magn. preparation	None	R >> L	350 [mm]
Flip angle	180 [deg]	A >> P	263 [mm]
Fat suppr.	None	F >> H	350 [mm]
Fat sat. mode	Strong	Physio	
Water suppr.	None	1st Signal/Mode	None
-----		Dark blood	0
Averaging mode	Short term	Resp. control	Off
Reconstruction	Magnitude	Inline	
Measurements	1	Subtract	0
Resolution		Std-Dev-Sag	0
Base resolution	256	Std-Dev-Cor	0
Phase resolution	100 [%]	Std-Dev-Tra	0
Slice resolution	100 [%]	Std-Dev-Time	0
Phase partial Fourier	Off	MIP-Sag	0
Slice partial Fourier	Off	MIP-Cor	0
Filter 1		MIP-Tra	0
Raw filter	Off	MIP-Time	0
Filter 2		Save original images	1
Large FoV	On	Sequence	
Filter 3		Introduction	1
Normalize	Off	Dimension	3D
Filter 4		Compensate T2 decay	0
Elliptical filter	Off	Contrasts	1
Filter 5		Bandwidth	120 [Hz/Px]
Image Filter	Off	Flow comp.	No
Trajectory	Cartesian	Allowed delay	0 [s]
Interpolation	0	Echo spacing	15.8 [ms]
-----		Turbo factor	9
PAT mode	None	RF pulse type	Normal
Geometry		Gradient mode	Fast*
Multi-slice mode	Interleaved		
Series	Interleaved		
Special sat.	None		
System			
Save uncombined	0		
Scan at current TP	0		
Scan region position	H		
Scan region position	0 [mm]		
MSMA	S - C - T		

Anhang F SPSS-Auswertung

Nicht parametrische Tests

Hypothesentestübersicht

	Nullhypothese	Test	Sig.
1	Die Verteilung von Benetzungswinkel der Tropfen ist über die Kategorien von Art identisch.	Kruskal-Wallis-Test bei unabhängigen Stichproben	,000

Entscheidung	
1	Nullhypothese ablehnen

Asymptotische Signifikanzen werden angezeigt. Das Signifikanzniveau ist ,050.

Paarweise Vergleiche von Art

Sample 1-Sample 2	Teststatistik	Std.-Fehler	Standardteststatistik	Sig.	Korr. Sig. ^a
Ad-Es	-31,274	25,095	-1,246	,213	1,000
Ad-Phal	-61,934	24,509	-2,527	,012	,322
Ad-Dn	-65,117	25,095	-2,595	,009	,265
Ad-Dd	-105,129	25,842	-4,068	,000	,001
Ad-Pc	-107,564	24,720	-4,351	,000	,000
Ad-Me	-120,183	27,458	-4,377	,000	,000
Ad-Ea	-155,009	31,378	-4,940	,000	,000
Es-Phal	-30,660	18,048	-1,699	,089	1,000
Es-Dn	33,843	18,836	1,797	,072	1,000
Es-Dd	73,855	19,820	3,726	,000	,005
Es-Pc	-76,291	18,334	-4,161	,000	,001
Es-Me	-88,910	21,886	-4,062	,000	,001
Es-Ea	123,735	26,638	4,645	,000	,000
Phal-Dn	3,183	18,048	,176	,860	1,000
Phal-Dd	43,195	19,072	2,265	,024	,659
Phal-Pc	45,630	17,523	2,604	,009	,258

Phal-Me	58,250	21,211	2,746	,006	,169
Phal-Ea	93,075	26,087	3,568	,000	,010
Dn-Dd	40,012	19,820	2,019	,044	1,000
Dn-Pc	-42,447	18,334	-2,315	,021	,577
Dn-Me	-55,067	21,886	-2,516	,012	,332
Dn-Ea	-89,892	26,638	-3,375	,001	,021
Dd-Pc	-2,435	19,343	-,126	,900	1,000
Dd-Me	-15,055	22,738	-,662	,508	1,000
Dd-Ea	-49,880	27,343	-1,824	,068	1,000
Pc-Me	12,619	21,455	,588	,556	1,000
Pc-Ea	47,445	26,286	1,805	,071	1,000
Me-Ea	34,825	28,875	1,206	,228	1,000

Jede Zeile prüft die Nullhypothese, dass die Verteilungen in Stichprobe 1 und Stichprobe 2 gleich sind.

Asymptotische Signifikanzen (zweiseitige Tests) werden angezeigt. Das Signifikanzniveau ist ,05.

a. Signifikanzwerte werden von der Bonferroni-Korrektur für mehrere Tests angepasst.

Nicht parametrische Tests

Hypothesentestübersicht

	Nullhypothese	Test	Sig.
1	Die Verteilung von Tropfenabsorption ist über die Kategorien von Art identisch.	Kruskal-Wallis-Test bei unabhängigen Stichproben	,000

Entscheidung	
1	Nullhypothese ablehnen

Asymptotische Signifikanzen werden angezeigt. Das Signifikanzniveau ist ,050.

Paarweise Vergleiche von Art

Sample 1-Sample 2	Teststatistik	Std.-Fehler	Standardteststatistik	Sig.	Korr. Sig. ^a
Dn-Es	-35,746	17,638	-2,027	,043	1,000
Dn-Ea	-37,086	24,957	-1,486	,137	1,000
Dn-Ad	102,139	19,810	5,156	,000	,000

Dn-Phal	-111,226	15,629	-7,117	,000	,000
Dn-Pc	-113,039	18,098	-6,246	,000	,000
Dn-Dd	114,303	16,899	6,764	,000	,000
Dn-Me	-138,993	19,063	-7,291	,000	,000
Es-Ea	1,341	25,532	,053	,958	1,000
Es-Ad	66,393	20,529	3,234	,001	,034
Es-Phal	-75,481	16,532	-4,566	,000	,000
Es-Pc	-77,294	18,883	-4,093	,000	,001
Es-Dd	78,557	17,737	4,429	,000	,000
Es-Me	-103,248	19,810	-5,212	,000	,000
Ea-Ad	65,053	27,078	2,402	,016	,456
Ea-Phal	-74,140	24,189	-3,065	,002	,061
Ea-Pc	-75,953	25,853	-2,938	,003	,093
Ea-Dd	77,217	25,028	3,085	,002	,057
Ea-Me	-101,907	26,537	-3,840	,000	,003
Ad-Phal	-9,087	18,832	-,483	,629	1,000
Ad-Pc	-10,900	20,926	-,521	,602	1,000
Ad-Dd	-12,164	19,898	-,611	,541	1,000
Ad-Me	-36,855	21,766	-1,693	,090	1,000
Phal-Pc	1,813	17,023	,107	,915	1,000
Phal-Dd	3,077	15,742	,195	,845	1,000
Phal-Me	27,767	18,045	1,539	,124	1,000
Pc-Dd	1,264	18,195	,069	,945	1,000
Pc-Me	25,954	20,221	1,283	,199	1,000
Dd-Me	-24,690	19,156	-1,289	,197	1,000

Jede Zeile prüft die Nullhypothese, dass die Verteilungen in Stichprobe 1 und Stichprobe 2 gleich sind.

Asymptotische Signifikanzen (zweiseitige Tests) werden angezeigt. Das Signifikanzniveau ist ,05.

a. Signifikanzwerte werden von der Bonferroni-Korrektur für mehrere Tests angepasst.