

**Der Wasserhaushalt von
Fraxinus excelsior und *Acer pseudoplatanus*
in einem
Eschen-Ahorn-Schluchtwald**

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von

ANDREAS STÖHR

aus Duisburg

Düsseldorf

2003

Gedruckt mit der Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Referent: Prof. Dr. Rainer Lösch

Korreferent: Prof. Dr. William Martin

Tag der mündlichen Prüfung: 26. Jan. 2004

Inhalt

1	EINLEITUNG	1
2	UNTERSUCHTE ARTEN UND MESSTANDORT	3
2.1	UNTERSUCHTE ARTEN	3
2.1.1	EUROPÄISCHE ESCHE (<i>Fraxinus excelsior</i> L.)	3
2.1.2	BERGAHORN (<i>Acer pseudoplatanus</i> L.)	4
2.2	MESSTANDORT	5
2.2.1	LAGE	5
2.2.2	KLIMA	6
2.2.3	GEOLOGIE UND BÖDEN	6
2.2.4	VEGETATION	6
3	MATERIAL UND METHODEN	8
3.1	HOLZANATOMIE	8
3.2	BESTANDESQUANTIFIZIERUNG	9
3.3	KLIMATOLOGIE	9
3.4	XYLEMSAFTFLUSS	
3.4.1	THERMAL DISSIPATION PROBE (TDP)-SYSTEM	13
3.4.2	DYNAGAGE®-MESSYSTEM	15
3.4.3	METHODENVERGLEICH	18
3.4.4	SAFTFLUSSFLÄCHE	19
3.4.5	MESSUNGEN IM STAMMBEREICH	20
3.4.6	MESSUNGEN AN WURZELN	21
3.4.7	MODELL	22
3.5	WASSERPOTENTIAL	22
3.5.1	STAMMWASSERPOTENTIAL	23
3.5.2	BLATTWASSERPOTENTIAL	25
3.6	APPARENTE HYDRAULISCHE LEITFÄHIGKEIT	25
3.7	GASWECHSEL DER BLÄTTER	26
3.7.1	TRANSPIRATION	27
3.7.2	PHOTOSYNTHETISCHER GASWECHSEL	27
3.8	DRUCK-VOLUMEN-ANALYSE	29
3.9	AKUSTISCHE EMPFINDLICHKEITSKURVEN	30
4	ERGEBNISSE	33
4.1	HOLZANATOMIE	33
4.2	BESTANDESSTRUKTUR	37
4.2.1	ÜBERSICHT	37
4.2.2	UNTERSUCHTE BÄUME	40

4.2.3	BLATTFLÄCHEN	42
4.2.4	MESSFLÄCHEN	45
4.3	KLIMATOLOGIE	46
4.3.1	FREIFLÄCHE	46
4.3.2	WALDUNTERSTAND	50
4.3.3	BODENWASSERGEHALT	54
4.3.4	NIEDERSCHLAG	57
4.4	XYLEMSAFTFLUSS	60
4.4.1	KURVENBEARBEITUNG	60
4.4.2	METHODENVERGLEICH	64
4.4.3	BERECHNUNGSGRUNDLAGEN	66
4.4.4	SAFTFLUSSGESCHWINDIGKEIT	68
4.4.5	MASSENFLUSSRATE	69
4.4.6	VARIABILITÄT DER XYLEMSAFTFLUSSGESCHWINDIGKEIT IM QUERSCHNITTSPROFIL	71
4.4.7	BEZUGSGRÖSSEN	72
4.4.8	AUSTRIEBSPHASE	77
4.4.9	WASSERMANGEL	79
4.4.10	UNBELAUBTE PHASE	87
4.4.11	WURZELN	90
4.4.12	BESTANDESTRANSPIRATION	96
4.4.13	MODELL	105
4.5	BLATTGASWECHSEL	121
4.6	AKUSTISCHE EMPFINDLICHKEITSKURVEN	129
4.7	DRUCK-VOLUMEN-ANALYSE	132
5	DISKUSSION	135
<hr/>		
5.1	MESSMETHODIK	135
5.2	XYLEMSAFTFLUSS	140
5.3	WASSERMANGEL	149
5.4	WURZELN	158
5.5	MODELL	160
5.6	BESTANDESTRANSPIRATION	165
6	ZUSAMMENFASSUNG	168
<hr/>		
7	LITERATUR	170
<hr/>		
ANHANG		178
<hr/>		

Abkürzungen

<i>A</i>	Querschnittsfläche [m ²]	<i>R</i>	Widerstand [Ω]
<i>A</i>	Netto-CO ₂ -Austauschrate [mmol m ⁻² LA s ⁻¹]	<i>R</i>	Allg. Gaskonstante (8.3143 J mol ⁻¹ K ⁻¹)
<i>A_{max}</i>	Maximale Netto-CO ₂ -Austauschrate [mmol m ⁻² LA s ⁻¹]	<i>R_D</i>	Dunkelatmung [μmol m ⁻² LA s ⁻¹]
<i>AE</i>	Ultraschallemission	<i>RH</i>	Relative Luftfeuchte [%]
<i>BA</i>	Basalfläche [cm ²]	<i>rl</i>	Relative Bedeutung eines Umweltfaktors
<i>BdF</i>	Volumetrischer Wassergehalt des Oberbodens [m ³ m ⁻³]	<i>R_n</i>	Nettostrahlung [J m ⁻² s ⁻¹]
<i>c_p</i>	Spezifische Wärme der Luft [J kg ⁻¹ K ⁻¹]	<i>R_s</i>	Globalstrahlung [J m ⁻² s ⁻¹]
<i>CPA</i>	Kronenprojektionsfläche [m ²]	<i>r_s</i>	Stomatärer Widerstand (<i>Li1600</i>) [s cm ⁻¹]
<i>c_x</i>	Spezifische Wärmekapazität des Xylemsaftes (= H ₂ O = 4.186 J g ⁻¹ K ⁻¹)	<i>RWC</i>	Restwassergehalt
<i>DBH</i>	Brusthöhendurchmesser [m]	<i>s</i>	Steigung der Sättigungsdampfdruckkurve [Pa °C ⁻¹]
<i>dT</i>	Temperaturdifferenz (Granier) [°C]	<i>SA</i>	Fläche des saftflußleitenden Gewebes [cm ²]
<i>dv</i>	abhängige Variable	<i>SVF</i>	Xylemsaftflußgeschwindigkeit [m h ⁻¹]
<i>ΔT</i>	Temperaturdifferenz (Dynagage) [K]	<i>SW</i>	Saftflußleitendes Gewebe
<i>ΔT_{St}</i>	Temperaturdifferenz zw. Meßkammer und Stammoberfläche (Stammhygrometer) [°C]	<i>t</i>	Zeit [s]
<i>E</i>	Transpirationsrate [mmol m ⁻² LA s ⁻¹]	<i>T</i>	Temperatur [°C]
<i>E₀</i>	Potentielle Evapotranspiration [mm]	<i>T_{min}</i>	Minimumtemperatur [°C]
<i>F</i>	Xylemsaftflußrate [kg h ⁻¹]	<i>T_L</i>	Blattemperatur [°C]
<i>F_r</i>	Xylemsaftflußrate in Wurzeln [kg h ⁻¹]	<i>TNP</i>	Turgornullpunkt
<i>F_{max}</i>	Maximale Xylemsaftflußrate [kg h ⁻¹]	<i>U</i>	Heizspannung [V]
<i>G</i>	Theoret. hydraulische Leitfähigkeit [m ³ s ⁻¹]	<i>U</i>	Thermospannung (Stammpsychrometrie) [μV]
<i>G_t</i>	Apparente hydraulische Leitfähigkeit [mmol m ⁻² LA s ⁻¹ MPa ⁻¹]	<i>U_{25°C}</i>	auf 25 °C korrigierte Thermospannung (Stammpsychrometrie) [μV]
<i>g_a</i>	Aerodynamische Leitfähigkeit [m s ⁻¹]	<i>V</i>	Volumen [m ³]
<i>g_s</i>	Stomatäre Leitfähigkeit [mol m ⁻² LA s ⁻¹]	<i>v</i>	Horizontale Windgeschwindigkeit [m s ⁻¹]
<i>g_{H₂O}</i>	Stom. Leitfähigkeit für H ₂ O [mol m ⁻² LA s ⁻¹]	<i>VPD</i>	Wassersättigungsdefizit der Luft [kPa]
<i>g_{CO₂}</i>	Stom. Leitfähigkeit für CO ₂ [mol m ⁻² LA s ⁻¹]	<i>VPD_{max}</i>	Tagesmaximum des VPD [kPa]
<i>I_c</i>	Lichtkompensationspunkt [μmol m ⁻² LA s ⁻¹]	<i>WUE</i>	Wasserausnutzungseffizienz [μmol mmol ⁻¹]
<i>I_s</i>	PPFD bei <i>A_{max}</i> [μmol m ⁻² LA s ⁻¹]	<i>x</i>	Abstand der Thermoelementserien (Dynagage) [m]
<i>iv</i>	unabhängige Variable	<i>α</i>	Bestandesalbedo
<i>K</i>	Fehlerkoeffizient (Stammpsychrometrie) [MPa]	<i>ε</i>	Elastizitätsmodul [MPa]
<i>K_{sh}</i>	Wärmeleitfähigkeit der Isolierung (Dynagage) [W m ⁻¹ K ⁻¹]	<i>Φ_{CO₂}</i>	Quantenertrag der CO ₂ -Fixierung
<i>K_{st}</i>	Wärmeleitfähigkeit des Sprosses (Dynagage; für Holzgewächse: 0.42 W m ⁻¹ K ⁻¹ , STEINBERG ET AL. 1989)	<i>γ</i>	Psychrometerkonstante [66.2 Pa K ⁻¹]
<i>l</i>	Länge [m]	<i>η</i>	Viskosität [Pa s]
<i>LA</i>	Blattfläche [m ²]	<i>λ</i>	Latente Verdunstungswärme von Wasser (2.454 MJ kg ⁻¹)
<i>LAI</i>	Blattflächenindex	<i>Π_{WS}</i>	Osmotisches Potential bei Wassersättigung [MPa]
<i>N</i>	Niederschlag [mm]	<i>ρ_L</i>	Dichte der Luft [kg m ⁻³]
<i>P</i>	Druck [Pa]	<i>Ψ_L</i>	Blattwasserpotential [MPa]
<i>P_r</i>	Turgor [MPa]	<i>Ψ_{st}</i>	Stammwasserpotential [MPa]
<i>P_{in}</i>	Heizleistung (Dynagage) [W]	<i>Ψ_{min MD}</i>	Tagesminimum von Ψ [MPa]
<i>PPFD</i>	Photosynthetisch aktive Photonenflußdichte [μmol m ⁻² s ⁻¹]		
<i>r</i>	Radius [m]		

Abbildungen und Tabellen

- Abb. 2.1** : *Fraxinus excelsior* L.: Blatt, Blüten-, Fruchtstand
- Abb. 2.2** : *Acer pseudoplatanus* L.: Blatt, Blüten-, Fruchtstand
- Abb. 3.1** : Bestand: Standort der Klimastation und der Pluviometer, Bodenfeuchtesensoren und Laubfangnetze
- Abb. 3.2** : Bestandesalbedo
- Abb. 3.3** : Xylemsaftfluß: Aufbau der Meßanlage
- Abb. 4.1** : Holzanatomie: Anteil der großlumigen Frühjahrsgefäße am Jahrring von *F. excelsior*
- Abb. 4.2** : Holzanatomie: Xylemquerschnitte
- Abb. 4.3** : Holzanatomie: Jahrringbreite der untersuchten Bäume im Rückblick der letzten 10 Jahre
- Abb. 4.4** : Holzanatomie: Anteil von Borke und saftflußleitendem Gewebe am Stammradius bzw. Basalfläche
- Abb. 4.5** : Bestand: Übersicht
- Abb. 4.6** : Bestand: Kronenprojektionsflächen
- Abb. 4.7** : Bestand: Zeitliche Verteilung des Laubfalls
- Abb. 4.8** : Klima: Freifläche 1999
- Abb. 4.9** : Klima: Freifläche 2000
- Abb. 4.10** : Klima: Freifläche 2001
- Abb. 4.11** : Klima: Waldunterstand 1999
- Abb. 4.12** : Klima: Waldunterstand 2000
- Abb. 4.13** : Klima: Wassergehalt des Oberbodens 1999 - 2001
- Abb. 4.14** : Klima: Abnahme des Bodenwassergehalts in Trockenphasen
- Abb. 4.15** : Klima: Freiflächenniederschlag - Bestandesniederschlag
- Abb. 4.16** : Klima: Niederschlagserfassung mit Pluviometern
- Abb. 4.17** : Klima: Interzeption
- Abb. 4.18** : Xylemsaftfluß: Interpretation der Kurvenverläufe von dT
- Abb. 4.19** : Xylemsaftfluß: Methodenvergleich Dynagage® - TDP
- Abb. 4.20** : Xylemsaftfluß: Mittlere tägliche Saftflußraten von *Fraxinus* in Relation zu verschiedenen Bezugsgrößen
- Abb. 4.21** : Xylemsaftfluß: Mittlere tägliche Saftflußraten von *Acer* in Relation zu verschiedenen Bezugsgrößen
- Abb. 4.22** : Xylemsaftfluß: Max. Saftflußrate in Relation zur Basalfläche
- Abb. 4.23** : Xylemsaftfluß: Saftflußgeschwindigkeit in Relation zu verschiedenen Klimaparametern
- Abb. 4.24** : Xylemsaftfluß (Austriebsphase): Kurvenverläufe A6 + F9, 16 Apr - 09 Mai 00
- Abb. 4.25** : Xylemsaftfluß (Trockenphase): Kurvenverlauf F1 + A11, 25 Jul - 07 Aug 99
- Abb. 4.26** : Xylemsaftfluß (Trockenphase): Hysterese
- Abb. 4.27** : Xylemsaftfluß (Trockenphase): Transpiration von A11 in Relation zur Pot. Evapotranspiration
- Abb. 4.28** : Xylemsaftfluß (Trockenphase): Transpiration von F1 in Relation zur Pot. Evapotranspiration
- Abb. 4.29** : Xylemsaftfluß (Trockenphase): Nächtliche Saftflußraten von F1 + A11 in den Trockenphasen 1999
- Abb. 4.30** : Xylemsaftfluß (Trockenphase): Saftflußgeschwindigkeit (F1, A11) in Relation zum Stammwasserpotential

- Abb. 4.31** : Xylemsaftfluß (Trockenphase): Apparente hydraulische Leitfähigkeit
- Abb. 4.32** : Xylemsaftfluß (unbelaubte Phase): Kurvenverlauf $A4 + F7$, 18 Feb - 04 Mär 00
- Abb. 4.33** : Xylemsaftfluß (unbelaubte Phase): Saftflußraten von $F7 + A4$ in Relation zur Tagesminimumtemperatur
- Abb. 4.34** : Xylemsaftfluß (unbelaubte Phase): Saftflußraten ausgewählter Bäume in Relation zur Pot. Evapotranspiration
- Abb. 4.35** : Xylemsaftfluß (Wurzeln): Tagessummen 2001
- Abb. 4.36** : Xylemsaftfluß (Wurzeln): Kurvenverläufe, 20 Jul - 09 Aug 2001
- Abb. 4.37** : Xylemsaftfluß (Wurzeln): Saftflußraten in Relation zum Bodenwassergehalt
- Abb. 4.38** : Xylemsaftfluß: Meßfläche I-III 1999
- Abb. 4.39** : Xylemsaftfluß: Meßfläche I-III 2000
- Abb. 4.40** : Xylemsaftfluß: Bestandestranspiration Meßfläche I-III 1999 + 2000
- Abb. 4.41** : Xylemsaftfluß: Bestandestranspiration Meßfläche I-III 1999+2000 in Relation zur Pot. Evapotranspiration
- Abb. 4.42** : Xylemsaftfluß: Untersuchte Bäume 2001
- Abb. 4.43** : Xylemsaftfluß (Modell): Einhüllenden-Funktionen
- Abb. 4.44** : Xylemsaftfluß (Modell): An *Acer* gemessene Saftflußraten in Relation zu modellierten Werten (1999)
- Abb. 4.45** : Xylemsaftfluß (Modell): An *Fraxinus* gemessene Saftflußraten in Relation zu modellierten Werten (1999)
- Abb. 4.46** : Xylemsaftfluß (Modell): An *Acer* gemessene Tagessummen in Relation zu modellierten Werten (1999)
- Abb. 4.47** : Xylemsaftfluß (Modell): An *Fraxinus* gemessene Tagessummen in Relation zu modellierten Werten (1999)
- Abb. 4.48** : Xylemsaftfluß (Modell): An *Acer* gemessene Saftflußraten in Relation zu modellierten Werten (2000)
- Abb. 4.49** : Xylemsaftfluß (Modell): An *Fraxinus* gemessene Saftflußraten in Relation zu modellierten Werten (2000)
- Abb. 4.50** : Xylemsaftfluß (Modell): An *Acer* gemessene Tagessummen in Relation zu modellierten Werten (2000)
- Abb. 4.51** : Xylemsaftfluß (Modell): An *Fraxinus* gemessene Tagessummen in Relation zu modellierten Werten (2000)
- Abb. 4.52** : Xylemsaftfluß (Modell): Kurvenverläufe gemessener und modellierter Daten am Beispiel von $F1 + A11$
- Abb. 4.53** : Blattgaswechsel (*Li1600*): Tagesgänge während einer Trockenphase 2001
- Abb. 4.54** : Blattgaswechsel (*Li1600*): Transpiration und stom. Leitfähigkeit in Relation zu Klimaparametern und Blattwasserpotential
- Abb. 4.55** : Blattgaswechsel (*LCA-4*): Tagesgänge an einem Licht- und Schattenblatt beider Arten
- Abb. 4.56** : Blattgaswechsel (*LCA-4*): Netto- CO_2 -Austauschrate in Relation zum Lichtgenuß
- Abb. 4.57** : Blattgaswechsel (*LCA-4*): Lichtkurven der Photosynthese
- Abb. 4.58** : Blattgaswechsel (*LCA-4*): Netto- CO_2 -Austauschrate in Relation zu Blattemperatur und stom. Leitfähigkeit
- Abb. 4.59** : Akustische Empfindlichkeitskurven: Erhebung der Daten
- Abb. 4.60** : Akustische Empfindlichkeitskurven: Beispiel
- Abb. 4.61** : PV-Analyse: Höfler-Diagramme am Beispiel von $F4 + A11$ und abgeleitete Größen
- Tab. 4.1** : Bestand: Dichte, mittlere Distanz und Basalflächen
- Tab. 4.2** : Bestand: Biometrische Daten der untersuchten Bäume

- Tab. 4.3** : Bestand: Aufgefangene Laubmengen und *LAI*
- Tab. 4.4** : Bestand: Größe der Meßflächen und Basalfläche der vorkommenden Baumarten
- Tab. 4.5** : Klima: Mittelwerte und Summen der wichtigsten klimatischen Parameter im Meßzeitraum (Freifläche)
- Tab. 4.6** : Klima: Mittelwerte und Summen der wichtigsten klimatischen Parameter 1999 + 2000 (Waldunterstand)
- Tab. 4.7** : Klima: Mittelwerte des Bodenwassergehalts 1999 + 2000 (Waldunterstand)
- Tab. 4.8** : Xylemsaftfluß: Jährlicher Zuwachs und saftflußleitende Fläche der untersuchten Bäume
- Tab. 4.9** : Xylemsaftfluß: Maxima und Mittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit der untersuchten Bäume
- Tab. 4.10** : Xylemsaftfluß: Saftflußraten und blattflächenbezogene Transpirationraten der untersuchten Bäume
- Tab. 4.11** : Xylemsaftfluß: Mittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt
- Tab. 4.12** : Xylemsaftfluß: Summen der Bestandestranspiration 1999 + 2000 der Meßflächen I - III
- Tab. 4.13** : Xylemsaftfluß (Modell): Funktionsgleichungen der Einhüllenden
- Tab. 4.14** : Xylemsaftfluß (Modell): Korrelationskoeffizienten zwischen gemessenen und modellierten Saftflußdaten
- Tab. 4.15** : Xylemsaftfluß (Modell): Relative Bedeutung der Klimaparameter bei der Modellberechnung
- Tab. 4.16** : Blattgaswechsel (LCA-4): Ergebnis der Lichtkurvenuntersuchungen
- Tab. 4.17** : Akustische Empfindlichkeitskurven: Zusammenstellung der Ergebnisse
- Tab. 4.18** : *PV*-Analyse: Abgeleitete Größen
- Tab. 5.1** : Referenzen: Maximaler täglicher Wasserumsatz einzelner Bäume
- Tab. 5.2** : Referenzen: Bestandeswasserumsätze

1 Einleitung

Im Funktionsgefüge von Ökosystemen stellt die pflanzliche Transpiration eine wichtige Basisgröße dar. Insbesondere Waldbestände können aufgrund ihrer großen Blattflächen und ihres weitreichenden Wurzelwerks einen bedeutenden Beitrag zum Wasserumsatz eines Gebiets leisten. In Mitteleuropa lassen sich bis 50 % der Evapotranspiration auf den Einfluß der Vegetation zurückführen (LÖSCH 2001). In tropischen Gebieten kann dieser Anteil bis auf 80 % steigen. Vor dem Hintergrund eines steigenden Wasserbedarfs in der Land- und Forstwirtschaft sowie durch eine weiter wachsende Weltbevölkerung nimmt auch das Interesse nach einer detaillierten Quantifizierung der Komponenten des Wasserkreislaufs zu. So treten neben Arbeiten, die den Wasserverbrauch von Bäumen unter rein baumphysiologischen Fragestellungen beleuchten (HINCKLEY ET AL. 1994, MEINZER ET AL. 1995, PHILLIPS ET AL. 1996), zunehmend auch Studien mit hydrologischen Schwerpunkten. Informationen über den Wasserbedarf von Wäldern können zu einer nachhaltigen Forstwirtschaft (CIENCIALA UND LINDROTH 1995, LINDROTH ET AL. 1995) und zu einem optimierten Ressourcenmanagement beitragen (SCHILLER UND COHEN 1995, LOUSTAU ET AL. 1996).

Fortschritte auf diesen Gebieten konnten nicht zuletzt durch die Entwicklung neuer Meßmethoden erzielt werden. Bei der Erfassung der Evapotranspiration hat es auch in der Vergangenheit nicht an Versuchen gemangelt, die Gesamttranspiration von Bäumen zu messen. Viele Ansätze scheiterten aber an der Größe und Komplexität ihrer Objekte. So führten frühe Versuche, die Raten der Kronentranspiration anhand von abgeschnittenen Blättern und Zweigen zu ermitteln, zu unsicheren Ergebnissen (PARKER 1957, RUTTER 1966). Die Entwicklung von Meßküvetten für den pflanzlichen Gaswechsel erlaubte später, die Transpiration mit größerer Genauigkeit zu messen (SCHULZE ET AL. 1985, ROBERTS ET AL. 1993, ANSLEY ET AL. 1994). Die Methode bedingt aber in aller Regel die Zerstörung der laminaren Grenzschicht des Objektes, was bei einer Hochrechnung der Ergebnisse auf den gesamten Kronenraum zu Fehlern führt (JARVIS UND MCNAUGHTON 1986). Ferner wird bei diesem Ansatz die Variabilität der Transpiration im Kronenraum, wie sie sich aus dem unterschiedlichen Alter der Blätter, dem Luftfeuchte- und Strahlungsregime ergaben, oft nicht ausreichend beachtet (WULLSCHLEGER ET AL. 1998). Die komplexe Oberflächenstruktur vieler Waldbestände erschwert auch den Einsatz mikrometeorologischer Verfahren, die auf der Quantifizierung von Austauschprozessen der Pflanzenbestände mit der angrenzenden Atmosphäre beruhen (BOWEN 1926, PENMAN 1948, MONTEITH 1965, 1981). In diesen Ansätzen werden pflanzenspezifische Parameter oft nur unzureichend berücksichtigt (LÖSCH 2001). Als Alternative zur Messung der Transpiration einzelner Blätter oder Zweige ist die Erfassung des Xylemsaftstroms im Stamm zu sehen. Sie ermöglicht die Quantifizierung des Transpirationsstroms als Integral des Gesamtaustausches von Wasserdampf zwischen dem

Kronenraum eines Baumes und der Atmosphäre. Besondere Bedeutung kam dabei der Entwicklung von Verfahren zu, die Wärme als Tracer einsetzen (HUBER 1932, VIEHWEG UND ZIEGLER 1960, SAKURATANI 1981, GRANIER 1985). Ihr Einsatz ist für das untersuchte Objekt nicht oder nur wenig destruktiv und ermöglicht im Gegensatz zu anderen methodischen Ansätzen die Untersuchung von ganzen Beständen bei vertretbaren Kosten.

Dennoch liegen zur Zeit nur wenige, auf Saffflußmessungen basierende Untersuchungen zum Wasserumsatz von Wäldern vor (WULLSCHLEGER ET AL. 1998). In Mitteleuropa beschränkten sich Untersuchungen dabei häufig auf forstwirtschaftlich interessante Arten wie *Picea abies* (L.) Karst. (ALSHEIMER ET AL. 1998, KÖSTNER ET AL. 1998, 1999, ČERMÁK ET AL. 1995) oder *Fagus sylvatica* L. (ČERMÁK ET AL. 1993). Aber weder ein Altersklassen-Fichtenforst noch ein monotypischer Buchenhallenwald erreichen die Komplexität in Artzusammensetzung, Alter und Kronenstruktur natürlich gewachsener Mischwälder.

Es war daher das Ziel der vorliegenden Studie, den Wasserumsatz eines mitteleuropäischen Mischlaubwaldes mit Hilfe einer Saffflußmeßtechnik zu untersuchen. Die miteinander vergesellschafteten Baumarten *Fraxinus excelsior* L. (Esche) und *Acer pseudoplatanus* L. (Bergahorn) gehören zu den europäischen Edellaubhölzern und bilden unter geeigneten Bedingungen zwar kleinräumig auftretende, aber hochproduktive Wälder (*Fraxino-Aceretum*, ELLENBERG 1996). Der für diesen Waldtyp gebräuchliche deutsche Name „Schluchtwälder“ läßt bereits auf eine reliefbedingte komplexe Kronenstruktur schließen. Der Einsatz meteorologischer Verfahren zur Quantifizierung des Wasserhaushalts ist hier nicht möglich, da das Geländereief die für derartige Meßansätze benötigten *fetch*-Längen nicht verfügbar macht (LÖSCH 2001). Die Messungen mit dem Ziel einer Bestimmung des Bestandeswasserumsatzes sollten von weiteren Untersuchungen zum Wasserhaushalt und zur hydroökologischen Konstitution der beiden Arten begleitet werden. In einer vorangegangenen Studie an jungwüchsigen Eschen war bereits ein *bottom-up*-Modell entwickelt worden, das die auftretenden Saffflüsse mit Klimaparametern und Wasserpotentialdaten verknüpfte (STÖHR 2003, STÖHR UND LÖSCH 2004). In der vorliegenden Studie sollte seine Tauglichkeit im Hinblick auf eine Modellierung der Bestandestranspiration eines Hochwaldes getestet werden.

2 Untersuchte Arten und Meßstandort

2.1 UNTERSUCHTE ARTEN

2.1.1 Europäische Esche (*Fraxinus excelsior* L.)

Die Europäische Esche (*Fraxinus excelsior* L.) gehört zur Familie der Ölbaumgewächse (*Oleaceae*). Die sommergrüne Belaubung besteht aus gegenständigen, unpaarig gefiederten Blättern, die bis zu 30 cm Länge erreichen können (Abb. 2.1a). Ein Einzelblatt besteht aus bis zu 13 Blättchen. Wie auch bei anderen ringporigen (cycloporen) Baumarten wie z. B. *Quercus* zu beobachten, findet der Laubaustrieb erst spät statt. In Mitteleuropa fällt er in den Spätfrühling (Ende April – Mitte Mai). Vor den Blättern erscheinen jedoch bereits die Blütenstände (Abb. 2.1b), die aus zwittrigen (seltener auch eingeschlechtlichen), kelch- und kronenlosen Einzelblüten bestehen und durch den Wind bestäubt werden. Ein Baum im Freiland erreicht die Blühreife mit 25 Jahren, im Bestand mit 40 Jahren. Während des Sommers entwickeln sich einsamige geflügelte Nüsse (Abb. 2.1c), die oft noch lange nach dem Abwurf des Laubes im Herbst an den Bäumen hängen. Im



Abb. 2.1: *Fraxinus excelsior* L. **a:** Blatt **b:** Blütenstand **c:** Fruchstand. aus: SCHAUER UND CASPARI 1989.

Freiland erreichen die Bäume eine Höhe von bis zu 40 m. Das Höchstalter liegt bei 250 Jahren (LANG 1994).

Das rezente Verbreitungsgebiet von *F. excelsior* reicht von Westeuropa und den Britischen Inseln bis ins westliche Rußland, das Schwarzmeergebiet und den Kaukasus. Die Nordgrenze ihrer Verbreitung erreicht die Art in Schottland, in den südlichen Teilen von Norwegen, Schweden und Finnland. Im Mittelmeergebiet tritt die Esche seltener auf und bevorzugt dort die höheren Gebirgslagen von Pyrenäen, Appenin und Balkan. In den Alpen kommt sie bis in Höhen von 1300 m vor. In Mitteleuropa

bevorzugt die Art feuchte, nährstoffreiche Böden im basischen oder schwach sauren pH-Bereich. Unter optimalen Bedingungen treten Waldgesellschaften auf, die von der Esche dominiert werden. Als Begleitarten kommen dort neben *Acer pseudoplatanus* auch Spitzahorn (*Acer platanoides* L.), Sommerlinde (*Tilia platyphyllos* Scop.) und Bergulme (*Ulmus glabra* Huds.) vor (ELLENBERG 1996). Die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) wird aufgrund der Schnellwüchsigkeit der konkurrierenden Arten verdrängt und erlangt daher keine Bedeutung. Eschen-dominierte Waldgesellschaften finden sich an NW bis O ausgerichteten Steilhängen oder Schluchten mit humosem, basenreichen Fels- oder Steinschuttböden (Eschen-Ahorn-Schutthangwald, auch als Eschen-Ahorn-Schluchtwald bezeichnet; *Fraxino-Aceretum*), ebenso auf kolluvialen, tiefgründigen und nährstoffreichen Hangfußböden, die zumindest im Frühjahr frisch bis feucht sind (Ahorn-Eschen-Hangfußwald, *Aceri-Fraxinetum*). Gerade in Bezug auf den Bodenwassergehalt weist *F. excelsior* jedoch eine große ökologische Amplitude auf. Man findet sie daher in der Hartholzauze zusammen mit Ulme (*Ulmus* ssp.), Schwarzerle (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) und anderen staunässeverträglichen Bäumen ebenso wie als untergeordnetes Element in trockeneren Waldgesellschaften. Da Jungpflanzen außerdem eine große Schattentoleranz aufweisen, kommt die Esche in den auf tiefgründiger Braunerde stockenden Braunmull-Buchenwäldern und den zeitweise trockenen Seggen-Trockenhangbuchenwäldern ebenso vor wie in den trockenen und wärmeliebenden Eichenmischwäldern (*Quercetalia pubescenti-petraeae*).

Im Hinblick auf ihren Wasserhaushalt kann die Esche bereits als gut untersucht gelten. Frühen Arbeiten von HULDEN (1941) und WARDLE (1961) folgten eine Reihe von Studien vornehmlich französischer Arbeitsgruppen, die sich unter anderem mit den Standortanforderungen (DEVAUCHELLE UND LEVY 1977, LE GOFF UND LEVY 1984), der Anpassung an Trockenstreß (CARLIER ET AL. 1992, PELTIER ET AL. 1994, MARIGO UND PELTIER 1996) und der hydraulischen Charakterisierung (LEMOINE ET AL. 2001) der Art befaßten. Xylemsaftflußmessungen wurden bislang jedoch nur in einer vorangegangenen Studie des Autors an jungwüchsigen Eschen durchgeführt (STÖHR UND LÖSCH 2004).

2.1.2 Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.)

Der Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.) gehört zur Familie der Ahorngewächse (*Aceraceae*). Die sommergrüne Belaubung besteht aus gegenständigen, fünffach gelappten Blättern mit ungleich grob gezähnten Rändern, die eine Breite bis zu 15 cm erreichen können (Abb. 2.2a). Der Laubaustrieb fällt in Mitteleuropa in den Zeitraum von Mitte April bis Anfang Mai. Die traubenartigen, hängenden Blütenrispen erscheinen nach den Blättern (Abb. 2.2b). Die Einzelblüte trägt fünf freistehende gelbgrüne Kron- und ebenso viele Kelchblätter. Neben zwittrigen kommen auch eingeschlechtliche Blüten vor. Die Bestäubung erfolgt durch den Wind. Nach der Befruchtung entwickeln sich geflügelte Spaltfrüchte (Abb.

2.2c). Freistehende Bäume erreichen eine Höhe von bis zu 40 m. Das Höchstalter liegt bei 400 – 500 Jahren.

Das Verbreitungsgebiet des Bergahorns reicht von Nordspanien über Italien und Griechenland entlang der Südküste des schwarzen Meeres bis zum Westkaukasus. Die Nordgrenze der Verbreitung erstreckt sich vom Pariser Becken über den Harz bis ins mittlere Polen. Vorkommen entlang der Küsten von Nord- und Ostsee sind synanthrop entstanden. Im Gegensatz zu *A. platanoides* bevorzugt der Bergahorn in seinem Verbreitungsgebiet die montane bis subalpine Stufe. In den Mittelgebirgen steigt er bis 1300 m Höhe auf, in den Alpen bis 2000 m. Die Standortansprüche ähneln denen der Esche, weswegen man beide Arten oft vergesellschaftet findet (ELLENBERG 1996, s.a. Kap. 2.1). Im Unterschied zu *Fraxinus* stellt der Bergahorn jedoch höhere Ansprüche an eine ausreichende Wasserversorgung. In von Wärme und Bodentrockenheit geprägten Waldgesellschaften wie den *Quercetalia pubescenti-petraeae* findet man die Art daher nicht.

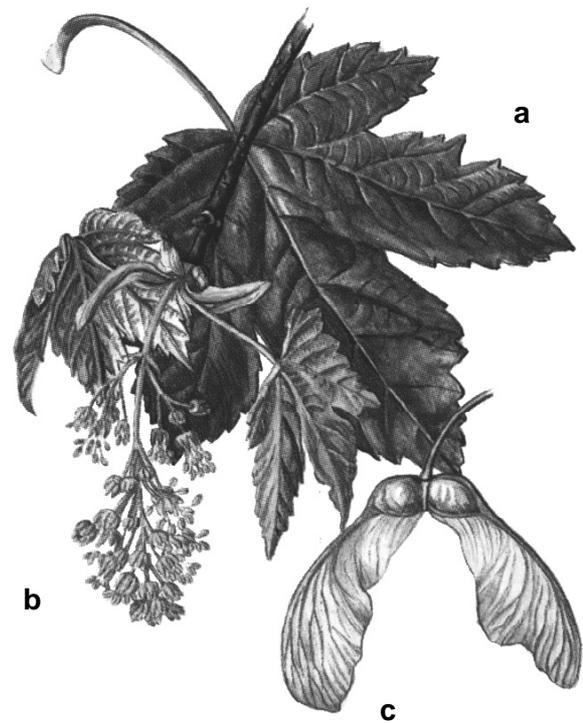


Abb. 2.2: *Acer pseudoplatanus* L. **a:** Blatt **b:** Blütenstand **c:** Fruchtstand. aus: SCHAUER UND CASPARI 1989.

Über den Wasserhaushalt des Bergahorns ist wenig bekannt. Mit Ausnahme einer frühen Arbeit von BRAUN (1977) zu Wachstum und Wasserumsatz, die auch *F. excelsior* einschließt, liegen nur Studien zur Trockenheitsanpassung von Sämlingen (KHALIL UND GRACE 1992, 1993) und zur hydraulischen Charakterisierung im Rahmen der Arbeit von LEMOINE ET AL. (2001) vor. O'MALLEY UND MILBURN (1983) und MILBURN UND O'MALLEY (1984) untersuchten den Druck im Xylem bei Frostereignissen.

2.2 MESSTANDORT

2.2.1 Lage

Die Untersuchung wurde in einem *Fraxino-Aceretum* auf dem Gelände des Fraunhofer Steinbruchs (51°13'30"N, 6°56'45"E, 80 m ü.NN) im Neandertal bei Mettmann durchgeführt. Das Gebiet gehört zum Niederbergischen Hügelland, an welches sich im Osten das Bergische Land anschließt. Der Abbau des

hier anstehenden Kalksteins begann in der Mitte des 19. Jahrhunderts und wurde mit dem Ende des zweiten Weltkrieges eingestellt. Seither erfolgt die Wiederbesiedlung des Geländes in natürlicher Sukzessionsabfolge.

2.2.2 *Klima*

Das Makroklima der Region ist subozeanisch kühl-gemäßigt mit einer Jahresmitteltemperatur von 9.5°C. Bedingt durch den Anstieg zum Bergischen Land empfängt das Gebiet Steigungsregen durch die von Westen herangeführten atlantischen Luftmassen. Der mittlere Jahresniederschlag liegt bei 950 mm (Wetterstation Benninghofen bei Mettmann).

2.2.3 *Geologie und Böden*

Auf stark klüftigem, mitteldevonischen Massenkalk als Ausgangsgestein entwickelte sich eine Rendzina mit schwach basischer Bodenreaktion (HAENSLER 1997). Der Anteil des Bodenskeletts am Gesamtboden beträgt 55-75% (SCHMIDT 1997). Die Mächtigkeit der Bodendecke ist sehr variabel und reicht von wenigen Millimetern bis zu einigen Dezimetern.

2.2.4 *Vegetation*

Bedingt durch die unterschiedliche Mächtigkeit der Bodenaufgabe beherbergt das Steinbruchareal eine Vielzahl unterschiedlicher Vegetationsgesellschaften. Eine Strauchgesellschaft mit *Crataegus monogyna* Jacq., *Cornus sanguinea* L. und *Clematis vitalba* L. dominiert auf der zentralen Fläche und den Bermen. Sie wird durchzogen von gehölzfreien Kalkmagerrasen- bzw. Flechtengesellschaften.

Auf tiefergründigen Böden stockt ein von *F. excelsior* und *A. pseudoplatanus* dominierter Eschen-Ahorn-Schutthangwald, der vermutlich auch die Klimaxformation an diesem Standort darstellt. Begleitend treten eine Reihe weiterer Baumarten auf, u. a. Hainbuche (*Carpinus betulus* L.) und Vogelkirsche (*Prunus avium* L.). Eine Strauchschicht ist nur in Teilbereichen des Waldes ausgeprägt und wird vor allem vom Jungwuchs der Esche gebildet. In der Krautschicht dominieren Waldbingelkraut (*Mercurialis perennis* L.) und Hexenkraut (*Circaea lutetiana* L.). Das Areal beherbergt außerdem eine größere Population der Hischzunge (*Phyllitis scolopendrium* L.). Der Bestand wird forstlich nicht genutzt, sondern als (informelle) Naturwaldparzelle seiner natürlichen Altersentwicklung überlassen. Dies hat eine nicht unbeträchtliche Heterogenität zur Folge, wie sie für naturnahe Pflanzenbestände typisch ist.

Eschen-Ahorn-Wälder gehören zu den stark gefährdeten Pflanzengesellschaften Nordrhein-Westfalens (VERBÜCHELN et al. 1995). Ihre Verbreitungsschwerpunkte liegen in der Eifel und im Sauerland. Aufgrund der Standortansprüche der beiden dominierenden Arten (basisches Ausgangsgestein, gute Wasserversorgung) ergeben sich jedoch nur kleinflächige, fragmentierte Areale, die darüber hinaus durch Gesteinsabbau, Fichtenanbau und durch intensive forstwirtschaftliche Nutzung gefährdet sind.

3 Material und Methoden

3.1 HOLZANATOMIE

Die Untersuchungen zur Holzanatomie von Esche und Bergahorn wurden anhand von Holzbohrkernen durchgeführt, die den untersuchten Bäumen im Herbst 2002 entnommen wurden. Pro Baum wurde ein Bohrkern ausgewertet. Bestimmt wurde die Breite der Jahrringe des zurückliegenden Jahrzehnts. Bei *Fraxinus* wurde zusätzlich die Breite der Zone mit großlumigen Frühholzgefäßen von jedem Jahrring gemessen. In diese Untersuchung wurden auch Bohrkern anderer auf dem Gelände wachsender Eschen einbezogen ($n = 25$, ausgewertete Jahrringe $n = 80$). Zur Ermittlung der Tiefe des saftflußleitenden Gewebes s. Kap. 3.4.4.

Es wurden Radialschnitte des Xylemgewebes angefertigt und lichtmikroskopisch untersucht. Von jeweils 50 Tracheen und Tracheiden wurde der Durchmesser bestimmt und ihre Verteilungsdichte ermittelt. Mit diesen Angaben wurde die theoretische hydraulische Leitfähigkeit G bestimmt.

Das Strömungsverhalten einer Flüssigkeit innerhalb einer Kapillare läßt sich mit dem HAGEN-POISEUILLE'schen Gesetz

$$G = \frac{V}{t} = \frac{\pi \cdot r^4 \cdot \Delta P}{8 \cdot \eta \cdot l} \quad [\text{m}^3 \text{s}^{-1}] \quad (1)$$

V	Volumen der Flüssigkeit [m^3]
t	Zeit [s]
r	Radius der Kapillare [m]
ΔP	Druckabfall entlang der Kapillare [Pa]
l	Länge der Kapillare [m]
η	Viskosität der Flüssigkeit [Pa s]

beschreiben (LÖSCH 2001). Aufgrund der Störungen, die die strömende Flüssigkeit durch Verwirbelungen entlang der Röhrenwände erfährt, spielt der Radius der Kapillare eine entscheidende Rolle. Je größer er ist, desto geringer ist der Einfluß der Röhrenbegrenzungen und um so schneller kann die Flüssigkeit fließen. Das Xylem stellt in dieser Hinsicht ein Kapillarenbündel dar. Um G zu ermitteln, wurde eine vereinfachte Form des HAGEN-POISEUILLE'schen Gesetzes verwendet (LÖSCH 2001):

$$G = \frac{\pi \cdot \sum r^4}{8 \cdot \eta} \quad [\text{m}^3 \text{s}^{-1}] \quad (2)$$

Dabei wurde von einem Druckabfall von 1 MPa über einer Astlänge von 1 m ausgegangen. Als Wert für die Viskosität wurde diejenige von Wasser bei 20°C angenommen ($1.008 \cdot 10^{-9}$ MPa s, JONES 1992).

3.2 BESTANDESQLANTIFIZIERUNG

Von allen auf der Meßfläche wachsenden Bäumen wurde die Art und der Brusthöhenumfang bestimmt. Aus diesen Daten wurden der Stammdurchmesser (*DBH*) und die Basalfläche (*BA*) berechnet. Von den auf der Meßfläche vorkommenden *Fraxinus*- und *Acer*-Bäumen wurden außerdem durch Ablotung die Kronenprojektionsflächen (*CPA*) ermittelt.

Der Blattflächenindex (*LAI*) des Bestandes wurde aus dem herbstlichen Laubfall ermittelt. Dazu wurden drei Laubfangnetze von je 1 m² Grundfläche aufgestellt (Abb. 4.8) und der Inhalt wöchentlich von Mitte August bis Dezember ausgewertet. Die aufgefangenen Blätter wurden nach Arten sortiert und luftgetrocknet. Eine Stichprobe von je 50 Blättern der am häufigsten gefundenen Arten wurde frisch geerntet und die Blattflächen (*LA*) sowie das Trockengewicht (nach 14 Tagen trocknen an der Luft) bestimmt. Dabei wurde nicht nach Sonnen- und Schattenblattcharakter differenziert. Die gefundenen Blattflächen-Trockengewichtsrelationen wurden benutzt, um aus dem Trockengewicht des aufgefangenen Laubes dessen Blattfläche und den *LAI* des Bestandes zu ermitteln. Danach wurden die Daten aus den Netzen I und II, die im Hinblick auf die Artenzusammensetzung ähnlichen Bereichen der Meßfläche aufgestellt waren, zusammengezogen.

Mit den Daten zu *LAI* und *CPA* wurden die Gesamtblattflächen der in die Safflußmessungen einbezogenen Bäume berechnet.

3.3 KLIMATOLOGIE

Zur Erfassung des Freiflächenmikroklimas wurde die Daten der dauerhaft auf dem Gelände installierten Klimastation genutzt. Sie liegt ca. 200 m Luftlinie östlich des untersuchten Bestandes. Lufttemperatur (*T*) und relative Luftfeuchte (*RH*) wurden mit einem abgeschirmten HMP-35-A-Sensor ermittelt (Vaisala Inc., Helsinki, Finnland). Aus diesen Daten wurde das Wassersättigungsdefizit der Luft (*VPD*) berechnet. Der Freiflächenniederschlag (*N*) wurde mit einem Regenschirm vom Typ *ARG 100* (Sunderland, UK) gemessen. Die Windrichtung wurde mit einem Windrichtungsgeber (Type W200, Driessen und Kern, Bad Bramstedt) und die Windgeschwindigkeit mit einem Impuls-Anemometer (Type A100R, Driessen und Kern, Bad Bramstedt) gemessen. Die Globalstrahlung (*R_s*) wurde mit einem Sternpyranometer nach Dirmhirn (Typ 1610, Lambrecht, Göttingen) ermittelt. Bis auf den Sensor für die Globalstrahlung (4 m über Boden) waren alle Geräte in einer Höhe von 2 m über Boden installiert. Die

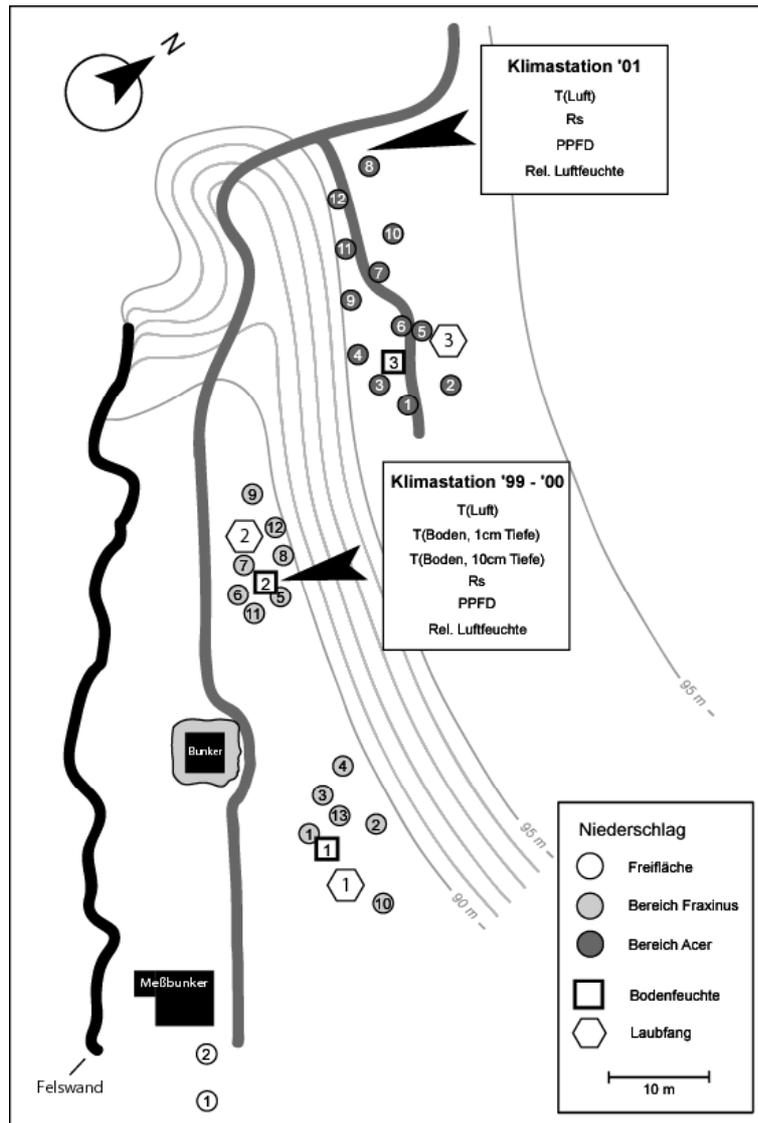


Abb. 3.1: Verteilung von Pluviometern, Bodenfeuchtesensoren und Laubfangnetzen auf der untersuchten Fläche sowie der Standort der Klimastation im Meßzeitraum.

Datenspeicherung erfolgte in einem fünfzehnminütigen Meßintervall mit einem Squirrel 1250 Data Logger (Grant Instruments Ltd., Cambridge, UK).

Zur Erfassung des Bestandesmikroklimas wurde eine Klimastation auf der Meßfläche errichtet (Abb. 4.8). Neben der Lufttemperatur wurden die Temperatur in 1 cm und 10 cm Bodentiefe gemessen (alle: Model 107 Thermistor Probe, Campbell Scientific Ltd., Shephed, UK). Die Globalstrahlung wurde mit einem Röhrensolarimeter (Skye Instruments Ltd., Llandrindod Wells, UK) erfaßt. Zusätzlich wurde die photosynthetisch aktive Strahlung (PPFD) mit einem SKP-215-Sensor (Skye Instruments Ltd., Llandrindod Wells, UK) gemessen. Die relative Luftfeuchte wurde mit einem auf dem Meßprinzip von Assmann basierenden Gerät gemessen. Zwischen den zwei Lötstellen eines Thermoelementes, von denen eine kontinuierlich feucht gehalten wurde, wurde die Temperaturdifferenz gemessen. Ein elektrisch betriebener Ventilator sorgte für den benötigten Luftstrom von über 2 m s^{-1} . Aus diesen Daten

wurde das *VPD* im Bestand ermittelt. Die Windstärke im Bestand wurde mit einem Schalenkreuzanemometer (Typ 1442, Lambrecht, Göttingen) gemessen. Der volumetrische Wassergehalt des Oberbodens (*BdF*) wurde mit *time domain reflectometry (TDR)* ermittelt. Dazu wurden je zwei ThetaProbe®-Sensoren (Type ML1, Delta-T Devices Ltd, Burwell, UK) zentral auf den Meßflächen I-III installiert. Im Jahr 1999 wurden Boden und Vegetation im Sensorbereich nicht verändert. Im Jahr 2000 wurde eine Kreisfläche von etwa 40 cm Durchmesser um die Meßstelle von allen Pflanzen befreit und bis in etwa 20 cm Tiefe ausgehoben. Die Grube wurde mit Boden des gleichen Standorts aufgefüllt und der Sensor darin plaziert. Hiermit sollte der Einfluß der Krautschicht auf den Wassergehalt des Oberbodens vermindert werden. Alle Daten wurden in 15-minütigen Intervallen von einem CR10-Datalogger (Campbell Scientific Ltd., Shepshed, UK) erfaßt und gespeichert.

Die Klimastation im Bestand wurde in dieser Form in den Jahren 1999 bis 2000 betrieben. Im Jahr 2001 wurde ein anderer Standort gewählt (s.a. Abb. 3.1) und auf die Erhebung der Bodentemperaturdaten verzichtet. Fünf *TDR*-Sensoren wurden in etwa 2 m Abstand im Bereich von *F4* und *A11* auf Meßfläche I installiert. Wie im Vorjahr wurde in einem Standardboden gemessen. Zur Quantifizierung des Bestandesniederschlags wurden 25 Pluviometer vom Hellmann-Typ auf der Meßfläche verteilt. Die aufgefangene Wassermenge wurde einmal wöchentlich ermittelt.

Zur Berechnung der potentiellen Evapotranspiration (E_0) diente die PENMAN-Formel (PENMAN 1948):

$$E_0 = \frac{s \cdot R_n + \rho_L \cdot c_p \cdot VPD \cdot g_a}{\lambda \cdot (s + \gamma)} \quad [\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}] \quad (3)$$

s	Steigung der Sättigungsdampfdruckkurve [$\text{Pa } ^\circ\text{C}^{-1}$]
VPD	Wassersättigungsdefizit der Luft [kPa]
ρ_L	Dichte der Luft [kg m^{-3}]
λ	Latente Verdunstungswärme von Wasser [2.454 MJ kg^{-1}]
γ	Psychrometerkonstante [66.2 Pa K^{-1}]
c_p	Spezifische Wärme der Luft [$\text{J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$]
g_a	Aerodynamische Leitfähigkeit [m s^{-1}]
R_n	Nettostrahlung [$\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]

Die temperaturabhängigen Konstanten s , λ , γ und ρ_L wurden für einen Temperaturbereich von $-5 \text{ } ^\circ\text{C}$ bis $45 \text{ } ^\circ\text{C}$ mit folgenden Funktionen abgeschätzt:

$$s = 2.20 \cdot 10^{-3} T^3 + 5.46 \cdot 10^{-2} T^2 + 3.002 T + 45.016 \quad [\text{Pa } ^\circ\text{C}^{-1}] \quad (4)$$

$$\lambda = 2.4 \cdot 10^{-3} T + 2.5007 \quad [\text{MJ kg}^{-1}] \quad (5)$$

$$\gamma = 6.44 \cdot 10^{-2} T + 64.913 \quad [\text{Pa } ^\circ\text{C}^{-1}] \quad (6)$$

$$\rho_L = -4.1 \cdot 10^{-3} T + 1.2898 \quad [\text{kg m}^{-3}] \quad (7)$$

Den Funktionen liegen Tabellenwerte aus JONES (1992) zugrunde. Die Nettostrahlung wurde aus den Werten für die Globalstrahlung nach einer Formel von LINACRE (1969) abgeschätzt:

$$R_n = (1 - \alpha) \cdot R_s - 16 \cdot 10^{-4} \cdot (100 - T) \quad [\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}] \quad (8)$$

α Bestandesalbedo

Die Bestandesalbedo α wurde im Rahmen einer Voruntersuchung aus Nettostrahlungsdaten ermittelt. Dazu wurden im 25 Aug – 06 Sep 99 Strahlungsbilanzmessern (Type 8110, Lambrecht, Göttingen) über dem Kronenraum einer dafür ausgewählten Esche bzw. eines Bergahorns (F_0 , A_0) installiert. Zur Auswertung kamen die windstillen Vormittagsstunden von Strahlungstagen, wo sich R_n und R_s in Phase befanden (Abb. 3.2). Zur Berechnung der Bestandesalbedo wurde Gl. (8) nach α aufgelöst:

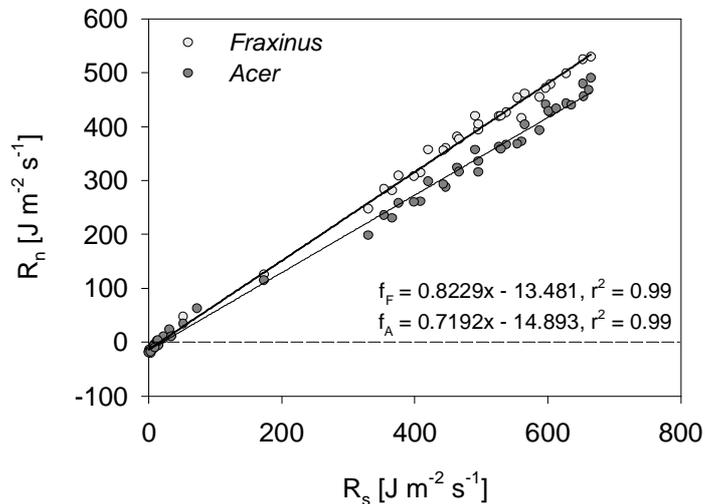


Abb. 3.2: Nettostrahlung (R_n) in Relation zur Globalstrahlung (R_s), gemessen über dem Kronenraum von F_0 und A_0 in den Vormittagsstunden des 28 Aug und am 02 – 03 Sep 99 ($n = 45$).

$$\alpha = \left(\frac{R_n - 16 \cdot 10^{-4} \cdot (100 - T)}{R_s} \right) - 1 \quad (9)$$

Für die Esche ergab sich für den in Abb. 3.2 dargestellten Zeitraum ein Wert von $\alpha = 0.21 \pm 0.03$. Beim Bergahorn lag der Wert bei $\alpha = 0.32 \pm 0.04$. In der unbelaubten Phase wurde die Bestandesalbedo einer feuchten Grasfläche für die Berechnungen von E_0 zugrunde gelegt (0.25, LINACRE 1969). Die

aerodynamische Leitfähigkeit g_a wurde aus der horizontalen Windgeschwindigkeit v [m s⁻¹] nach SHUTTLEWORTH ET AL. (1984) berechnet:

$$g_a = 0.004 \cdot (1 - 0.54v) \quad [\text{m s}^{-1}] \quad (10)$$

v Horizontale Windgeschwindigkeit [m s⁻¹]

3.4 XYLEMSAFTFLUß

Xylem- und Phloemsaftfluß treten als die einzigen Massenflüsse im Stengel krautiger Pflanzen und im Stamm verholzender Arten auf. Die Flußrate des Phloemsaftes ist jedoch vernachlässigbar gering, so daß der gemessene Saftfluß dem Xylemsaftfluß gleichgesetzt werden kann (PEARCY ET AL. 1989). Von diesem wiederum werden im Tagesgang nur geringe Mengen für das weitere Wachstum benötigt. Daher entspricht der Xylemsaftfluß der Transpiration über die Oberflächen der Pflanze (Blätter, Rinde). Die Bestimmung des Xylemsaftflusses im Stamm eines Baumes bedeutet somit eine integrative Erfassung der Transpiration aller Oberflächen jenseits der Meßstelle. Eine möglicherweise fehlerbehaftete Hochrechnung von auf Blattebene erhobener Daten kann damit entfallen.

Die Methoden zur Saftflußmessung reichen von der Applikation von Farbstoffen (GREENIDGE 1958) oder radioaktiver Substanzen (KLINE ET AL. 1970, WARING UND ROBERTS 1979) bis hin zur NMR-Spektroskopie (ROKITTA ET AL. 1999). Die weiteste Verbreitung haben jedoch Verfahren gefunden, die sich die hohe spezifische Wärmekapazität des Wassers zu Nutze machen und Wärme als Tracer einsetzen. Neben der Hitzepulstechnik (HUBER 1932, BURGESS ET AL. 1998) gehören auch die Methoden, die im Rahmen dieser Studie zur Saftflußmessung eingesetzt wurden, in diese Gruppe. SWANSON (1994) und SMITH UND ALLEN (1996) liefern einen Überblick und eine Evaluierung der hierbei gängigen Meßmethoden.

3.4.1 Thermal dissipation probe (TDP)-System

Dieses auch als *heat dissipation*-Methode bezeichnete Verfahren wurde von GRANIER (1985, 1987) entwickelt und erstmals an Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco), Schwarzkiefer (*Pinus nigra* Arnold) und Stieleiche (*Quercus robur* L., syn. *Q. pedunculata* Ehrh.) eingesetzt. Ein Sensor besteht aus zwei Hohnadeln von 1.2 – 1.5 mm Durchmesser, die jeweils eine der beiden Lötstellen eines Thermoelements enthalten. Eine von beiden enthält zusätzlich eine Widerstandsheizung. Die Länge der Nadeln kann je nach Holztyp unterschiedlich gewählt werden und liegt normalerweise zwischen 10 mm und 80 mm. Die Nadeln werden in vorgebohrten Löchern, die beheizbare Nadel in Richtung des Saftflusses oberhalb der unbeheizten, in den Baum inseriert. Gemessen wird die

Temperaturdifferenz zwischen den beiden Nadeln. Sie ist maximal, wenn der Saftstrom im Stamm ruht, und entsprechend minimal bei höchster Transpirationsleistung. Die Safflußgeschwindigkeit errechnet sich nach GRANIER (1985) aus

$$SFV = 0.119 \cdot \left(\frac{dT_{\max} - dT}{dT} \right)^{1.231} \quad [\text{mm s}^{-1}] \quad (11)$$

dT Temperaturdifferenz zwischen der beheizten und unbeheizten Sensornadel [°C]

Ist die Fläche des saftflußleitenden Gewebes (SA , s.a. Kap. 3.4.4) des betreffenden Baumes bekannt, kann daraus die Massenflußrate F berechnet werden:

$$F = SFV \cdot SA \quad [\text{kg s}^{-1}] \quad (12)$$

Das Prinzip der Messung beruht demzufolge auf einer empirisch gefundenen Abhängigkeit zwischen Safflußgeschwindigkeit und Wärmeabtransport. GRANIER ET AL. (1990) betont, daß die in Gl. 11 und Gl. 12 angegebene Beziehung unabhängig von Baumart und Holzanatomie gilt. Eine Messung erfolgt darüber hinaus nur punktuell am Stamm, und die Massenflußrate läßt sich aus SFV nur bei Kenntnis von SA berechnen.

Das System zeichnet sich durch seine Simplizität, den geringen Energieverbrauch, seine Verlässlichkeit und die relativ niedrigen Kosten in Anschaffung und Betrieb aus (DO UND ROCHETEAU 2002a, ANDRADE ET AL. 1998, BRAUN UND SCHMID 1999ab) und wurde seither an einer Reihe von Strauch- und Baumarten erfolgreich eingesetzt: *Pinus pinaster* Ait. (GRANIER ET AL. 1990, DIAWARA ET AL. 1991), *Nothofagus fusca* (Hook. f) Oerst. und *N. menziesii* (Hook. f) Oerst. (KELLIHER ET AL. 1992), *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (BRÉDA ET AL. 1995), *Fagus sylvatica* L. (GRANIER ET AL. 2000). Auch Vergleiche mit anderen Saffluß-Meßmethoden (KÖSTNER ET AL. 1996a, KÖSTNER ET AL. 1998a) oder mit mikrometeorologischen Verfahren (DAVID ET AL. 1997) verliefen zufriedenstellend. Am Standort auftretende Temperaturgradienten können sich jedoch negativ auf die Genauigkeit der Messungen auswirken (DO UND ROCHETEAU 2002ab). Außerdem konnten CLEARWATER ET AL. (1999) zeigen, daß nur dann korrekte Resultate erzielt werden, wenn sich die Sensornadel vollständig im saftflußleitenden Gewebe befindet. Befinden sich Teile des Sensors im nichtleitenden Bereich, so wird vorgeschlagen, die Berechnung von SFV zu korrigieren, indem statt dT die Temperaturdifferenz des saftflußleitenden Gewebes dT_{sw}

$$dT_{sw} = \frac{dT - b \cdot dT_{max}}{a} \quad [^{\circ}\text{C}] \quad (13)$$

a Anteil des saftflußleitenden Gewebes an der Sensornadel
 $b = 1 - a$

verwendet wird. Bei der ringporigen Esche war davon auszugehen, daß sich ein erheblicher Teil der Sensornadel nicht im saftflußleitenden Gewebe befinden würde. Im Rahmen des Methodenvergleichs wurden daher beide Ansätze durchgerechnet und mit den Ergebnissen beim Einsatz von Dynagage®-Manschetten verglichen (s.a. Kap. 3.4.2-3).

In dieser Studie wurden kommerziell erhältliche Sensoren verwendet (*TDP*, Dynamax Inc., Logan, Texas, USA). Sie sind nach dem oben beschriebenen Prinzip aufgebaut. Die ursprünglich aus gewickeltem Widerstandsdraht bestehende Heizung wurde allerdings durch eine spezielle Heizfolie ersetzt. Außerdem ist der Abstand zwischen der beheizbaren und der unbeheizten Nadel mit 3 cm geringer als üblich (ca. 10 cm). Ein ausreichender Abstand ist wichtig, weil eine Wärmeübertragung von der beheizten auf die unbeheizte Nadel die Messungen vor allem bei geringen Flußraten erschweren könnte. Es wurden unterschiedliche Sensortypen verwendet, die sich in Länge und Durchmesser der Sensornadeln unterscheiden: *TDP10*, *TDP30*, und *TDP50*, wobei die Zahl die Länge der Sensornadel in [mm] angibt. *TDP10* und *TDP30* haben einen Durchmesser von 1.2 mm, *TDP50*-Sensoren sind mit 1.65 mm etwas dicker. Alle Sensortypen verfügen über eine Temperaturmeßstelle in der Mitte jeder Nadel. Der geringe Durchmesser der Nadeln und die stabile Edelstahlhülle erlauben eine mehrmalige Verwendung der Sensoren.

Meßdaten aus der Anwendung dieser Technik werden im Folgenden kurz als „Granierdaten“ bezeichnet.

3.4.2 Dynagage®-Meßsystem

Der methodische Ansatz, der diesem System (Dynamax Inc., Logan, Texas, USA) zugrunde liegt, wird auch als *stem heat balance* bezeichnet (SMITH UND ALLEN 1996). Im Unterschied zur *trunk sector heat balance* (ČERMÁK ET AL. 1973, 1976ab), bei der große Stahlelektroden in das saftflußleitende Gewebe des Stammes inseriert werden, handelt es sich um ein nicht-invasives Verfahren. Die Massenflußrate des Xylemsaftes F wird aus der Messung der Wärmeströme bei konstanter Energiezufuhr (P_{in}) errechnet (*constant-heat*-Methode, SAKURATANI 1984, STEINBERG ET AL. 1990). Im Unterschied zu *variable-heat*-Konstruktionen (ISHIDA ET AL. 1991, GRIME ET AL. 1995b, WEIBEL UND BOERSMA 1995) erfordern diese Systeme eine einfachere Infrastruktur, bergen aber die Gefahr einer Überhitzung des

Gewebes bei geringen Flüssen in sich (SMITH UND ALLEN 1996). Ein Saftflußsensor besteht aus einer flexiblen Heizfolie, einer sie umgebenden Kork- und einer Isopren-Schaumstoffisolierung. In die Korkisolierung sind verschiedene Reihen von miteinander verschalteten Thermoelementen eingebaut. Eine Serie befindet sich oberhalb der Heizfolie, dem Sproß anliegend, und ist paarweise verschaltet mit entsprechenden Thermoelementen unterhalb der Heizfolie. Gemessen wird die Temperaturdifferenz zwischen beiden Bereichen (ΔT_A [K]). Eine zweite Serie hat die gleiche Anordnung, liegt jedoch etwas unterhalb der ersten (ΔT_B [K]). Eine dritte Serie schließlich besteht aus Thermoelementen, die nicht sichtbar in einem Ring zwischen Heizfolie und Korkisolierung angebracht sind. Paarweise verschaltet mit entsprechenden Sensoren zwischen Korkisolierung und Isoprenmanschette, messen sie die radiale Temperaturdifferenz (ΔT_R [K]).

Eine gute thermische Isolierung vorausgesetzt, ist die über die Folie übertragene Wärme nur abhängig von der gewählten Spannung. Die Leistung P_{in} ergibt sich gemäß (VAN BAVEL 1993):

$$P_{in} = \frac{U^2}{R} \quad [\text{W}] \quad (14)$$

P_{in}	Heizleistung
U	Heizerspannung [V]
R	manschettenspezifischer Widerstand [Ω]

Es gilt:

$$P_{in} = q_v + q_r + q_f \quad \Leftrightarrow \quad q_f = P_{in} - q_v - q_r \quad [\text{W}] \quad (15)$$

q_v	in vertikaler Richtung abgeführte Wärme [W]
q_r	in radialer Richtung abgeführte Wärme [W]
q_f	über den Xylemsaft abgeführte Wärme [W]

Die gesuchte Größe q_f läßt sich ermitteln, indem q_v (Rate des vertikalen Wärmeverlustes, d.h. der diffusiv über den Stamm nach oben und unten abgeführten Wärmemenge)

$$q_v = A \cdot K_{St} \cdot \frac{\Delta T_B - \Delta T_A}{x} \quad [\text{W}] \quad (16)$$

A	Sproß-Querschnittsfläche in der Region der Heizfolie [m^2]
x	Abstand der Thermoelementserien A und B zueinander [m]
K_{St}	Wärmeleitfähigkeit des Sproßes (0,42 $\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$ für verholzte Pflanzen, STEINBERG <i>et al.</i> 1989)

und die radiale Komponente des Wärmeverlustes q_r (die Wärmemenge, die von der Manschette an die Umwelt abgestrahlt wird)

$$q_r = K_{Sh} \cdot \Delta T_R \quad [\text{W}] \quad (17)$$

K_{Sh} Wärmeleitfähigkeit der Isolierung [W K^{-1}]

Der Wert für K_{Sh} muß zu einem Zeitpunkt ermittelt werden, an denen kein Saffluß stattfindet (im Freiland in aller Regel in den frühen Morgenstunden vor Sonnenaufgang).

Die Massenflußrate F errechnet sich aus

$$F = \frac{P_{in} - K_{St} \cdot A \cdot \frac{\Delta T_B - \Delta T_A}{x} - K_{Sh} \cdot \Delta T_R}{c_x \cdot \frac{\Delta T_B + \Delta T_A}{2}} \quad [\text{g s}^{-1}] \quad (18)$$

c_x spezifische Wärmekapazität des Xylemsaftes

Da Wasser 99% der Bestandteile des Xylemsaftes ausmacht und die Annahme berechtigt ist, daß dies für alle Sprosse gilt, hat c_p den Wert der Wärmekapazität des Wassers ($4,186 \text{ J g}^{-1} \text{ K}^{-1}$, VAN BAVEL 1993, Formeln aus SMITH UND ALLEN 1996).

Eine Safflußmanschette besteht aus dem zentralen Sensorsegment und zwei Schaumstoffsegmenten, die oberhalb und unterhalb des Sensors angebracht werden. Sie dienen als Auflage für einen Wetterschutz aus versteifter Aluminiumfolie. Wird ein Flow2@-Loggersystem (Dynamax Inc., Logan, Texas, USA) mit der dazugehörigen Software benutzt, können aus den Meßwerten sofort die entsprechenden Flußraten berechnet und gespeichert werden. Wird mit anderen Systemen gearbeitet, können zunächst auch nur die eigentlichen Meßgrößen ΔT_A , ΔT_B und ΔT_R in Form einer Spannung gemessen werden (s.a. Kap. 3.4.6). Die Berechnung der Flußraten erfolgt dann nachträglich mit den oben angegebenen Formeln.

Das System wurde bislang vorwiegend an krautigen Pflanzen oder am Jungwuchs von Gehölzen eingesetzt. So liegen u.a. Studien an *Saccharum officinarum* L. (CHABOT ET AL. 2002), *Gossypium hirsutum* L. (DUGAS 1990), *Glycine max* (L.) Merr. (GERDES ET AL. 1994), *Guiera senegalensis* J.F. Gmel. (ALLEN UND GRIME 1995), *Picea abies* (L.) Karst. (HERZOG ET AL. 1998), *Sambucus nigra* L. und *Sorbus*

aucuparia L. (VOGT 1998) vor. Untersuchungen zum Safffluß am Jungwuchs von *F. excelsior* wurden ebenfalls mit diesem System durchgeführt (STÖHR UND LÖSCH 2004).

Im Gegensatz zur vorgenannten Methode erlaubt das Dynagage®-System durch Messung der auftretenden Wärmeströme und Kenntnis einiger weniger Konstanten eine physikalisch begründbare Herleitung der Massenflußrate für das gesamte Sproßsegment. Eine Kenntnis von *SA* ist nicht erforderlich. Damit stellt es im Vergleich mit dem Granieransatz das objektivere Verfahren dar. Hinweise auf fehlerhafte Messungen liegen nur wenige vor. So fanden GERDES ET AL. (1994) bei Untersuchungen an der Soyabohne eine deutliche Überschätzung der Raten. Außerdem setzt eine präzise Messung die gleichmäßige Erwärmung des gesamten Stammsegments voraus, wodurch seinem Einsatz an größeren Bäumen enge Grenzen gesetzt sind (PERÄMÄKI ET AL. 2001). Der maximale Stammdurchmesser für den Einsatz des Dynagage®-Systems beträgt zur Zeit etwa 15 cm (größter verfügbarer Manschettentyp). Störungen traten außerdem regelmäßig auf, wenn die erforderlichen *steady state*-Bedingungen nicht gegeben waren. Wenn sich der Xylemsaft mit dem Transpirationsbeginn am Morgen in Bewegung setzt und die unbeheizte kühle Flüssigkeit die über Nacht im Manschettenbereich aufgeheizte Wassersäule verdrängt (GRIME ET AL. 1995a), konnten in der Folge werden oft extrem hohe Saffflußraten berechnet werden, die auch als „sun up events“ bekannt sind. Gemäß Herstellerempfehlung werden diese Ereignisse eliminiert, indem zwischen den beiden glaubhaften Meßpunkten eine Gerade interpoliert wird (VAN BAVEL 1993). Ein weiteres Problem beim Einsatz des Systems betrifft besonders die Esche. Der Hersteller empfiehlt, die Oberfläche des Stammes im Bereich des Sensorsegments mit einem Silikongel (G4, Dow Corning Corporation, Midland, MI) zu bestreichen. Es soll die Wärme- und Meßsignalübertragung verbessern und darüber hinaus das Eindringen von Feuchtigkeit verhindern. Bei der Esche führt der Einsatz des Gels offenbar zum Absterben des Kambiums, möglicherweise infolge von Sauerstoffmangel (WILTSHIRE ET AL. 1995). Sind zum Zeitpunkt der Auftragung des Gels die großlumigen Frühjahrsgefäße bereits angelegt, kommt es erst im Folgejahr zum Absterben des Kronenraums, da die Wasserversorgung im aktuellen Jahring noch sichergestellt ist. Aufgrund dieser bekannten Sensitivität der Esche wurde auf den Einsatz des Gels ganz verzichtet. Wegen der glatten Rindenoberfläche beider hier untersuchter Arten war ein Einsatz auch nicht unbedingt erforderlich.

3.4.3 Methodenvergleich

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß im Vergleich der eingesetzten Meßmethoden das Dynagage®-System den objektivere Ansatz darstellt. Um einen Anhaltspunkt für die Verlässlichkeit des Graniersystems zu gewinnen, wurden beide Meßsysteme an je einem jüngeren Baum beider Arten eingesetzt. Der Versuch wurde von Mai – Juni 1999 an *F0* bzw. *A0* durchgeführt (*DBH*: ca. 8 cm, *h*: ca.

8 m). Die verschiedenen Granier-Sensortypen, die im Rahmen dieser Studie an den erwachsenen Bäumen eingesetzt wurden, wurden in getrennten 14-tägigen Meßreihen mit den Daten der Safflußmanschette verglichen. Der für den Methodenvergleich benutzte Manschettentyp SGA70 (Dynamax Inc., Houston, USA) ist geeignet für Stammdurchmesser von 65 – 90 mm und wurde gemäß Herstellerangaben in diesem Durchmesserbereich am Hauptstamm installiert (3.2 m über Bodenniveau bei *F0*, 2.6 m über Grund bei *A0*). Die fertige Konstruktion wurde mit drei Lagen Aluminiumfolie vor Sonneneinstrahlung geschützt. Die Daten wurden als Mittelwerte in 15-minütigen Meßintervallen von einem Flow2@-System (Dynamax Inc., Logan, Texas, USA) gespeichert. Vier Graniersensoren desselben Typs wurden gemäß Herstellerangaben im 90°-Winkel an der Stammbasis (ca. 1 m ü. B.) installiert und mit Hartschaumisolierungen und Aluminiumfolie vor Sonneneinstrahlung geschützt. Die Daten wurden als Mittelwerte von einem Datahog@-Loggersystem (Skye Instruments Ltd., Llandrindod Wells, UK) in 5-minütigen Meßintervallen erfaßt und gespeichert.

An *F0* wurde der Methodenvergleich mit *TDP10*- und *TDP30*-Sensoren durchgeführt. An *A0* wurde wegen des geringen Stammdurchmessers nur gegen *TDP30*-Sensoren gemessen, obwohl an den erwachsenen *Acer*-Bäumen ausschließlich *TDP50*-Sensoren zum Einsatz kamen. Durch Färbung konnte jedoch gezeigt werden, daß der Anteil des saffflußleitenden Gewebes an der Sensorlänge (*a*, s.a. Gl. 13) bei den erwachsenen Bäumen und den 50-mm-Sensoren bzw. bei *A0* und den 30-mm-Sensoren in einer vergleichbaren Größenordnung liegen.

3.4.4 Saffflußfläche

Der Fläche des saffflußleitenden Gewebes wurde durch Anfärben mit verdünnter Fuchsin-Lösung ermittelt. Dazu wurde eine 100-ml-Polyethylenflasche in der Längsachse aufgeschnitten, so daß eine Schale entstand. Diese wurde, mit der offenen Seite nach obenweisend, am Stamm angebracht und mit Vaseline gegen die Rinde abgedichtet. Die Schale wurde mit Wasser gefüllt und der Stamm anschließend in einem leicht abwärtsweisenden Winkel mit einem scharfen Holzbohrer angebohrt (Durchmesser 8 mm, erreichte Tiefe im Stamm ca. 10 cm in der Horizontalen). Es wurde darauf geachtet, daß sich das Bohrloch während des Bohrvorgangs immer unterhalb des Flüssigkeitspegels befand. Konzentrierte Fuchsin-Lösung wurde anschließend mit einer Spritze luftblasenfrei direkt in das Bohrloch injiziert, so daß sie sich dort mit dem vorhandenen Wasser mischte und verdünnte. Nach mindestens 2-stündiger Einwirkzeit wurde die Schale entfernt und etwa 5 cm oberhalb des Bohrlochs ein Bohrkern gezogen. Unter einem Binokular wurde die Tiefe des gleichmäßig magentarot gefärbten Gewebes ausgemessen. Einzelne noch leitende Gefäße in älteren Jahrringen, wie sie vor allem beim Bergahorn zu finden waren, blieben unberücksichtigt.

Von den untersuchten Bäumen wurden gegen Ende der Vegetationsperiode 1999 je drei gefärbte Bohrkerne gezogen. Ausgewertet wurden die Mittelwerte je Baum. Darüber hinaus wurde an weiteren Bäumen im Bestand je ein Bohrkern gezogen und ausgewertet.

3.4.5 Messungen im Stammbereich

Langzeitmessungen zum Xylemsaftfluß wurden mit dem Graniersystem durchgeführt. Aufgrund der Ringporigkeit der Esche wurden hier die kurzen Sensortypen (*TDP30* im Jahr 1999 und 2000, im Jahr 2001 auch *TDP10*) eingesetzt, während am zerstreutporigen Bergahorn mit der längeren Sensorvariante (*TDP50*) gemessen wurde. Eine Ausnahme bilden *A11* und *A12*, wo mit *TDP30*-Sensoren gemessen wurde. Die Sensoren wurden gemäß Herstellerangaben installiert und mit Hartschaumhalbschalen thermisch isoliert.

Zusätzlich wurde ein Maschendrahtkorb um den betreffenden Stammabschnitt angebracht, der als Halterung für eine Lage Luftkissenfolie diente. Diese wurde mit mehreren Lagen Aluminiumfolie umwickelt und oberhalb des Drahtkorbs mit pflanzenverträglichem Silikon wasserdicht mit der Stammoberfläche verbunden. Auf diese Weise konnte eine weitere thermische Isolierung erreicht werden, die gleichzeitig einen Luftaustausch der darunterliegenden Stammoberfläche ermöglichte und den Stammablauf von Niederschlagswasser an den Sensoren entlang verhinderte. Die Meßgeräte waren mit insgesamt drei Multiplexern verbunden (ein Gerät des Typs *AM416*, zwei Geräte des Typs *AM32*; Campbell Scientific Ltd., Shephed, UK), die von dem zentralen *CR10*-Datalogger gesteuert wurden, an den auch die Sensoren der Bestandesklimastation angeschlossen waren (Abb. 3.3). Alle Sensoren wurden in einem 30-s-Intervall abgefragt und die Daten als viertelstündliche Mittelwerte gespeichert.

Die Safftflußmessungen begannen im Mai 1999. Um Daten von möglichst vielen Individuen zu erhalten, wurde mit nur einem Graniersensor pro Baum gemessen. Jeweils 11 Bäume beider Arten wurden in die Untersuchung einbezogen (*A1 – F11*, *F1 – F11*). In der unbelaubten Phase von Nov 1999 – Mär 2000

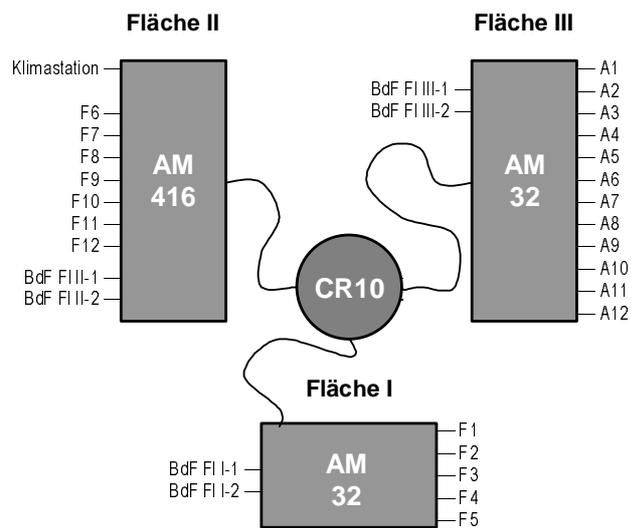


Abb. 3.3: Aufbau des Meßsystems für Xylemsaftfluß und Umweltparameter (s. a. Text).

wurde das Meßprogramm auf $F6 - F10$ und $A1 - A10$ reduziert. Im Jahr 2000 kam zu den bisherigen 11 Bäumen je Art ein weiterer Baum hinzu ($A12$ bzw. $F12$). In der unbelaubten Phase von Nov 2000 – Mär 2001 wurde das Meßprogramm auf $F1, F2, F4, F7$ und $F9$ sowie $A4 - A10$ reduziert. Um die Variabilität der Saffflußraten in Bezug auf den Stammradius näher zu untersuchen, wurden im Jahr 2001 drei Bäume jeder Art ($A21 - A23, F21 - F23$) mit jeweils vier Sensoren (*Fraxinus*: $TDP10$, *Acer*: $TDP50$) bestückt, die im 90° -Winkel um den Stamm herum angebracht wurden. Mit je einem Sensor ($TDP30$) wurde weiterhin an $F1 - F4$ und $A11$ gemessen.

3.4.6 Messungen an Wurzeln

In der Vegetationsperiode 2001 wurde mit dem Dynagage®-Meßsystem der Xylemsaftfluß von jeweils drei oberflächennahen Wurzeln von $F4$ und $A11$ gemessen. Die ausgewählten Wurzel von $F4$ hatten einen Durchmesser von 11.7 mm ($F4W1$), 11.0 mm ($F4W2$) und 4.5 mm ($F4W3$), die von $A11$ einen solchen von 10.1 mm ($A11W1$), 4.5 mm ($A11W2$) und 12.0 mm ($A11W3$). Alle Meßstellen befanden sich einem Radius von etwa 1 – 1.5 m um den Stamm des betreffenden Baumes. Entsprechend den Wurzeldurchmessern wurden für die Messungen Manschetten vom Typ $SGA5$ und $SGA10$ verwendet.

Installiert wurde nur das eigentliche Sensorsegment. Auf die Installation des Wetterschutzschildes wurde verzichtet. Die Wurzeln wurden auf einer Länge von etwa 30 cm vom umgebenden Boden befreit, gesäubert und, wo nötig, mit feinem Schmirgelpapier geglättet. Auf den Einsatz von Silikonfett zur Verbesserung der Wärme- und Meßsignalübertragung wurde aufgrund der schlechten Erfahrungen an Eschen (WILTSHIRE ET AL. 1995) ganz verzichtet. Es schien aber wegen der glatten Rindenoberfläche der Wurzeln auch entbehrlich. Es wurde angenommen, das die Hauptfließrichtung des Saftstroms in Richtung des Stammes verlaufen würde, und die Manschetten entsprechend angebracht. Sie wurden zum Schutz vor Niederschlagswasser mit mehreren Lagen Aluminiumfolie umgeben und anschließend wieder mit Erde bedeckt. Die Heizfolien der einzelnen Manschetten wurde an ein regelbares Gleichspannungsnetzteil angeschlossen. Die Heizspannung wurde auf 3.5 V (Minimalwert für die verwendeten Sensortypen) eingestellt. Eine Erhöhung im Laufe der Vegetationsperiode erwies sich aufgrund der relativ niedrigen Saffflußraten als unnötig. Für jede Manschette wurden nur die Temperaturdifferenzen der Thermoelementringe ($\Delta T_A, \Delta T_B, \Delta T_R$) in Form der anliegenden Thermospannung gemessen. Aus diesen Werten und aus der eingestellten Heizspannung lassen sich alle weiteren Größen ableiten. Alle Manschetten waren mit einem $AM32$ -Multiplexer verbunden, der von einem $CR10$ -Datalogger gesteuert wurde und die Anschlüsse in einem 30-Sekunden-Meßintervall abfragte. Die Daten wurden als Mittelwerte über 15 Minuten gespeichert.

An Wurzeln ähnlichen Durchmessers, die nicht die Messungen einbezogen worden waren, wurde versucht, die Länge des Wurzelsystems von diesem Punkt bis in die feinsten Verästelungen zu ermitteln. Wäre darüber hinaus die Wurzeldichte bekannt, ließe sich auf diese Weise das Bodenvolumen ermitteln, aus denen sich der Safffluß einer Wurzel eines bestimmten Durchmessers speist. Der skelettreiche und lehmige Boden verhinderte jedoch die komplette Freilegung, so daß diese Vorhaben aufgegeben werden mußte.

3.4.7 Modell

Bei der Modellierung des Xylemsaffflusses im Stamm wurde ein Ansatz aufgegriffen, der bereits mit Erfolg an Jungeschen angewendet worden war (STÖHR UND LÖSCH 2004). Er beschreibt die Abhängigkeit des Xylemsaffflusses von den wichtigsten Klimaparametern (R_s , T , VPD)

$$dv_{Model} = dv_{max} \cdot \frac{f(iv_1)}{dv_{max}} \cdot \frac{f(iv_2)}{dv_{max}} \cdot \dots \cdot \frac{f(iv_n)}{dv_{max}} \quad (19)$$

dv abhängige Variable
 iv unabhängige Variablen

Das Modell erzeugt eine komplexe multidimensionale Reaktionsoberfläche, wobei angenommen wird, daß alle Variablen voneinander unabhängig sind (WHITEHEAD 1998). Ein ähnlicher Ansatz wurde von JARVIS (1976) benutzt, um Freilanddaten zur stomatären Leitfähigkeit mit Klimaparametern in Beziehung zu setzen und von STEWART (1988), um die Bestandesleitfähigkeit eines Kiefernwaldes zu modellieren. Zur Ableitung der Einhüllendenfunktionen $f(iv_i)$ dienten die Saffflußdaten von drei zufällig ausgewählten Bäumen jeder Art ($F3$, $F7$, $F8$; $A3$, $A5$, $A8$). Beim Bergahorn konnte eine Reaktion des Saffflusses auf einen Rückgang des Bodenwassergehalts nur bei $A11$ beobachtet werden. Daher wurden die Daten dieses Baumes zur Ermittlung von $f(BdF)$ verwendet. Die vorhandenen Datensätze wurden geteilt: Aus den Daten von den geraden Meßtagen wurden die Einhüllenden ermittelt (abhängiger Datensatz), während die ungeraden Meßtage ebenso wie die Daten aus der Vegetationsperiode 2000 zur Modellüberprüfung dienten.

3.5 WASSERPOTENTIAL

Das auf das partielle Molvolumen bezogene chemische Potential des Wassers wird auch mit dem Begriff des Wasserpotential bezeichnet. Es stellt in thermodynamischer Betrachtung das Maß für die freie Energie der Substanz dar. Sein Wert wird im Fall des Wassers von der Konzentration der in der Flüssigkeit gelösten Substanzen, vom Außendruck und von der Gravitation beeinflusst. In Bezug auf die

Pflanze spielen vor allem die ersten beiden Faktoren eine wichtige Rolle. Die Gravitation hingegen erlangt erst bei höheren Bäumen eine gewisse Bedeutung. Auf Zellebene wird der Wert des Wasserpotentials durch die im Zellsaft gelösten osmotisch wirksamen Teilchen, der Quelfähigkeit der Zellwand und den durch den Wassereinstrom aufgebauten Turgor bestimmt. Im Xylem hingegen ist die Konzentration gelöster Teilchen gering. Das Wasserpotential wird hier fast ausschließlich durch den Druckterm definiert, wie er durch die Zellen und Gewebe sowie durch die Transpiration auf die Leitgefäße ausgeübt wird. Unter der Voraussetzung eines thermodynamischen Gleichgewichts sind die Wasserpotentialwerte von Symplast und Apoplast (Xylem) jedoch gleich, lediglich die Beträge der einzelnen Komponenten sind verschieden.

Die durch den Bezug auf das partielle Molvolumen mögliche Umformung der ursprünglichen Gleichung brachte auch die Angabe der Größe in Druckeinheiten mit sich. Bei der Messung macht man sich dies zunutze, indem entsprechende Gegendrücke erzeugt werden, die dem Wert des Wasserpotentials vom Betrag her entsprechen. Auch der Wassergehalt der Atmosphäre dicht über einer feuchten Oberfläche steht in Relation zum Wasserpotential der diese befeuchtenden Flüssigkeit. Beide Meßansätze wurden im Rahmen dieser Studie angewendet.

3.5.1 Stammwasserpotential

Das Stammwasserpotential Ψ_{st} wurde mit Stammhygrometern (Plant Water Status Instr., Guelph, Canada) gemessen. In einer kleinen Kammer, die dem Xylem aufliegt, wird mittels eines Thermoelements der Taupunkt der Kammerluft ermittelt. Ein weiteres Thermoelement mißt die Temperatur der Stammoberfläche und korrigiert für etwaige Unterschiede zum Kammerinnern. Je nach Klimabedingungen erlauben die Sensoren die kontinuierliche Erfassung des Stammwasserpotentials über mehrere Wochen.

Vor der Installation wurden die Geräte in einer thermisch isolierten Hartschaumbox gegen NaCl-Lösungen (0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9 mol kg⁻¹, LANG 1967) bekannten Wasserpotentials kalibriert. Auf einer Fläche von der Größe des Geräts (ca. 2 cm²) wurden Rinden-, Phloem- und Kambiumgewebe entfernt. Der Sensor wurde auf das freigelegte Xylem aufgelegt und mit einem Spanngurt an den Stamm angezogen. Das Abdichten der Ränder mit Vaseline sollte das Eindringen von Stammablaufwasser verhindern. Eine Abdeckung aus flexiblem Schaumstoff und Aluminiumfolie sorgte für thermische Isolierung.

Das Stammwasserpotential wurde mit je einem Sensor pro Baum an *A11* und *F1* gemessen. Die Steuerung der Meßprozedur und die Speicherung der Daten erfolgte durch einen CR7-Datalogger

(Campbell Scientific Ltd., Shepshed, UK). Ein Meßzyklus dauerte 15 Minuten und umfaßte eine Equilibrierungsphase, das Heizen des Thermoelements, um eventuell anhaftendes Wasser zu entfernen, das nachfolgende Kühlen, was zu Bildung eines Tropfens an der Lötstelle des Thermoelementes führt, und schließlich die luftfeuchteabhängige Verdunstung des Tropfens bei abgeschalteter Kühlung. Die dabei gegebene psychrometrische Temperaturdifferenz wird als Thermospannungswert im Mikrovoltbereich gemessen und neben der Gerätetemperatur und der Temperaturdifferenz zur Stammoberfläche als Meßwert gespeichert. Das Stammwasserpotential ergibt sich aus

$$\Psi_{st} = (a \cdot U_{25^{\circ}C} + b) - k \quad [\text{MPa}] \quad (20)$$

mit a als Steigung und b als Achsenabschnitt der Eichgraden. Mit

$$U_{25^{\circ}C} = \frac{U}{0.027 \cdot T_G + 0.325} \quad [\mu\text{V}] \quad (21)$$

T_G Gerätetemperatur [$^{\circ}\text{C}$]
 U Thermospannung bei Verdunstung des Wassertropfens [μV]

wurden die Meßwerte auf eine Umgebungstemperatur von 25°C normiert. In den Fehlerkoeffizienten k geht die Temperaturdifferenz zur Stammoberfläche ein:

$$k = \Delta T_{st} \cdot (-0.0375 \cdot T_G + 9.1266) \quad [\text{MPa}] \quad (22)$$

ΔT_{st} Temperaturdifferenz zw. Meßkammer und Stammoberfläche [$^{\circ}\text{C}$]

Die Geräte waren in einer vorangegangenen Studie an jungen Eschen mit Erfolg im Freiland eingesetzt worden (STÖHR UND LÖSCH 2004). Aus diesen Untersuchungen war allerdings bekannt, daß länger andauernde Perioden mit häufigen Niederschlägen und Wasserpotentialwerten im Sättigungsbereich zu einer Korrosion der Thermoelemente führten. In der vorliegenden Arbeit wurde daher auf permanente Messungen verzichtet, zumal sich herausstellte, daß bei den an den erwachsenen Bäumen installierten Geräten bereits 1-2 Tage mit Werten nahe der Wassersättigung ausreichten, die Geräte unbrauchbar zu machen. In diesem Zeitraum sammelte sich Wasser in der Meßkammer an, das auch bei nachfolgender Trockenheit nicht wieder resorbiert wurde und zur Korrosion der Thermoelemente führte. Messungen wurden daher auf die sommerlichen Trockenphasen beschränkt.

3.5.2 Blattwasserpotential

Wird ein Blatt von Baum abgetrennt, so zieht sich der unter Spannung stehende Wasserfaden in die Xylemgefäße zurück. Ein auf das Blatt ausgeübter Druck, der in seinem Betrag gleich dem Wert des herrschenden Wasserpotentials entspricht, drückt die Flüssigkeit wieder zurück an die Schnittfläche (SCHOLANDER ET AL. 1965). Das osmotische Potential des Xylemsaftes und auch das Matrixpotential der Xylemwände kann aufgrund der geringen Werte vernachlässigt werden (TYREE UND JARVIS 1982).

Das Blattwasserpotential wurde mit der Druckkammer nach Scholander (Roth-Gerätebau, Beiersdorf, Deutschland; SCHOLANDER ET AL. 1965) für abgeschnittene Blätter von *F4* und *A11* während einer sommerlichen Trockenphase im Jahr 2001 ermittelt. Die Blätter wurden mit einer Rasierklinge von Baum getrennt und mit geringem Zeitverzug in die Druckkammer gebracht. Beide Arten besitzen lange, stabile Blattstiele und lassen sich daher gut untersuchen. Der Druck wurde über die angeschlossene Preßluftflasche langsam erhöht, bis sich die Xylemflüssigkeit an der Oberfläche zeigte. Drei in kurzem zeitlichen Abstand durchgeführte Messungen wurden gemittelt und bildeten einen Meßwert.

3.6 APPARENTE HYDRAULISCHE LEITFÄHIGKEIT

Aus der Transpiration und dem Wasserpotential kann die apparente hydraulische Leitfähigkeit (G_t) der untersuchten Pflanze berechnet werden (COCHARD ET AL. 1996, WULLSCHLEGER ET AL. 1998):

$$G_t = \frac{E}{\Delta\Psi} \quad [\text{mmol m}^{-2} \text{ LA s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}] \quad (23)$$

$$\begin{aligned} E & \quad \text{Transpiration [mmol m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}] \text{ zum Zeitpunkt } \Psi_{\text{min MD}} \\ \Delta\Psi & \quad = \Psi_{\text{PD}} - \Psi_{\text{min MD}} \end{aligned}$$

Während nach dem HAGEN-POISEUILLE'schen Gesetz (Gl. 1, 2) eine theoretische hydraulische Leitfähigkeit auf der Basis von Gefäßradien beschrieben werden kann, stellt G_t den anhand von Meßdaten ermittelten tatsächlichen Wert dar. Üblicherweise werden auf Blattebene erhobene Wasserpotential- und Transpirationsdaten zur Berechnung verwendet (MEINZER ET AL. 1995). Der Wert beschreibt dann die hydraulische Leitfähigkeit der Pflanze im Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum (LANDSBERG ET AL. 1976). Dies gilt jedoch nur unter der Voraussetzung, daß das Predawn-Wasserpotential der Pflanze nur unwesentlich niedriger liegt als das Bodenwasserpotential, was aber in vielen Studien als gegeben angesehen wird. Auch in der vorliegenden Arbeit wurde der Wert auf dieser Grundlage berechnet. Die blattflächenbezogene Transpirationsrate wurde aus der Massenflußrate und der Blattfläche des betreffenden Baumes ermittelt. Allerdings wurden die Daten des

Stammwasserpotentials als Eingangsgröße verwendet. Der Wert beschreibt daher die hydraulische Leitfähigkeit der Pflanze zwischen Boden und Stamm (STÖHR UND LÖSCH 2004).

3.7 GASWECHSEL DER BLÄTTER

Der Gaswechsel der Blätter kann mit modernen Systemen sehr genau gemessen werden. Die überwiegende Zahl der Untersuchungen konzentriert sich dabei auf die wichtigsten Komponenten, CO₂ und Wasserdampf. Bei den meisten Systemen wird aus den gewonnenen Daten auch die stomatare Leitfähigkeit berechnet. Dies setzt jedoch voraus, daß die laminare Grenzschicht, die das Blatt umgibt, durch Ventilation gestört wird. Die Bestimmung der Gaskonzentrationen erfolgt in den meisten Fällen mit Infrarot-Gasanalytoren. Meßtechnische Schwierigkeiten verursacht dabei in erster Linie der Wasserdampf. Zum einen absorbiert er in einem wesentlich weiteren Wellenlängenbereich als das Kohlendioxid, das lediglich eng begrenzte Banden aufweist (VON WILLERT ET AL. 1995). Zum anderen ist die Konzentration des atmosphärischen H₂O mit 0.2 – 3.0 % gegenüber 0.034 % bei CO₂ ungleich größer. Bei neueren Systemen benutzt man daher z. T. wieder kapazitive Sensoren zur Messung der Wasserdampfkonzentration (Ute Vogt, Bernt GmbH, Düsseldorf, Deutschland, persönliche Information).

Die Größe der eingesetzten Meßküvetten reicht von Porometerkammern, in denen nur Teile eines Blattes eingespannt werden können (BESNARD UND CARLIER 1990, LÖSCH ET AL. 1992, BUSCH UND LÖSCH 1998), bis zu großen Küvettenssystemen, in denen ganze Blätter oder kurze Zweige untersucht werden (KOCH ET AL. 1971, KÖRNER UND MAYR 1980). Auch ganze Bäume wurden bereits auf diese Weise untersucht (PIER 1995, WALLIN ET AL. 2001). Ein größerer Probenraum macht jedoch eine aufwendigere Klimatechnik erforderlich, um atmosphärische Verhältnisse im Innenraum aufrecht erhalten zu können. Probleme entstehen hier vor allem durch Kondensation von Wasser in der Probenkammer und in den Schlauchsystemen. Bei Systemen hingegen, wo das Blatt nur für einen kurzen Zeitraum in der Küvette installiert wird oder ein kleiner Probenraum einen schnellen Luftaustausch gewährleistet, wird auf eine Klimaregulation oft verzichtet.

Eine Hochrechnung der auf Blatt- oder Zweigebene gemessenen Daten auf höhere Integrationsstufen wie Baum oder Bestand wird zunehmend kritisch gesehen (JARVIS UND MCNAUGHTON 1986, WULLSCHLEGER ET AL. 1998). Neben der Klimaregulation in der Kammer gelten vor allem die meist punktuell erfolgende Messung und die Störung der laminaren Grenzschicht als problematisch. Die Arbeiten von McDERMITT (1990), MONTEITH (1990) und TURNER (1990) diskutieren potentielle Fehlerquellen porometrischer Meßmethoden ausführlich.

In der vorliegenden Studie wurden die Wasserabgabe und der CO₂-Gaswechsel der Blätter porometrisch untersucht. Zum Einsatz kamen zwei Geräte: Das *Li-1600-steady-state*- Porometer (LI-COR, Lincoln NE, USA) und der *Leaf Chamber Analyser LCA-4* (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, UK).

3.7.1 Transpiration

Die Transpirationsrate und der stomatäre Widerstand (r_s) wurden mit dem *Li-1600* gemessen. Für eine Messung wird ein Blatt mittels einer Klemme mit bekannter Öffnungsweite über der Meßkammer fixiert. Die die Stomata verlassende feuchte Luft vermischt sich in der ventilierten Küvette mit der Kammerluft, was zu einem Anstieg der Luftfeuchte innerhalb der Meßkammer führt. Diese jedoch wird mit einem kontrollierten Einstrom von trockener Luft konstant gehalten. Unter diesen *steady-state*-Bedingungen ermittelt sich die Transpirationsrate aus der Durchflußrate der trockenen Luft und des Wassersättigungsdefizits zwischen Blatt und Kammer, welches sich aus der Blattemperatur und Luftfeuchte in der Kammer ergibt. Die stomatäre Leitfähigkeit g_s in der Einheit [mol m⁻² s⁻¹] berechnet sich aus dem stomatären Widerstand r_s in [s cm⁻¹] nach (VON WILLERT ET AL. 1995)

$$g_s = \frac{1}{r_s} \cdot \frac{P}{100 \cdot R \cdot T} \quad [\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] \quad (24)$$

P	Atmosphärendruck [Pa]
R	Allgemeine Gaskonstante [J mol ⁻¹ K ⁻¹]
T	Temperatur [K]

Der Quotient der Klimafaktoren hat unter Standardbedingungen (1013 hPa, 20°C) den Wert von 0.4158. Nach Herstellerangaben erreicht das *Li-1600*-Gerät bei der Erfassung der stomatären Leitfähigkeit eine Meßgenauigkeit von ± 10%, bei der Transpirationsrate werden ± 6% erreicht. Die Ventilation zur Senkung des Widerstands der laminaren Grenzschicht geht beim *Li-1600*-Porometer mit 0.15 s m⁻¹ in die Berechnungen ein.

Messungen mit dem *Li-1600*-Porometer wurden vor, während und nach einer sommerlichen Trockenphase im Jahr 2001 an den einander benachbart wachsenden *F4* und *A11* durchgeführt. Ein Blatt je Baum wurde ausgewählt und in 9 Tagesgängen (Meßinterval: 30 – 45 min) untersucht.

3.7.2 Photosynthetischer Gaswechsel

Mit dem *LCA-4*-Porometer kann neben der Wasserabgabe auch der photosynthetische Gaswechsel der Blätter untersucht werden. Die Konzentrationen beider Gase (Wasserdampf, CO₂) werden dabei in

einem Gasanalysator durch Absorption infraroter Lichtbanden gemessen. Das Blatt befindet sich zum Zeitpunkt der Messung vollständig eingeschlossen in einer gut ventilierten Kammer. Der Gaswechsel des Blattes ergibt sich als Differenz aus den Gaskonzentrationen der in die Kammer einströmenden und aus dieser abgeführten Luft. Nach Herstellerangaben liegt die Meßwertauflösung des Geräts bei 0.2 vpm CO₂ und 0.5 % H₂O. Die Ventilation zur Senkung des Widerstands der laminaren Grenzschicht geht je nach Kammertyp mit 0.4 – 0.8 m s mol⁻¹ in die Berechnungen ein.

Der photosynthetische Gaswechsel wurde im Jahr 1999 in etwa 20 Tagesgängen je Baumart untersucht. Die Messungen wurden an verschiedenen *Fraxinus*- und *Acer*-Individuen durchgeführt, wobei nach Sonnen- und Schattenblättern differenziert wurde. Aus der Auftragung der Netto-CO₂-Austauschrate (*A*) in Bezug zur photosynthetischen Photonenflußdichte konnten zusammengesetzte Lichtkurven für beide Arten mit den jeweiligen Expositionstypen ermittelt werden. Die Funktion der Einhüllenden kann nach WEBB ET AL. (1974) mit einer Funktion der Form

$$f(u) = a - e^{b(-u)} \cdot c \quad [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] \quad (25)$$

beschrieben werden. Dabei errechnet sich die Netto-CO₂-Austauschrate $f(u)$, angegeben in [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], aus der *PPFD* (u), ebenfalls in [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] angegeben. Die Koeffizienten a , b und c wurden mit der Methode der kleinsten Fehlerquadrate iterativ bestimmt. Der Koeffizient a repräsentiert den Maximalwert von A bei Lichtsättigung (A_{max}). Die Dunkelatmung (R_D) ergibt sich aus $R_D = a - c$. Die *PPFD* bei 90 % der maximalen Photosyntheseleistung (I_s) kann mit

$$I_s = \ln\left(0.1 \cdot \frac{a}{c}\right) \cdot \left(\frac{-1}{b}\right) \quad [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] \quad (26)$$

berechnet werden. Die als Lichtkompensationspunkt bezeichnete *PPFD*, wo sich Photosynthese- und Atmungsrate die Waage halten ($A = 0$), ergibt sich aus

$$I_c = \ln\left(\frac{a}{c}\right) \cdot \left(\frac{-1}{b}\right) \quad [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] \quad (27)$$

Die Steigung der Lichtkurve (Gl. 25) in diesem Punkt bezeichnet den Quantenertrag der CO₂-Fixierung (Φ_{CO_2}) und wird aus

$$\Phi_{CO_2} = e^{b \cdot (-I_c)} \cdot c \cdot b \quad [\text{mol mol}^{-1}] \quad (28)$$

berechnet.

3.8 DRUCK-VOLUMEN-ANALYSE

Die Druck-Volumen-Analyse stellt ein häufig angewandtes Verfahren dar, um Informationen zum osmotischen Potential und anderen Wasserzustandsparametern von pflanzlichen Geweben zu gewinnen. Sie basiert auf dem Van't Hoff'schen Gesetz von der konstanten Beziehung zwischen Druck und Volumen unter isothermen Bedingungen. Die Methode wurde von SCHOLANDER UND HAMMEL (1964) und SCHOLANDER ET AL. (1965) eingeführt und von TYREE UND HAMMEL (1972) sowie TYREE (1981) weiterentwickelt. Bei der üblichen Darstellungsart der Druck-Volumenkurve, auch als Transformation Typ II (TYREE UND RICHTER 1981), Richterplot II (nach RICHTER 1978, LÖSCH 2001) oder als Höfler-Diagramm bezeichnet (nach HÖFLER 1920), wird die Druckkomponente (das Wasserpotential) als Kehrwert gegen die Volumenkomponente (als relativer Wassergehalt *RWC*) aufgetragen (s.a. Abb. 4.61). Mit sinkendem Wassergehalt geht die Kurve von einem exponentiellen in einen linearen Verlauf über. Der Turgor P_T , der den exponentiellen Kurvenverlauf bestimmt, ist am Übergang in den linearen Teil abgebaut (Turgornullpunkt *TNP*). Fortan entwickelt sich die weitere Druckabnahme linear zum Volumenverlust.

Der exponentielle Kurvenverlauf kann mit einer Funktion der Form

$$f(x) = c + a \cdot e^{bx} \quad (29)$$

beschrieben werden, der lineare Teil entsprechend mit

$$f(x) = gx + h \quad (30)$$

Das osmotische Potential bei Wassersättigung Π_{WS} ergibt sich als Kehrwert des Schnittpunkts der Geraden mit der Ordinate:

$$\Pi_{WS} = \frac{1}{h} \quad [\text{MPa}] \quad (31)$$

Der Wert gibt Aufschluß über eine eventuell vorhandene osmotische Adaptation der Pflanze unter Wasserstreßbedingungen. Das osmotische Potential am Turgornullpunkt (Π_{TNP}) und der entsprechende relative Wassergehalt (RWC_{TNP}) markieren den Übergang vom linearen in den exponentiellen Schenkel der Kurve. Die Angaben können in Annäherung aus der entsprechenden Wertetabelle entnommen werden. Der Turgor berechnet sich aus der Differenz von exponentieller und linearer Gleichung für RWC -Werte oberhalb des Turgornullpunkts. Aus dem Verhältnis von Turgor und Abnahme des Wassergehalts ergibt sich auch der mittlere Elastizitätsmodul ε :

$$\varepsilon = \frac{\Delta P_T}{\Delta RWC} \cdot RWC_{TNP} \quad [\text{MPa}] \quad (32)$$

Er stellt ein Maß für die Elastizität der Gewebe dar. Eine Sklerotisierung der Zellwand, artspezifisch oder in Folge von Dürrestress, hätte eine Erhöhung des Wertes zur Folge.

Druck-Volumen-Kurven wurden zu vier verschiedenen Terminen während der Vegetationsperiode 2000 erstellt. Zu jedem Zeitpunkt wurden für jede Art sechs Kurven erstellt. Verwendet wurden Blätter der benachbart wachsenden Bäume *F4* und *A11*, die am Vorabend des Meßtages geerntet wurden und über Nacht in einer feuchten Kammer aufgesättigt wurden. Ein Wertepaar bestand aus dem aktuellen Wasserpotential (ermittelt mit der Scholander-Druckpumpe; s.a. Kap. 3.5.2) und dem Gewicht des Blattes. Der Wassergehalt ergab sich aus der Differenz zum Trockengewicht, das nach Abschluß der Messungen ermittelt wurde. Der Wasserverlust zwischen den einzelnen Wertepaaren wurde durch die Transpiration der Blätter an der Luft erzielt, die gegebenenfalls durch eine vorsichtige Bestrahlung des Blattes unterstützt wurde.

3.9 AKUSTISCHE EMPFINDLICHKEITSKURVEN

Gemäß der heute weitgehend akzeptierten Kohäsionstheorie des Wassertransports (DIXON 1914) verbindet ein durchgehender Wasserfaden die Orte der Transpiration in den Blättern mit den Aufnahmeorten des Wassers in den Wurzeln. Bedingt durch die Wasserabgabe der Blätter und die durch Leitungswiderstände im Stamm und Wurzel behinderte Nachfuhr aus dem Boden steht das Wasser in den Leitsystemen oft unter Spannung. Wird diese Spannung zu groß, kann es zur Kavitation der Gefäße kommen. Gemäß der air-seeding-Hypothese (ZIMMERMANN 1983), die durch zahlreiche Studien erhärtet werden konnte (CROMBIE ET AL. 1985, SPERRY UND TYREE 1988, 1990, SALLEO ET AL. 1992, SPERRY ET AL. 1996), wird bei dabei Luft aus einem benachbarten, bereits luftgefüllten Gefäß, über die Tüpfelporen in das noch wassergefüllte Gefäß hinübergezogen. Bis dahin wurde die Grenzfläche (Meniskus) durch die herrschenden Kapillarkräfte stabilisiert. Wie groß die herrschenden

Kräfte sind, hängt u.a. vom Durchmesser der Tüfporen ab und ist daher artspezifisch sehr unterschiedlich. Je größer der Porendurchmesser ist, desto weniger Kraft wird benötigt, um den Luftkeim in ein Nachbargesäß zu ziehen (SPERRY UND TYREE 1988, TYREE ET AL. 1994, SPERRY ET AL. 1996). Dort dehnt sich der Luftkeim aufgrund des dort herrschenden Unterdrucks rasch auf Gefäßlänge aus (Kavitation). Die zunächst wasserdampfgefüllte Blase nimmt dann allmählich im Austausch mit den Nachbargesäßen die Zusammensetzung der Luft an (Embolie). Das betroffene Gefäß kommt für die Wasserleitung somit nicht mehr in Frage, weswegen der mit Kavitation und Emboliebildung einhergehenden Reduktion der hydraulischen Leitfähigkeit in Trockenphasen eine besondere Bedeutung zukommt (PICKARD 1981, ZIMMERMANN 1983).

Der Schwellenwert des Wasserpotentials, der zur Vermeidung von Kavitation nicht unterschritten werden darf, ist artspezifisch. Er hängt vor allem vom Durchmesser der größten Tüfporen ab. Die Kräfte, die nötig sind, um den Meniskus einer kleinen Pore in das noch wasserführende Gefäß zu ziehen, sind deutlich höher als bei größeren Porendurchmessern. Weil die schlagartige Ausdehnung des Luftkeims nach dem Eindringen in das wasserführende Gefäß einen Schall erzeugt, d.h. eine akustische Emission von Energie zur Folge hat, wird der Einsatz von entsprechenden Meßverfahren möglich. Die Emission liegt vor allem im Ultraschall-Bereich. Da diese in der Umwelt selten vorkommt, kann die Messung relativ störungsfrei durchgeführt werden. Die Registrierung erfolgte mit dem Ultraschallaufnehmer Typ I15I (Bandpaßfilter 100 bis 300 kHz) in Verbindung mit einem 4615 Drought Stress Monitor (Physical Acoustics, Princeton NJ, USA, bezogen über Fischer-Pierce & Waldburg, Kieslegg i. Allgäu, Deutschland). Das Gerät wurde von TYREE UND SPERRY (1989) aus einem Modell für zerstörungsfreie Werkstoffprüfung entwickelt. Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Messungen erfolgten mit folgenden Einstellungen (DGZFP 1989, 1991, 1992, VOGT 1998):

60 db gain: Verstärkung des Signals. Der Bruch einer 0.5 mm 2H Bleistiftmine über dem Sensor verursacht genau ein Signal.

Fixed Threshold: Wird der Schwellenwert von 1 V (werksseitig festgelegt) überschritten, wird das Signal gezählt.

AE Counts: Die Anzahl der akustischen Ereignisse wird gezählt, unabhängig von deren Energiegehalt.

40 µs SCETO: (= Single-channel-event time-out Funktion) Ein weiteres Ereignis (Schwellenwertüberschreitung) wird erst nach dieser Zeitspanne registriert. Innerhalb dieses Zeitraums werden weitere Signale als Bestandteil des ersten Ereignisses betrachtet.

Das Meßintervall betrug 30 s. Die Ausgabe der Daten erfolgte minütlich als Angabe der kumulativen Ereignisse ab Beginn der Messungen.

Die Messung der Ultraschallsignale bei der Kavitation im Sproß wurde zur Erstellung von akustischen Empfindlichkeitskurven verwendet. Verwendet wurden abgeschnittene Äste von erwachsenen *Fraxinus*- und *Acer*-Exemplaren. Sie hatten einen Durchmesser von max. 10 cm bei einer Länge bis etwa 3.5 m. Sie wurden am Morgen vor Transpirationsbeginn geerntet und in einer Wanne unter Wasser nachgeschnitten. Während die Sensoren (1 Ultraschallaufnehmer, 2 Stammpsychrometer) installiert wurden, verblieb der Ast in der wassergefüllten Wanne, um den Beginn der Austrocknung zu verzögern. Die Installation der Stammpsychrometer erfolgte wie in Kap. 3.5.1 beschrieben. Auf Isolierungsmaßnahmen konnte jedoch verzichtet werden, da die Versuche in einem geschlossenen Raum stattfanden. Außerdem wurden anstelle eines CR7-Dataloggers Autosampler (Plant Water Status Instr., Guelph, Canada) als Steuerungseinheit und ein Squirrel 1250 (Grant Instruments Ltd., Cambridge, UK) als Datenspeicher verwendet. Ein Autosampler ist mit jeweils nur einem Stammpsychrometer verbunden und übernimmt neben der Steuerung der Meßprozedur auch die Standardisierung des Ergebnisses auf 25°C und die Fehlerkorrektur bezüglich des Temperaturgradienten zwischen Stamm und Kammer. Die Ausgabe der Daten erfolgt in Spannungswerten von 0 – 15 mV. Diese können direkt mit den Werten aus der Eichkurve in Wasserpotentialwerte umgerechnet werden. Um den Ultraschallaufnehmer zu installieren wurde das Rindengewebe so weit entfernt, daß der Sensorkopf plan auflag. Ein dünn aufgetragenes Silikongel sollte die störungsfreie Schallübertragung sicherstellen. Anschließend wurde der Sensor mit einem Spannband fixiert. Alle Sensoren wurden dicht beieinander (Abstand zwischen den Sensoren: ca 10 cm) in etwa 1 m Abstand zur Schnittfläche am Stamm angebracht.

4 Ergebnisse

4.1 HOLZANATOMIE

Das Holz von *Fraxinus* und *Acer* unterscheidet sich deutlich voneinander. Bei der ringporigen *Fraxinus* wurden mit Beginn der Vegetationsphase im Frühling zunächst eine Reihe von sehr weitlumigen Tracheen gebildet (Abb. 4.2a). Der Durchmesser erreichte im Mittel $232 \pm 51 \mu\text{m}$ ($n = 50$) bei einem Maximum von $316 \mu\text{m}$. Es fanden sich im Mittel 9.1 ± 1.3 ($n = 20$) Tracheen pro mm^2 . Für eine Anzahl von Jahrringen wurde die Tiefe dieser Zone bestimmt (Abb. 4.1). Die absolute Breite nahm dabei mit der Jahrringbreite zu, von wenigen zehntel Millimetern bis maximal 1.5 mm. Dabei sank ihr Anteil am Gesamtjahrring

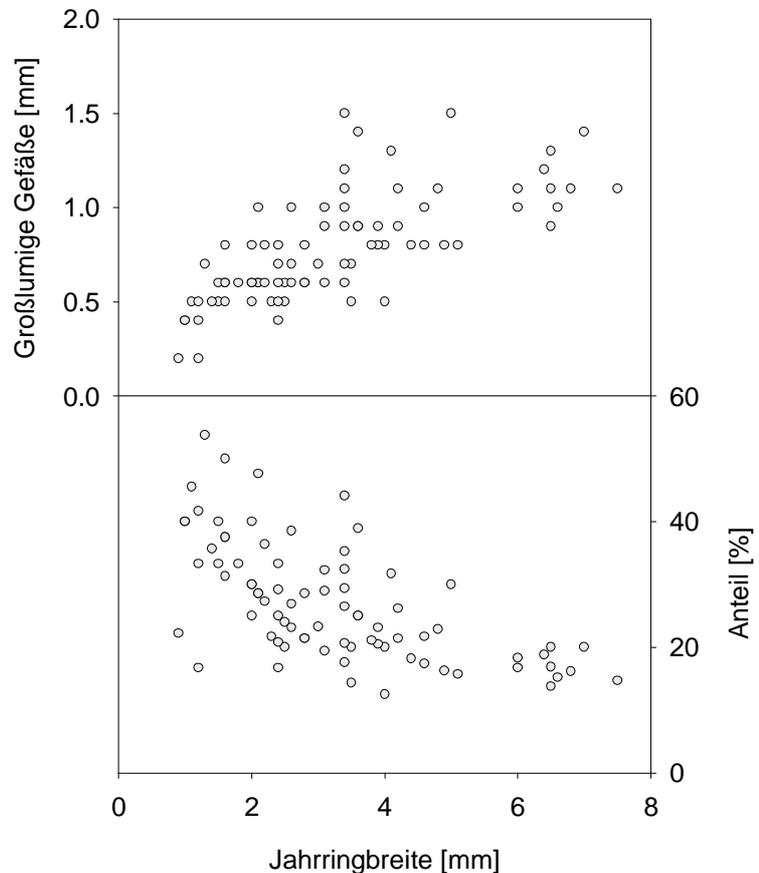


Abb. 4.1: Tiefe der großlumigen Frühjahrsgefäße bei *Fraxinus excelsior* und ihr Anteil am Jahrring in Relation zur Jahrringbreite ($n = 80$).

allerdings von bis zu 55 % in schmalen Jahrringen auf unter 20 % in breiten Jahrringen. Im später gebildeten Xylemgewebe kamen ebenfalls Tracheen vor. Sie erreichten dort eine mittlere Dichte von $12.5 \pm 1.6 \text{ mm}^{-2}$ ($n = 20$), jedoch nur einen mittleren Durchmesser von $21.9 \pm 6.4 \mu\text{m}$ ($n = 50$). Bei der Größe der sie umgebenden Tracheiden konnte kein Unterschied zwischen Früh- und Spätholz festgestellt werden. Lediglich Zellen, die dicht an der Jahrringgrenze und somit zum Ende der Vegetationsperiode bzw. während der unbelaubten Phase gebildet worden waren, wiesen einen etwas geringeren Durchmesser auf. Tracheiden erreichten bei der Esche einen mittleren Durchmesser von $13.0 \pm 4.0 \mu\text{m}$ ($n = 50$). Ihre Dichte lag mit $3947 \pm 328 \text{ mm}^{-2}$ ($n = 20$) im Mittel sehr hoch. Beim zerstreutporigen *Acer* konnte kein Unterschied zwischen dem Früh- und dem Spätholz eines Jahrrings beobachtet werden (Abb. 4.2b). Lediglich die Jahrringgrenze fiel wie bei der Esche durch englumigere Tracheiden und fehlender Gefäße auf. Tracheen wurden gleichmäßig über die Vegetationsperiode

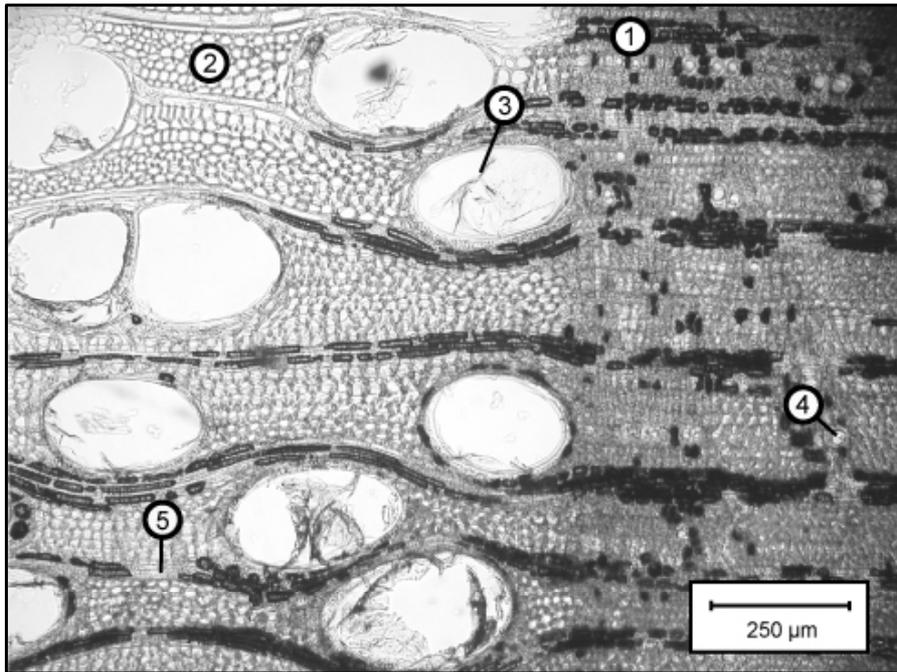


Abb. 4.2a: Xylemquerschnitt von *F. excelsior* (ca. 50-fache Vergrößerung).

- 1: Jahrringgrenze
- 2: Tracheidales Gewebe
- 3: Frühjahrsgefäß
- 4: Spätholzgefäß
- 5: Markstrahl

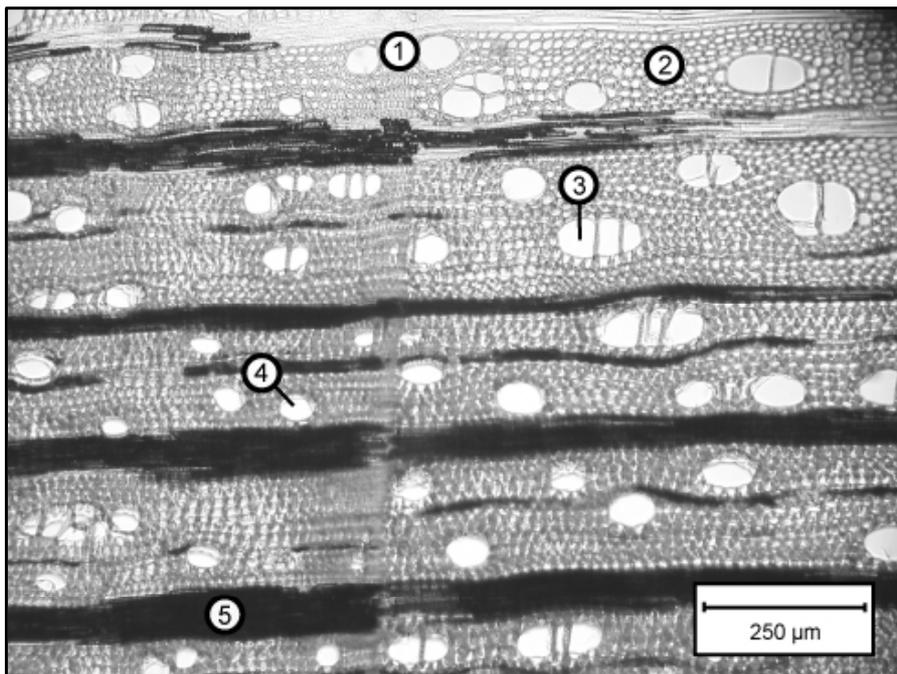


Abb. 4.2b: Xylemquerschnitt von *A. pseudoplatanus* (ca. 50-fache Vergrößerung).

hinweg gebildet. Sie erreichten eine mittlere Dichte von $25.5 \pm 3.5 \text{ mm}^{-2}$ ($n = 20$) bei einem Durchmesser von $72.2 \pm 18.1 \text{ µm}$ ($n = 50$). Im Maximum wurde ein Durchmesser von 104 µm gemessen. Das Lumen der Tracheiden war etwas geringer als bei der Esche. Der Wert lag im Mittel bei $11.9 \pm 3.6 \text{ µm}$ ($n = 50$). Da zugleich auch die mittlere Dichte mit $3774 \pm 258 \text{ mm}^{-2}$ ($n = 20$) niedriger lag als bei *Fraxinus*, muß von einem höheren Anteil der Zellwände an der Gesamtfläche ausgegangen werden. Rechnerisch nahm beim Bergahorn das Lumen auf einer mit einer Tracheiden besetzten Fläche einen Anteil von 42 % ein, während der Wert bei der Esche um etwa 10 % höher lag.

Die Analyse der an den untersuchten Bäumen entnommenen Holzbohrkerne ergab, daß die Jahrringbreiten in den zurückliegenden zehn Jahren starken Schwankungen unterworfen waren (Abb. 4.3). Im Meßzeitraum 1999 – 2001 lagen die jährlichen Zuwächse bei *Fraxinus* und *Acer* leicht über dem zehnjährigen Mittel (Abb. 4.3b). Die mittleren absoluten Jahrringbreiten lagen bei der Esche zwischen 4.3 – 4.6 mm, beim Bergahorn zwischen 3.0 – 3.1 mm (Abb. 4.3a). Es fällt auf, daß die mittleren absoluten Jahrringbreiten bei *Acer* über den gesamten betrachteten Zeitraum deutlich niedriger lagen als bei *Fraxinus*. Auch die Schwankungsbreite der Werte war geringer. Wie an den hohen

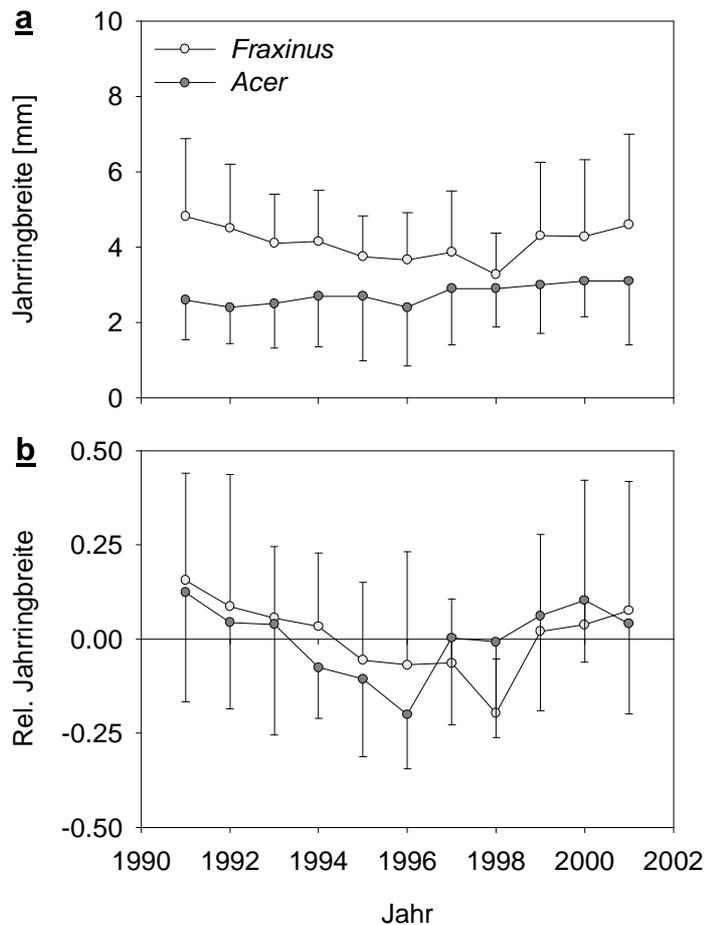


Abb. 4.3a: Mittelwerte der absoluten Jahrringbreite der untersuchten Bäume von 1991–2001. **b:** Relative Jahrringbreite, bezogen auf den baumspezifischen Mittelwert über den betrachteten Zeitraum.

Standardabweichungen erkennbar, war die Streubreite der Werte aufgrund der individuellen Unterschiede bei beiden Arten jedoch beträchtlich. Von 1995 bis 1998 lagen die Zuwächse bei der Esche unter dem Durchschnitt, beim Bergahorn in den Jahren 1994 –1996. Zu Beginn der neunziger Jahre zeigten beide Arten über dem Durchschnitt liegende Werte.

Neben der Jahrringbreite wurde auch die Dicke der Rindenschicht und, nach vorhergehender Färbung, die Tiefe des saftflußleitenden Gewebes bestimmt. Im Vergleich mit dem Bergahorn wies die Esche eine etwas dickere Borke auf (Abb. 4.4a). Die Werte streuten in einem Bereich von 3.7 – 8.2 mm, gegenüber 2.5 – 7.0 mm bei *Acer*. In Bezug auf den Stammradius war die Beziehung bei beiden Arten linear. Aber nur beim Bergahorn wurde aufgrund der geringeren Streuung auch ein akzeptabler r^2 -Wert erzielt.

Bei der Bestimmung des saftflußleitenden Gewebes traten erwartungsgemäß die Unterschiede im Holztyp zwischen beiden Arten deutlich zu Tage. So erreichten die gefärbten Gefäße beim zerstreutporigen *Acer* eine Tiefe von 28.8 – 60.6 mm. Dabei zeigten die jüngeren drei bis vier Jahrringe die intensivste Färbung. Bei älteren Jahrringen wurde ebenfalls noch ein hoher Anteil der Gefäße angefärbt. Die Grenze des saftflußleitenden Bereiches wurde dann durch eine deutliche Abnahme der Färbung markiert, jenseits welcher nur noch einzelne leitende Gefäße gefunden wurden. Bei der ringporigen Esche wurde praktisch nur der aktuelle Jahrring leitend gefunden. Die Färbung in diesem Bereich war durchgängig intensiv und schwankte gemäß der Jahrringbreite zwischen 0.9 mm und 8 mm. Nur für die Esche konnte eine schwache lineare Beziehung zwischen der Tiefe des saftflußleitenden Gewebes und dem Stammradius ermittelt werden (Abb. 4.4b). Beim Bergahorn ist diese weitgehend unabhängig von der Größe des Baumes. Trägt man jedoch die entsprechenden Flächen

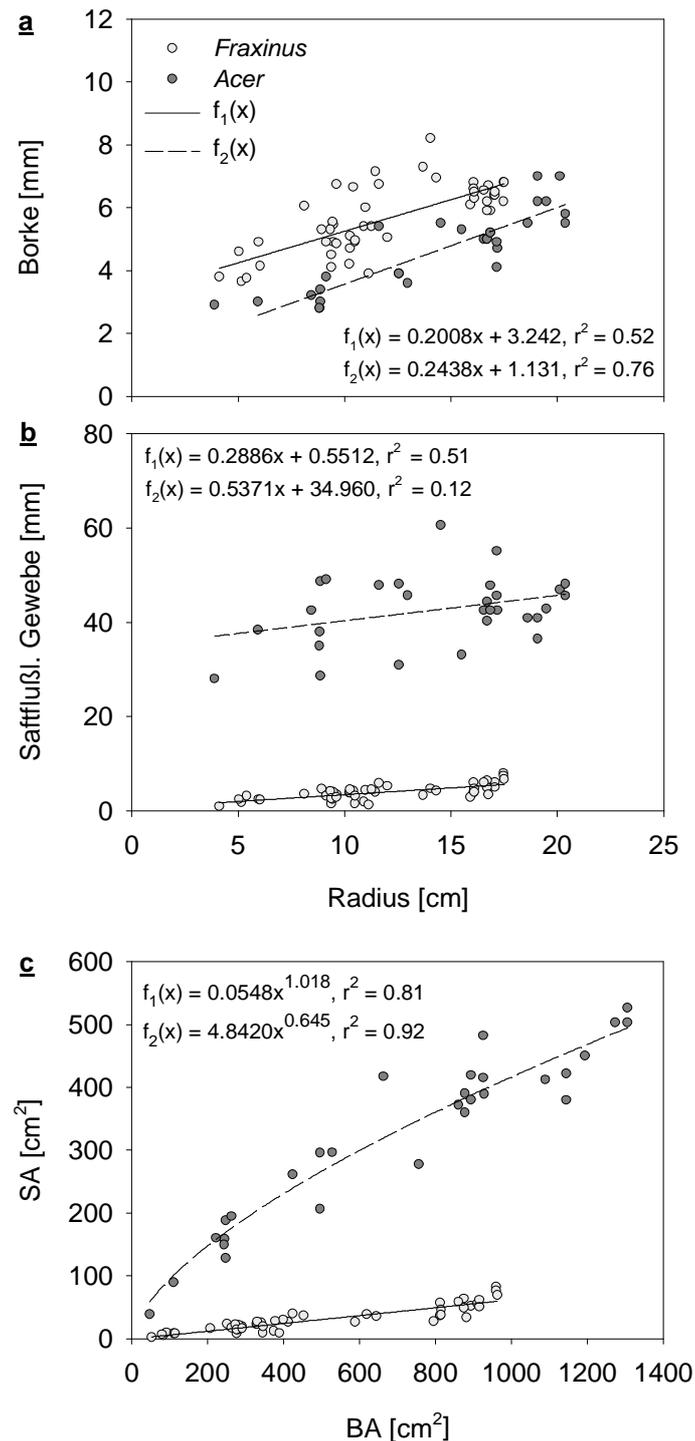


Abb. 4.4: Dicke der Rindenschicht (a) und Tiefe des saftflußleitenden Gewebes (b) von *Fraxinus* und *Acer* in Bezug zum Stammradius. c: Saftflußleitende Fläche (SA) in Bezug zur Basalfläche (BA). *Acer*: $N = 29$, *Fraxinus*: $N = 49$.

(SA bzw. BA) gegeneinander auf, so ergibt sich bei beiden Arten eine starke Relation, die sich mit einer exponentiellen Funktion beschreiben läßt (Abb. 4.4c).

Für einige der untersuchten Bäume wurden Bohrkerne entnommen, die bis in das Kernholz reichten. An der Anzahl der Jahrringe konnte das genaue Alter dieser Bäume ermittelt werden. So wurde im Jahr 1999 das Alter von *A4*, *A6* und *A8* mit 39, 38 und 42 Jahren bestimmt. *F10* hatte zu diesem Zeitpunkt ein Alter von 38 Jahren, *F5* und *F2* waren mit 34 bzw. 26 Jahren etwas jünger.

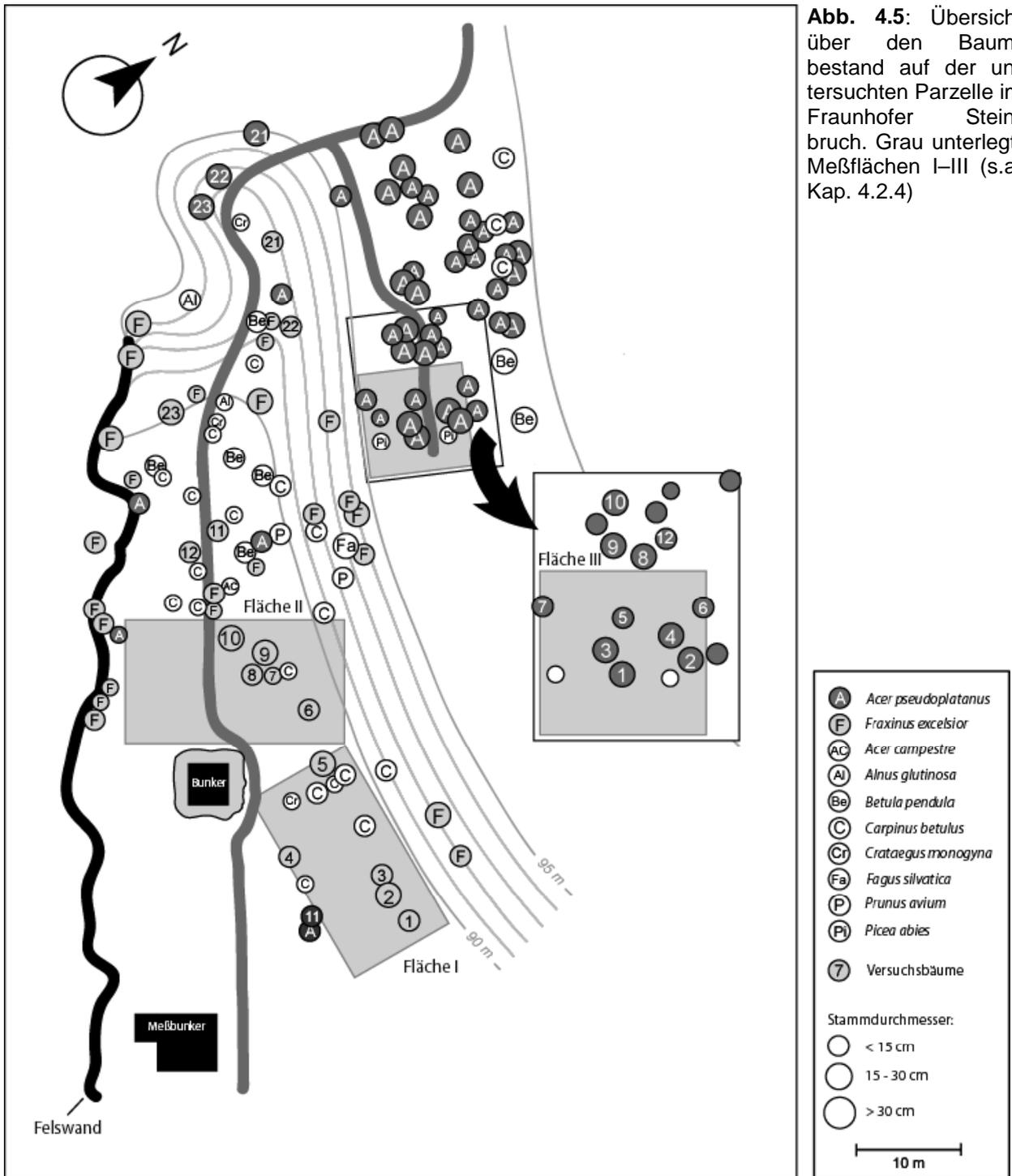
Aus den Ergebnissen wurde für einen Modellbaum jeder Art mit einem Stammradius von 0.15 m die theoretische hydraulische Leitfähigkeit G des saftflußleitenden Gewebes berechnet. Bei der Esche würde der hydroaktive Teil des Xylems gemäß der Gleichung in Abb. 4.4b eine Tiefe von 4.9 mm erreichen, wobei der Anteil der weitlumigen Gefäße etwa 20 % betragen würde (Abb. 4.1). Bei *Acer* läge der Wert bei 43.2 mm. Berücksichtigt man auch die unterschiedliche Dicke der Borke (Gleichungen in Abb. 4.4a), so ergibt sich bei einer identischen BA von 707 cm² eine SA von 43.3 cm² (*Fraxinus*) gegenüber 336.0 cm² (*Acer*). Davon nimmt das Frühholz mit den großlumigen Tracheen bei der Esche lediglich eine Fläche von 8.5 cm² ein. Berücksichtigt man nun den unterschiedlichen mittleren Durchmesser und die unterschiedliche Verteilung von Gefäßen und Tracheiden bei *Fraxinus* und *Acer* (bei *Fraxinus* zusätzlich auch die Unterschiede im Früh- und Spätholz), so ergibt sich für die Esche ein Wert für G von $0.557 \cdot 10^{-3} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ gegenüber $0.623 \cdot 10^{-3} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ beim Bergahorn. Betrachtet man ausschließlich die großlumigen Frühjahrsgefäße bei der Esche im Vergleich mit den Tracheen des Bergahorns, so liegen die Werte mit $0.546 \cdot 10^{-3} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ bzw. $0.567 \cdot 10^{-3} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ nahezu gleich auf. Für *Fraxinus* bedeuten diese theoretischen Erwägungen, daß weder die englumigeren Spätholztracheen noch die Tracheiden viel zur gesamten hydraulischen Leitfähigkeit beitragen. Ihr Anteil an G liegt bei 0.04 % bzw. 0.25 %, während bei *Acer* die Tracheiden aufgrund der sehr viel größeren SA immerhin fast 9 % zur gesamten hydraulischen Leitfähigkeit beitragen.

4.2 BESTANDESSTRUKTUR

4.2.1 Übersicht

Die untersuchte Fläche befand sich am nordwestlichen Rand des Fraunhofer Steinbruchs (Abb. 4.5). Sie wurde im Südwesten von der Felsterrasse der ersten Berme begrenzt (Anstieg: ca. 8 m ü. G.). Die Fläche unterhalb der Felswand wurde von einer in Nordwest-Südost-Richtung laufenden ehemaligen Bahntrasse begrenzt. Diese lag etwa 5 m höher als die Grundfläche und hatte eine Breite von ca. 15 m. Im Osten und Südosten ging der Eschen-Ahorn-Schluchtwald in die *Crataegus*-Gesellschaft über, die auf der Zentralfläche des Steinbruchs dominierte.

Bei dem untersuchten Bestand handelte es sich um ein artenreiches Fraxino-Aceretum, in dem neben den dominierenden Baumarten *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* auch Hainbuche (*Carpinus*



betulus L.), Hängebirke (*Betula pendula* Roth) und Vogelkirsche (*Cerasus avium* (L.) Moench) vorkamen (Abb. 4.5). Mit Ausnahme von *Carpinus* und *Betula*, die häufig vertreten waren und im Fall der Hainbuche ein zweites Kronendach unterhalb der überstehenden *Fraxinus*- und *Acer*-Bäume bildeten, kamen die anderen Arten nur in wenigen Exemplaren vor, im Fall von *Fagus sylvatica* L. oder

Acer campestre L. sogar nur mit je einem. Die zwei vorhandenen Individuen von *Picea abies* (L.) Karst. wurden vermutlich gepflanzt.

Tab. 4.1: Dichte, mittlere Distanz (*D*) und Basalfläche (*BA*) der auf den beiden Teilflächen vorkommenden Baumarten.

	Acer-Fläche			Fraxinus-Fläche		
	Dichte [ha ⁻¹]	D [m]	BA [m ²]	Dichte [ha ⁻¹]	D [m]	BA [m ²]
Gesamtbestand	813	3.5	47.52	582	4.1	19.04
<i>A. campestre</i>	-	-	-	8	35.4	0.16
<i>A. pseudoplatanus</i>	703	3.8	43.07	47	14.6	1.37
<i>A. glutinosa</i>	-	-	-	8	35.4	0.58
<i>B. pendula</i>	31	18.0	2.44	47	14.6	1.57
<i>C. betulus</i>	47	14.6	1.79	147	8.2	2.77
<i>C. avium</i>	-	-	-	16	25.0	0.33
<i>C. monogyna</i>	-	-	-	16	25.0	0.09
<i>F. silvatica</i>	-	-	-	8	35.4	0.69
<i>F. excelsior</i>	-	-	-	291	5.9	11.48
<i>P. abies</i>	31	18.0	0.22	-	-	-

Der Bestand ließ sich in zwei Teile gliedern. Auf der Fläche am Fuß der Berme und auch auf dem Anstieg zur ehemaligen Bahntrasse dominierte die Esche in einem artenreichen Mischwald (*Fraxinus*-Fläche, Grundfläche: ca. 1270 m²). Die Dichte betrug 582 Bäume pro Hektar, woraus sich eine mittlere Distanz zwischen den Individuen von 4.1 m ergab (Tab. 4.1). Auf *Fraxinus* entfielen dabei 291 Bäume pro Hektar, was einem Anteil von 50 % entsprach, gefolgt von *Carpinus* mit 147 Exemplaren (25 %). Der Bergahorn kam dort nur in wenigen Exemplaren vor. Auf der Bahntrasse jedoch bildete er einen fast monotypischen Bestand, der Hallenwaldcharakter aufwies (*Acer*-Fläche, Grundfläche: ca. 640 m²). Die Bestandesdichte war mit 813 Bäumen pro Hektar wesentlich höher als auf der Eschenfläche (Tab. 4.1). Die Gesamtbasalfläche aller vorkommenden Baumarten lag mit 47.5 m² ha⁻¹ etwa 2.5-fach höher als auf der *Fraxinus*-Fläche (19 m² ha⁻¹). Der prozentuale Anteil von *A. pseudoplatanus* an der Bestandesdichte betrug 86 %, in Bezug auf die Basalfläche wurden sogar 91 % erreicht.

Der Unterwuchs auf den Teilflächen unterschied sich ebenfalls deutlich voneinander. Während im Ahornunterstand jungwüchsige Eschen mit einer Stammhöhe bis etwa 3 m Höhe einen dichten Bestand bildeten, war der Unterwuchs im Eschenunterstand sehr licht und bestand aus dem Jungwuchs der

verschiedenen vorkommenden Baumarten mit Stammhöhen bis etwa 1 m. Die Krautschicht auf der Ahornfläche war gering entwickelt und wurde dominiert von *Geum urbanum* L. und *Circea lutetiana* L. Im Eschenunterstand hingegen dominierte *Mercurialis perennis* L. mit zum Teil großflächigen Beständen.

4.2.2 Untersuchte Bäume

Die für die Xylemsaftflußmessungen ausgewählten *Acer*-Bäume A1 – A10 sowie A12 standen auf der Ahornteilfläche, A11 hingegen am Rand der Eschenfläche (Abb. 4.5). Die im Jahr 2001 näher untersuchten Bäume A21 – A23 wuchsen im westlichen Teil des Bestandes am Ausgang zur Ahornfläche. Der Stammdurchmesser der untersuchten Bäume reichte von 16.9 cm DBH (A7) bis 43.1 cm DBH (A23) bei einem Mittelwert von 32.0 ± 8.1 cm DBH (Tab. 4.2).

Die ausgewählten *Fraxinus*-Individuen F1 – F12 standen auf der Eschenteilfläche, die Bäume F21 – F23 hingegen wuchsen benachbart zu A21 – A23 am Ausgang zur Ahornfläche (Abb. 4.5). Ihr

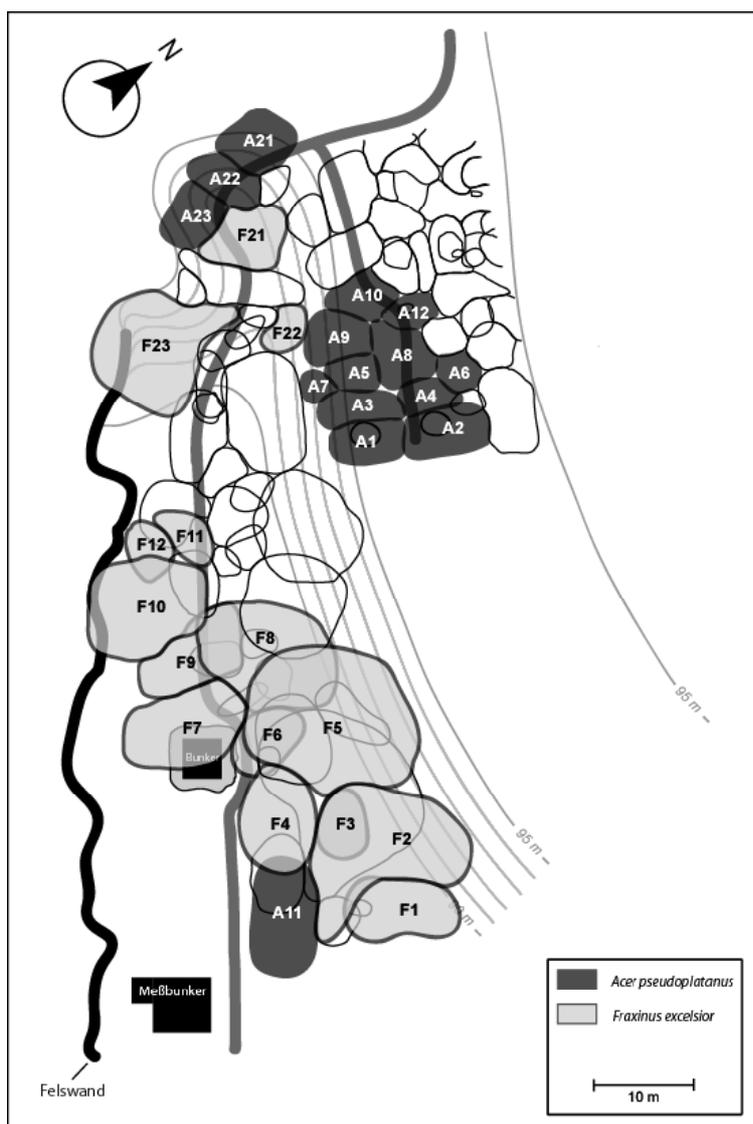


Abb. 4.6: Kronenprojektionsflächen des Baumbestandes auf der untersuchten Fläche im Fraunhofer Steinbruch. Grau unterlegt: Untersuchte Bäume (A1 – A23, F1 – F23).

Tab. 4.2: Stammdurchmesser (*DBH*), Basalfläche (*BA*), Kronenprojektionsfläche (*CPA*) und Blattfläche (*LA*) der ausgewählten Bäume (*A1 – A23*, *F1 – F23*).

Baum	DBH [cm]	BA [cm ²]	CPA [m ²]	LA [m ²]		
				1999	2000	2001
<i>A1</i>	33.1	861	32.1	157	150	169
<i>A2</i>	40.3	1273	42.7	209	199	224
<i>A3</i>	37.2	1089	28.3	139	132	149
<i>A4</i>	33.4	877	17.9	88	84	94
<i>A5</i>	17.7	245	18.1	89	84	95
<i>A6</i>	25.1	497	15.4	76	72	81
<i>A7</i>	16.9	224	9.7	48	45	51
<i>A8</i>	34.4	928	35.4	173	165	186
<i>A9</i>	31.0	756	32.8	161	153	172
<i>A10</i>	39.0	1194	26.6	130	124	140
<i>A11</i>	29.1	663	67.3	330	314	353
<i>A12</i>	23.2	424	15.8	85	81	91
<i>A21</i>	36.3	1034	31.7			166
<i>A22</i>	39.6	1233	24.9			131
<i>A23</i>	43.1	1461	28.1			147
<i>F1</i>	18.1	257	59.7	224	227	160
<i>F2</i>	32.1	807	155.4	584	590	417
<i>F3</i>	17.8	249	28.4	107	108	76
<i>F4</i>	20.7	338	67.5	254	257	181
<i>F5</i>	32.2	813	204.7	770	778	550
<i>F6</i>	18.8	279	35.6	134	135	96
<i>F7</i>	19.2	289	84.9	319	323	228
<i>F8</i>	32.4	824	124.7	469	474	335
<i>F9</i>	31.6	782	60.7	228	231	163
<i>F10</i>	31.2	766	103.3	388	392	277
<i>F11</i>	18.2	261	21.2	80	80	57
<i>F12</i>	21.7	371	21.4	80	81	57
<i>F21</i>	34.1	911	40.6	153	154	109
<i>F22</i>	24.2	460	15.1	57	57	40
<i>F23</i>	36.3	1034	110.9	417	421	298

Stammdurchmesser reichte von 17.8 cm *DBH* (*F3*) bis 36.3 cm *DBH* (*F23*) bei einem Mittelwert von 25.9 ± 7.0 cm *DBH* (Tab. 4.2).

Trotz des geringeren Stammdurchmessers wiesen die Eschen deutlich höhere Kronenprojektionsflächen auf als die Bergahorn-Bäume (Abb. 4.6, Tab. 4.2). Sie lagen (bei großen Unterschieden zwischen den untersuchten Individuen) im Mittel bei 76 ± 55 m². *F22* wies mit 15 m² die kleinste *CPA* auf. Die größten Kronenprojektionsflächen erreichten *F5* (205 m²), *F2* (155 m²) und *F8* (125 m²). Die *Acer*-Individuen erreichten *CPA*-Werte zwischen 9.7 m² (*A7*) und 67 m² (*A11*). Der Mittelwert lag bei 29 ± 14 m². *A11* stellte jedoch aufgrund seines Standorts am Rand der Eschenfläche eine Ausnahme dar. Von den anderen untersuchten Individuen erreichte *A2* die höchste *CPA*. Diese deutlichen Unterschiede in der Kronenstruktur zwischen den beiden Arten waren vermutlich auf die unterschiedlichen Standorte zurückzuführen. Während der Bergahorn an seinem Standort im Bestandesinnern ein kleinräumiges Mosaik eng aneinandergrenzender Kronenräume ausbildete, formten die Eschen den Rand des Waldes, denn die nach Süden an den Bestand angrenzende erste Berme wurde nur von niedrigen *Crataegus*-Sträuchern und einigen wenigen Birken bewachsen. Eine solche Lage begünstigte bei *Fraxinus*, vermutlich aufgrund des höheren Lichtgenusses, die Ausbildung ausladender, sich zum Teil durchdringender und überlappender Kronenräume.

Obwohl der *LAI* für die Esche über die gesamte Meßperiode deutlich niedriger lag als der *LAI* für den Bergahorn, ergaben sich aufgrund der wesentlich größeren Kronenprojektionsflächen auch höhere Blattflächen für die untersuchten Eschen im Vergleich zum Bergahorn (Tab. 4.2). Die Werte lagen zwischen 40 – 57 m² (*F22*) und 550 – 770 m² (*F5*) im Vergleich zu 45 – 51 m² (*A7*) und 199 – 242 m² (*A2*). *A11* erreichte in der Randstandslage 314 – 353 m². Der Mittelwert für alle untersuchten Eschen über den Meßzeitraum lag bei 258 ± 190 m² (Bergahorn: 142 ± 72 m²).

4.2.3 Blattflächen

Es wurden folgende Blattflächen-Trockengewichtsrelationen ermittelt ($n = 50$ Blätter): 90.4 ± 11.1 g m⁻² (*A. pseudoplatanus*), 64.9 ± 8.4 g m⁻² (*F. excelsior*), 54.0 ± 7.9 g m⁻² (*C. betulus*), 78.7 ± 9.2 g m⁻² (*B. pendula*), 41.65 ± 5.6 g m⁻² (*A. campestre*). Von allen anderen vorkommenden Laubbaumarten wurden ebenfalls vereinzelt Blätter in den Laubfangnetzen gefunden. Die Mengen waren jedoch vernachlässigbar gering. Im Fall des Feldahorns war die aufgefangene Laubmenge jedoch so groß, daß die Art in die Berechnungen zum *LAI* aufgenommen wurde, obgleich sie mit nur einem Exemplar im Bestand vertreten war.

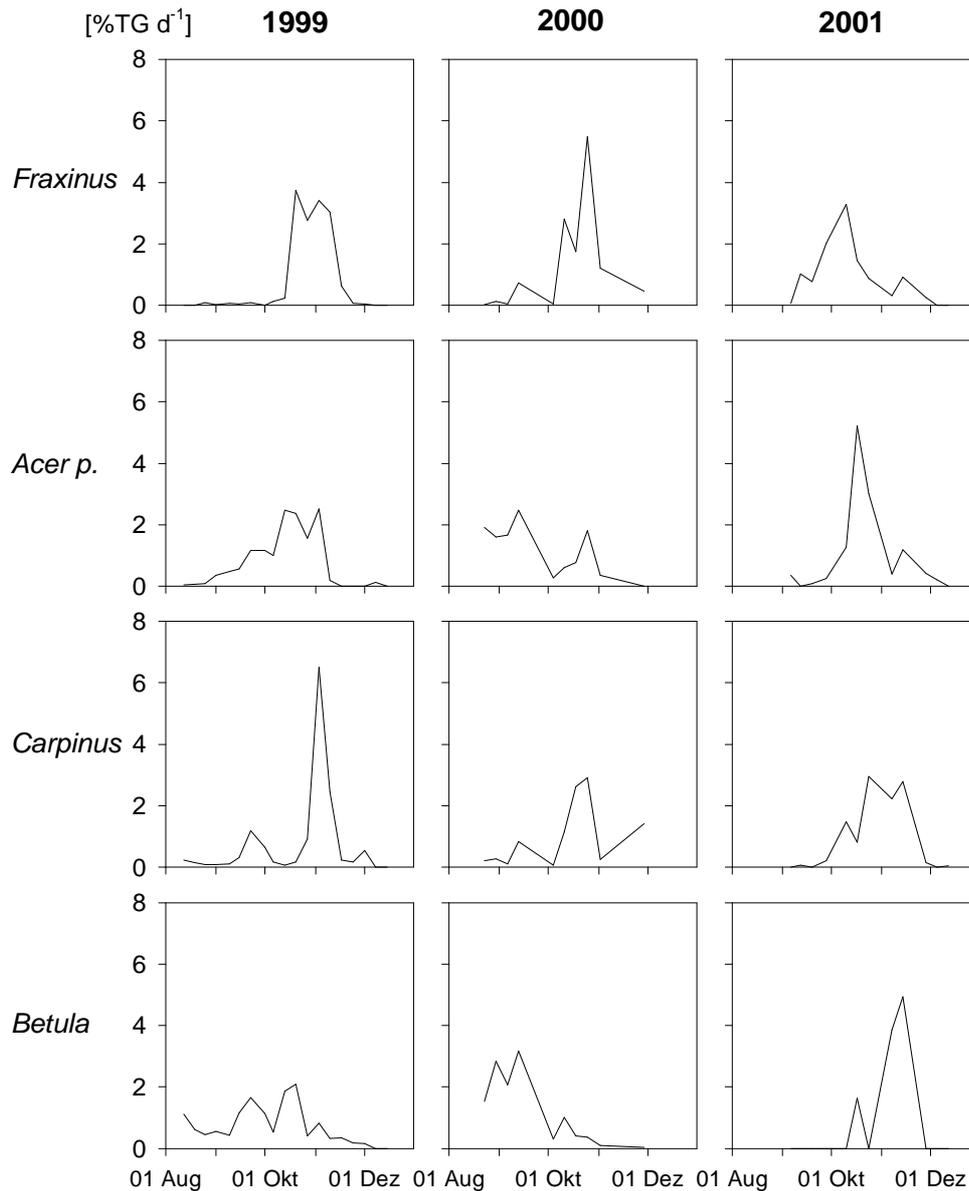


Abb. 4.7: Menge des in Netz II aufgefangenen Laubs in den Jahren 1999 – 2001 für die vier am häufigsten vorkommenden Baumarten. [%TG d⁻¹] = auf das Trockengewicht der Gesamtlaubmenge pro Jahr der betreffenden Art bezogener täglicher Anteil.

Abb. 4.7 zeigt den zeitlichen Verlauf des Laubfalls für die vier häufigsten Baumarten während der Meßperiode am Beispiel von Netz II. Das Maximum des Laubabwurfs fiel bei den meisten Artenerwartungsgemäß in die Zeit von Anfang Oktober bis Ende November. In der Spitze wurden bis zu 6.5 % der Gesamttrockenmasse pro Tag abgeworfen (Abb. 4.7: *Carpinus* 1999). Bei *B. pendula* und *A. pseudoplatanus* konnte jedoch beobachtet werden, daß in den Jahren 1999 und 2000 beträchtliche Laubmengen bereits von Mitte August bis Ende September abgeworfen wurden. Bei der Birke wurde im Jahr 2000 sogar der weitaus größte Teil des Laubes in diesem Zeitraum abgeworfen. Im Jahr 2001

Tab. 4.3: In den Laubfangnetzen I - III aufgefangene Laubmenge der häufigsten Baumarten und der daraus berechnete Blattflächenindex (LAI) über den Meßzeitraum.

		Laubmenge [g TG]			LAI		
		I	II	III	I	II	III
1999	<i>F. excelsior</i>	268.3	221.8	53.4	4.13	3.42	0.82
	<i>A. pseudoplatanus</i>	28.6	200.7	442.7	0.32	2.22	4.90
	<i>C. betulus</i>	40.1	77.7	6.8	0.74	1.44	0.13
	<i>B. pendula</i>	3.6	52.4	24.9	0.05	0.71	0.34
	<i>A. campestre</i>	25.6	36.3	0.30	0.61	0.87	0.01
	gesamt:	366.3	588.9	528.0	5.86	8.65	6.19
2000	<i>F. excelsior</i>	313.9	180.0	44.1	4.83	2.77	0.68
	<i>A. pseudoplatanus</i>	22.1	191.8	421.4	0.24	2.12	4.66
	<i>C. betulus</i>	52.9	48.0	10.1	0.98	0.89	0.19
	<i>B. pendula</i>	1.1	72.9	38.6	0.01	0.99	0.52
	<i>A. campestre</i>	26.9	12.4	0.1	0.65	0.30	0.00
	gesamt:	416.9	505.1	514.3	6.71	7.07	6.05
2001	<i>F. excelsior</i>	263.2	85.9	6.1	4.05	1.32	0.09
	<i>A. pseudoplatanus</i>	27.8	196.7	474.4	0.31	2.18	5.25
	<i>C. betulus</i>	63.6	49.3	8.2	1.18	0.91	0.15
	<i>B. pendula</i>	1.1	22.6	3.9	0.01	0.31	0.05
	<i>A. campestre</i>	23.6	42.32	0.8	0.57	1.02	0.02
	gesamt:	379.4	396.9	493.3	6.12	5.73	5.56

begannen die Messungen erst Anfang September, aber die bis Anfang Oktober aufgefangene Laubmenge war für die untersuchten Arten mit Ausnahme von *Fraxinus* gering.

Die Artenzusammensetzung in der Umgebung der Laubfangnetze spiegelte sich in der aufgefangenen Laubmenge wieder (Tab. 4.3). So wurde in Netz I im wesentlichen das Laub von *Fraxinus* gefunden. Das Netz war am Rand der Eschenfläche aufgestellt. In Netz III auf der Ahornfläche hingegen fand sich vorwiegend das Laub von *A. pseudoplatanus*. Im Mengenverhältnis von Netz II spiegelt sich am deutlichsten der Mischwaldcharakter der Eschenfläche wieder. Der hohe Anteil von Bergahorn, der auf dieser Teilfläche nur mit wenigen Individuen vertreten war, läßt sich vermutlich auf das in direkter Nachbarschaft stehende Exemplar zurückführen. Die im Jahr 1999 in diesem Netz aufgefangene Gesamtmenge von 589 g entspricht einer Blattbiomasse 5890 kg ha⁻¹ und war der höchste gefundene Wert. Während die aufgefangenen Mengen in Netz III ebenfalls sehr hoch waren, wurden in Netz I in allen Meßjahren die geringsten Mengen aufgefangen (3660 – 4170 kg ha⁻¹). Im Jahr 2001 lagen die

Werte von allen drei Netzen deutlich niedriger als in den Vorjahren. In Netz III auf der Ahornfläche war dieser Rückgang jedoch ausschließlich auf die im Vergleich zu den Vorjahren geringeren Mengen von *Fraxinus* und *Betula* zurückzuführen. Die Menge der Ahornblätter stieg dagegen sogar. Mit den aufgefangenen Laubmengen schwankte auch der errechnete LAI. Für die auf diesem Wert basierenden Berechnungen der Blattfläche der untersuchten Bäume wurden die Daten von Netz I und Netz II zusammengezogen und ein einheitlicher Wert für die Eschenfläche berechnet. Für die drei Meßjahre ergab sich für diese Teilfläche ein Gesamt-LAI von 7.3 (1999), 6.9 (2000) und 5.9 (2001). Der LAI von *Fraxinus* lag bei 3.8 (1999), 3.8 (2000) und 2.7 (2001). Für die Blattflächenberechnungen von *Acer* wurden die LAI-Werte basierend auf den Daten von Netz III verwendet: 4.9 (1999), 4.7 (2000) und 5.25 (2001).

4.2.4 Meßflächen

Um einen Grundflächenbezug der ermittelten Transpirationsdaten zu ermöglichen, wurden drei Meßflächen ausgewiesen, auf denen ein Teil der untersuchten Bäume stockte (Abb 1.1): F1 – F5 (Fläche I), F6 – F10 (Fläche II), A1 – A7 (Fläche III).

Tab. 4.4: Größe der Meßflächen I – III und die Basalflächen der vorkommenden Baumarten.

	Meßflächen		
	I	II	III
Grundfläche [m ²]	214.64	256.12	100.90
Basalfläche [m ² ha ⁻¹]			
<i>A. pseudoplatanus</i>	-	-	43.07
<i>C. betulus</i>	6.08	0.69	
<i>C. monogyna</i>	0.21	-	-
<i>F. excelsior</i>	11.48	11.48	-
<i>P. abies</i>	-	-	1.40
<u>gesamt:</u>	17.77	12.17	44.47

Die Flächengröße wurde so gewählt, daß die Summe der Basalflächen der betreffenden Eschen- bzw. Ahornbäume auf den Meßflächen dem Wert für den Gesamtbestand auf der jeweiligen Teilfläche entsprach (Tab. 4.4, vgl. a. Tab. 4.1).

4.3 KLIMATOLOGIE

4.3.1 Freifläche

Der jahreszeitliche Verlauf von Temperatur, Globalstrahlung, *VPD* und Niederschlag ist in den Abb. 4.8 - Abb. 4.10 für die jeweiligen Meßjahre dargestellt. Tab. 4.5 gibt eine Übersicht der Parameter über den gesamten Meßzeitraum.

Die aus den Meßdaten berechnete Jahresmitteltemperatur lag im Jahr 1999 bei 10.1 °C (Tab. 4.5). Mittelwerte unter dem Gefrierpunkt traten an je 9 Tagen in der ersten und zweiten Jahreshälfte auf (Abb. 4.8). Sie lagen im Januar und Februar sowie im November und Dezember. Der niedrigste Wert wurde am 13 Feb 99 mit -13.2 °C gemessen. Das erste Frostereignis nach der Vegetationsperiode trat am 21 Okt auf. Die höchsten Temperaturmittel wurden im Juli und August mit 18.6 °C bzw. 17.1 °C verzeichnet (Tab. 4.5). Am 01 Aug wurde mit 31.1 °C das Jahresmaximum gemessen. Der Wert fiel in eine etwa zweiwöchige Phase mit hohen Tagesmaxima und Tagesmitteltemperaturen von über 20°C. In diesem Zeitraum wurden auch die höchsten Strahlungssummen (04 Aug: 21.8 MJ m⁻²) und das Jahresmaximum des *VPD* gemessen (01 Aug: 3.41 kPa). Der Niederschlag blieb in dieser Zeit weitgehend aus. Eine Besonderheit in diesem Jahr war eine zweite trocken-warme Phase von Anfang bis Mitte September mit Tagestemperaturen bis 28.3 °C (12 Sep) und geringen Niederschlagsmengen. Dies drückte sich auch in einer gegenüber den Folgejahren hohen Mitteltemperatur für September von 16.0 °C aus.

Im Gegensatz dazu verliefen das Temperatur- und Feuchteregime im Jahr 2000 gleichförmiger (Abb. 4.9). Besonders die Sommermonate Juli und August fielen durch relativ niedrige Tagesmitteltemperaturen zwischen 15 – 20 °C auf. Die Maximalwerte lagen selten oberhalb von 25 °C. Die Niederschlagsmenge war mit 173 mm im Juli und 91 mm im August sehr hoch und verteilte sich gleichmäßig über diesen Zeitraum. Lediglich in der ersten Augushälfte fiel in einem Zeitraum von etwa 10 Tagen kaum Niederschlag. Das Jahresmaximum der Temperatur ebenso wie die höchste Globalstrahlungssumme und der Extremwert des *VPD* wurden am 19. Jun gemessen: 31.6 °C (T_{max}), 25.6 MJ m⁻² (R_s) und 3.99 kPa (*VPD*). Mitteltemperaturen unter dem Gefrierpunkt traten an je 10 Tagen in der ersten und zweiten Jahreshälfte auf. Sie fielen in die Monate Januar und Dezember. Der niedrigste Wert wurde mit -9.3 °C am 24. Jan gemessen. In der zweiten Jahreshälfte fiel die Temperatur erstmals am 21 Nov unter den Gefrierpunkt.

Das Jahr 2001 war mit einer Jahresmitteltemperatur von 10.4 °C (Tab. 4.5) deutlich wärmer als das vorangegangene Jahr und auch etwas wärmer als das Jahr 1999 (Abb. 4.10). Die

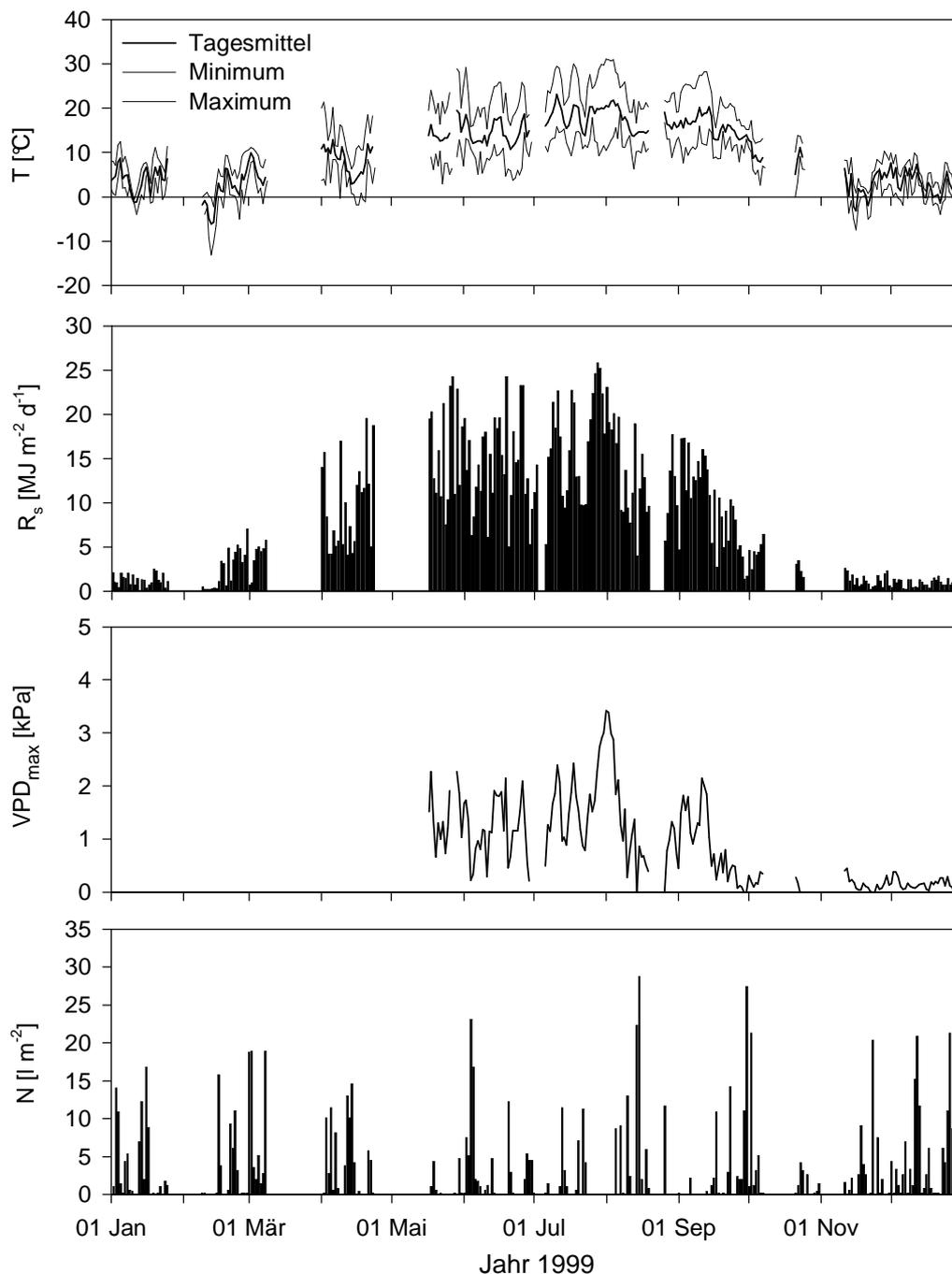


Abb. 4.8: Tagesmittelwerte (-minima, maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwert des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N) gemessen an der Klimastation auf der Freifläche im Jahr 1999. Die Messung der Luftfeuchte begann am 17. Mai. Für folgende Zeiträume liegen keine Daten vor: 26 Jan – 08 Feb, 10 Mär – 31 Mär, 25 Apr – 16 Mai, 03 Jul – 05 Jul, 20 Aug – 25 Aug, 09 Okt – 20 Okt, 26 Okt – 10 Nov.

Monatsmitteltemperaturen im Juli und August lagen mit 18.6 °C bzw. 18.3 °C ebenfalls auf einem vergleichbar hohen Niveau wie 1999. Ende Juni bis Anfang Juli und in der zweiten Augushälfte traten trocken-warme Phasen von je etwa 14 Tagen Dauer auf mit Tageshöchsttemperaturen von etwa 30 °C, VPD -Maxima von über 3 kPa und wenig Niederschlag. Die Jahreshöchstwerte der Temperatur und des

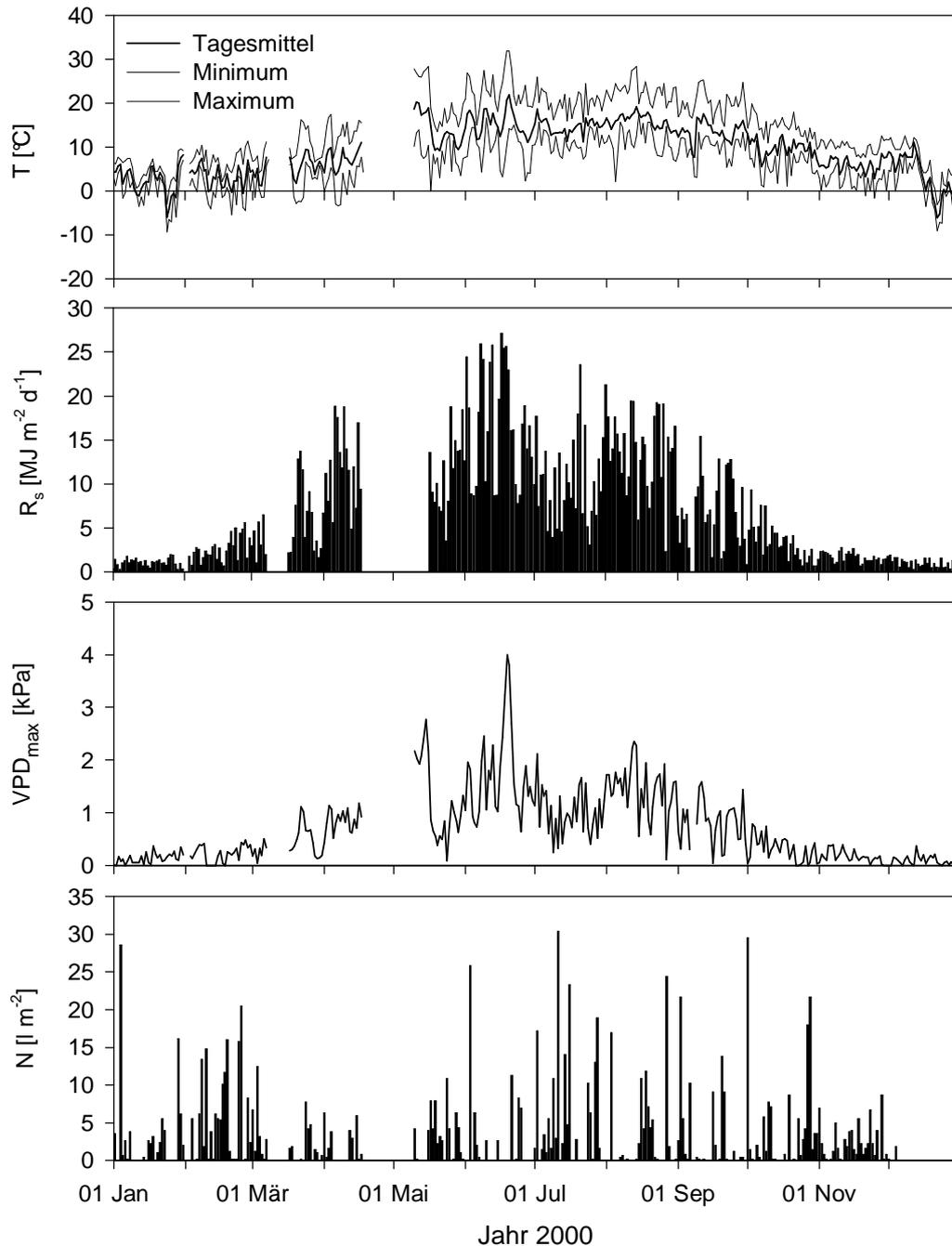


Abb. 4.9: Tagesmittelwerte (-minima, maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwert des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N) gemessen an der Klimastation auf der Freifläche im Jahr 2000. Ab 05 Dez liegen keine Niederschlagswerte vor. Für folgende Zeiträume liegen keine Daten vor: 01 Feb – 02 Feb, 09 Mär – 16 Mär, 19 Apr – 09 Mai.

VPD wurden am 27 Jul mit 32.4 °C und 3.99 kPa gemessen. Die Tagessumme der Globalstrahlung erreichte den Jahreshöchstwert am 03 Jul mit 27.8 MJ m⁻². Bemerkenswert war außerdem eine Warmphase Anfang Mai mit Tageshöchsttemperaturen nahe 30 °C und hohen Einstrahlungssummen. In diese Zeit fiel die Austriebsphase der untersuchten Baumarten, besonders die der Esche. Tage, an denen die Temperatur im Mittel unter den Gefrierpunkt sank, traten im Jahr 2001 insgesamt häufiger auf

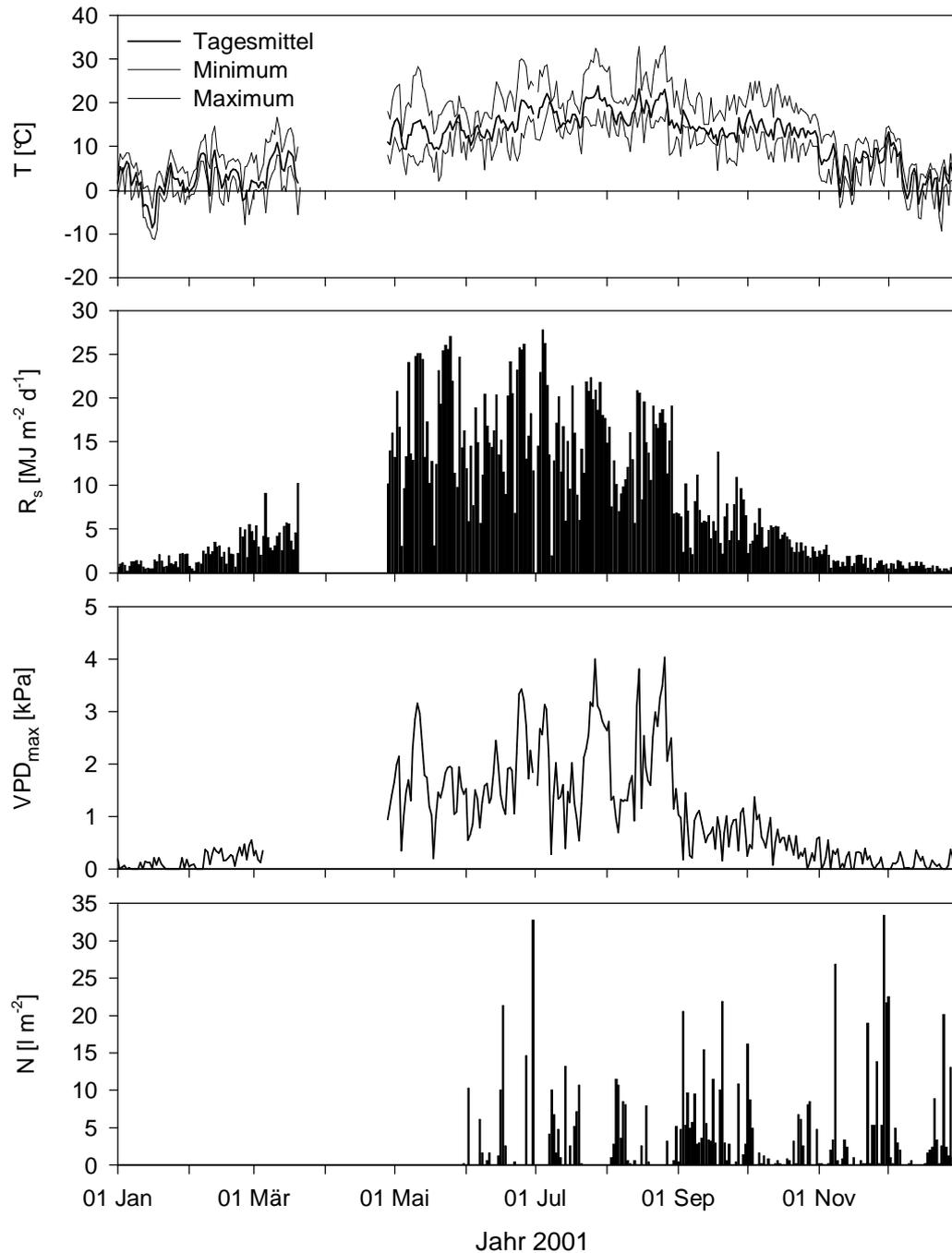


Abb. 4.10: Tagesmittelwerte (-minima, maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwert des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N) gemessen an der Klimastation auf der Freifläche im Jahr 2001. Die Niederschlagsmessungen begannen am 31. Mai. Für folgende Zeiträume liegen keine Daten vor: 21. Mär – 27. Apr.

als in den Vorjahren: 15 Tage in der ersten Jahreshälfte, 9 Tage in der zweiten. Das Jahresminimum der Temperatur wurde am 11. Jan mit $-11.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ gemessen. In der zweiten Jahreshälfte fiel die Temperatur zum ersten mal am 10. Nov unter den Gefrierpunkt.

Tab. 4.5: Mittelwerte der Lufttemperatur (T), des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die Summen der Globalstrahlung (R_s) und des Niederschlags der Freiflächen-Klimastation. Aufgeführt sind die Werte für das Gesamtjahr sowie für die Monate der Vegetationsperiode. Ebenfalls angegeben ist die Anzahl der Meßtage, die in die jeweilige Bilanz eingingen. *191 Meßtage (52%) **312 Meßtage (86%) *** 01. Jan – 01.Dez 2000 **** 31. Mai – 31. Dez 2001

Jahr/Monat	Meßtage [d] (%ges.)	T [°C]	R_s [MJ]	Niederschl. [mm]	VPD [kPa]
1999	269 (74)	10.1	2206	895	0.256*
Mai	15 (47)	14.9	241	11	0.500
Jun	30 (99)	14.4	428	96	0.334
Jul	27 (86)	18.6	473	41	0.537
Aug	26 (83)	17.1	332	105	0.355
Sep	30 (100)	16.0	289	79	0.186
Okt	13 (41)	9.1	46	54	0.029
2000	336 (92)	9.4	2235	984***	0.189
Mai	23 (73)	14.0	170	63	0.432
Jun	30 (100)	15.5	503	66	0.571
Jul	31 (100)	14.7	316	173	0.251
Aug	31 (100)	15.9	435	91	0.371
Sep	30 (100)	13.6	205	79	0.131
Okt	31 (100)	9.8	103	126	0.038
2001	328 (90)	10.4	2544	718****	0.272**
Mai	31 (100)	13.3	540	-	0.613
Jun	30 (100)	15.0	473	103	0.568
Jul	31 (100)	18.6	509	67	0.649
Aug	31 (100)	18.3	419	67	0.571
Sep	30 (100)	13.8	191	165	0.136
Okt	31 (100)	14.1	114	76	0.064

4.3.2 Waldunterstand

Abb. 4.11 – Abb. 4.13 zeigen den jahreszeitlichen Verlauf verschiedener Klimaparameter, wie sie an der Klimastation im Waldunterstand in den Jahren 1999 und 2000 gemessen wurden. Tab. 4.6 gibt eine Übersicht der Parameter. Bei direkten Vergleichen mit dem Freiflächenklima sind der späte Meßbeginn im Jahr 1999 (13 Jun) und der Ausfall der Messungen im Juni 2000 zu beachten. Die bereits für die Freifläche beschriebenen trocken-warmen Phasen fanden auch im Mikroklimaverlauf im Wald-

Tab. 4.6: Mittelwerte der Lufttemperatur (T) und des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die Summen der Globalstrahlung (R_s) und der photosynthetisch aktiven Strahlung ($PPFD$) der Klimastation im Waldunterstand. Aufgeführt sind die Werte für das Gesamtjahr sowie für die Monate der Vegetationsperiode. Ebenfalls angegeben ist die Anzahl der Meßtage, die in die jeweilige Bilanz eingingen. *Meßtage VPD 1999: 100 (ges.), 7 (Jun), 25 (Jul), 29 (Aug), 8 (Okt); 2000: 109 (ges.), 11 (Mai), 29 (Sep), 3 (Okt).

Jahr/Monat	Meßtage [d] (%ges.)	T [°C]	R_s [MJ]	PPFD [mol m ⁻²]	VPD* [kPa]
1999	200 (55)	11.4	165	112	0.258
Mai	0 (0)	-	-	-	-
Jun	22 (72)	13.9	27	14	0.247
Jul	31 (100)	17.7	44	25	0.386
Aug	31 (100)	15.8	29	15	0.249
Sep	30 (100)	15.7	24	14	0.214
Okt	26 (83)	9.6	7	4	0.067
2000	298 (82)	9.0	387	359	0.191
Mai	19 (61)	15.5	37	17	0.454
Jun	0 (0)	-	-	-	-
Jul	29 (92)	13.9	19	10	0.168
Aug	25 (81)	15.3	25	12	0.240
Sep	30 (100)	13.7	19	11	0.087
Okt	30 (97)	9.7	17	11	0.022

Unterwuchs ihren Niederschlag. In der ersten Phase von Ende Juli bis Anfang August stieg die Lufttemperatur bis auf 28.2 °C (01 Aug) und lag damit 2.9 °C niedriger als auf der Freifläche. Die Tagesmitteltemperatur des Bodens erreichte in diesem Zeitraum ein Maximum von 18.2 °C (04 Aug, 1 cm Bodentiefe), 2.2 °C weniger als die Tagesmitteltemperatur. In 10 cm Bodentiefe war die Temperatur während der Sommermonate um etwa 0.5 °C geringer als in 1 cm Bodentiefe. Im Spätsommer nahm die Differenz allmählich zu und lag im Winter bei etwa 1.2 °C. Die in den Bestand einfallende Strahlung war gegenüber der Freifläche deutlich reduziert und erreichte im Maximum 2.5 MJ m⁻² (11 Jul), etwa 11 % des auf der Freifläche gemessenen Wertes. Die für Juli und August errechneten Summen lagen mit 44 MJ m⁻² bzw. 29 MJ m⁻² (Tab. 4.6) unterhalb von 10 % der Freiflächenwerte. Das VPD stieg bis auf 2.2 kPa (01 Aug) und blieb damit um etwa 1 kPa unter dem auf der Freifläche gemessenen Maximum. Die photosynthetisch aktive Strahlung erreichte mit 399 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (28 Jul) einen Maximalwert. Über den gesamten Meßzeitraum betrachtet wurden jedoch 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ selten überschritten. Das erste Frostereignis trat im Unterwuchs am 04 Nov auf, etwas später als auf der Freifläche. Das

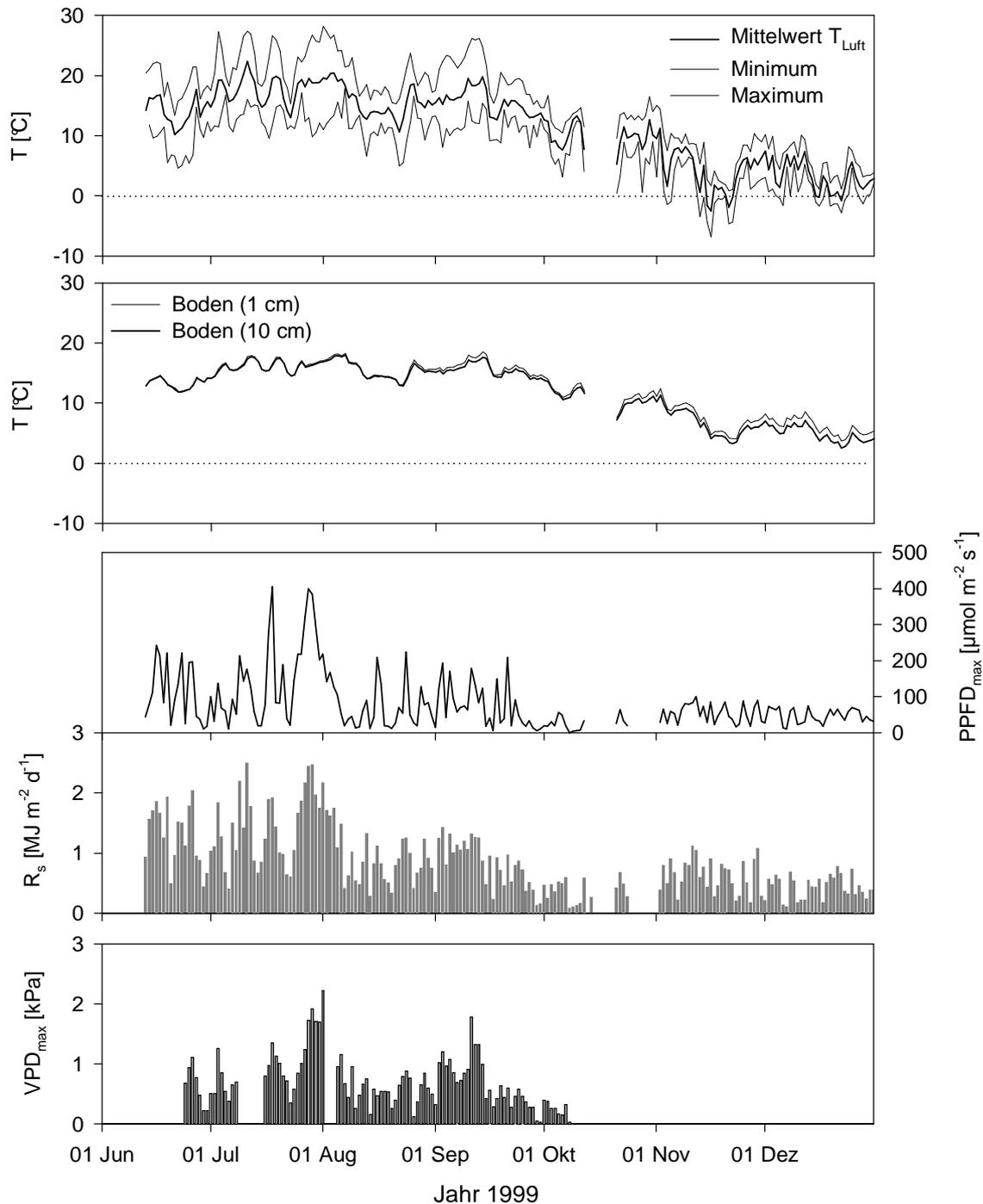


Abb. 4.11: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Lufttemperatur (T), Tagesmittelwerte der Bodentemperatur in 1 cm und 10 cm Tiefe, Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwert der photosynthetisch aktiven Strahlung ($PPFD$) und des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) gemessen an der Klimastation im Waldunterstand im Jahr 1999. Meßbeginn: 13 Jun (VPD : 26 Jun – 08 Okt). Für folgende Zeiträume liegen keine Daten vor: 12 Okt, 14 – 20 Okt, VPD : 02 – 04 Aug, $PPFD$, R_s : 25 Okt – 01 Nov.

Temperaturminimum wurde am 16 Nov mit -6.8 °C gemessen. Insgesamt lag die Mitteltemperatur an 8 Tagen im November und Dezember unter dem Gefrierpunkt. Im Boden wurde dieser Wert zu keinem Zeitpunkt unterschritten.

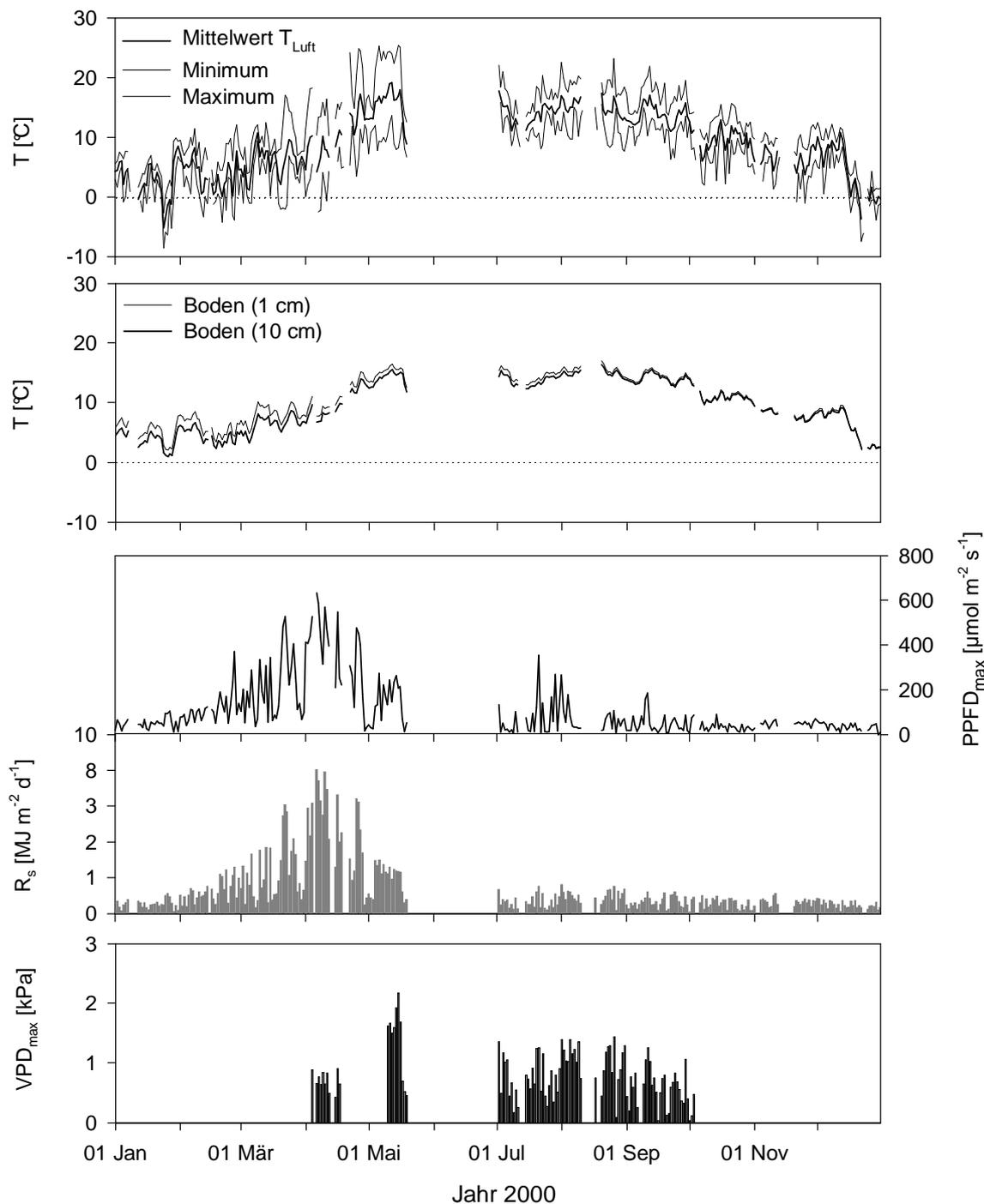


Abb. 4.12: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Lufttemperatur (T), Tagesmittelwerte der Bodentemperatur in 1 cm und 10 cm Tiefe, Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwert der photosynthetisch aktiven Strahlung (PPFD) und des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD), gemessen an der Klimastation im Waldunterstand im Jahr 2000. Meßzeitraum VPD: 04 Apr – 03 Okt. Für folgende Zeiträume liegen keine Daten vor: 08 – 11 Jan, 15 Feb, 05 Apr, 13 – 14 Apr, 19 – 21 Apr, 20 Mai – 01 Jul, 12 – 14 Jul, 11 – 16 Aug, 18 – 19 Aug, 04 – 05 Okt, 02 – 03 Nov, 13 – 19 Nov, 23 – 24 Dez. VPD: 07 – 08 Sep, 22 Apr – 09 Mai.

Auch im Jahr 2000 unterschritt die Tagesmitteltemperatur im Boden den Gefrierpunkt nicht (Minimum: 1.0 $^{\circ}\text{C}$ in 10 cm Bodentiefe, Abb. 4.12). Die Differenz zwischen dem etwas wärmeren Boden in 1 cm Tiefe und dem etwas kühleren Boden in 10 cm Tiefe stieg bis Anfang März auf 2.1 $^{\circ}\text{C}$ und ging dann

langsam zurück. Tagesmitteltemperaturen der Luft unter dem Gefrierpunkt traten an je 6 Tagen in der ersten und der zweiten Jahrehälfte auf. Der niedrigste Wert wurde mit -8.5 °C am 24. Jan gemessen. Der Wert lag um 0.8 °C höher als auf der Freifläche. Aufgrund der Meßlücke im Juni 2000 wurde die Jahreshöchsttemperatur im Unterwuchs vermutlich nicht erfaßt. Die höchste gemessene Lufttemperatur betrug 25.3 °C (06. Mai). Wie auch für die Freifläche festgestellt, waren die Temperaturen während der Sommermonate Juli und August im Vergleich zum Vorjahr relativ niedrig. Die Tageshöchstwerte überschritten im Unterwuchs

Tab. 4.7: Mittelwerte der Bodenfeuchte (*BdF*) auf den Meßflächen I – III. Aufgeführt sind die Werte für das Gesamtjahr sowie für die Monate der Vegetationsperiode. Ebenfalls angegeben ist die Anzahl der Meßtage, die in die jeweilige Bilanz eingingen. * Meßtage *BdF* Fläche I 1999: 126 (ges.), 7 (Jun); 2000: 197 (ges.), 27 (Jul)

Jahr/Monat	Meßtage [d] (%ges.)	BdF		
		Fläche I* [m ³ m ⁻³]	Fläche II [m ³ m ⁻³]	Fläche III [m ³ m ⁻³]
1999	200 (55)	0.320	0.309	0.352
Mai	0 (0)	-	-	-
Jun	22 (72)	0.319	0.330	0.316
Jul	31 (100)	0.307	0.289	0.288
Aug	31 (100)	0.335	0.267	0.283
Sep	30 (100)	0.232	0.189	0.244
Okt	26 (83)	0.418	0.321	0.368
2000	298 (82)	0.418	0.363	0.412
Mai	19 (61)	0.388	0.313	0.296
Jun	0 (0)	-	-	-
Jul	29 (92)	0.438	0.338	0.377
Aug	25 (81)	0.358	0.289	0.364
Sep	30 (100)	0.372	0.330	0.370
Okt	30 (97)	0.446	0.357	0.387

selten 20 °C . Die Monatsmitteltemperatur für Juli lag im Jahr 2000 um 3.8 °C niedriger als 1999, diejenige für August um 0.3 °C (Tab 3.2). Die Strahlungssumme erreichte den Jahreshöchstwert im Unterwuchs vor dem Laubaustrieb von Esche und Bergahorn: 8.0 MJ m^{-2} am 06. Apr. Der Wert entspricht 43 % des zeitgleich auf der Freifläche gemessenen Wertes. Die an diesem Tag gemessene *PPFD* erreichte in der Spitze $633\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. Mit zunehmendem Kronenschluß im April und Mai gingen die Werte zurück und lagen während der Sommermonate wie im Vorjahr bei etwa 10 % der Freiflächenwerte. Das tägliche Maximum der *PPFD* blieb an den meisten Tagen unter $200\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$.

4.3.3 Bodenwassergehalt

In den Ergebnissen zur Bodenfeuchtemessung kommt die unterschiedliche Art der Installation in den drei Meßjahren deutlich zum Ausdruck. Im Jahr 1999 wurden die *TDR*-Sensoren an einem zufällig gewählten Ort auf der jeweiligen Meßfläche plziert, ohne eine Veränderung des umgebenden

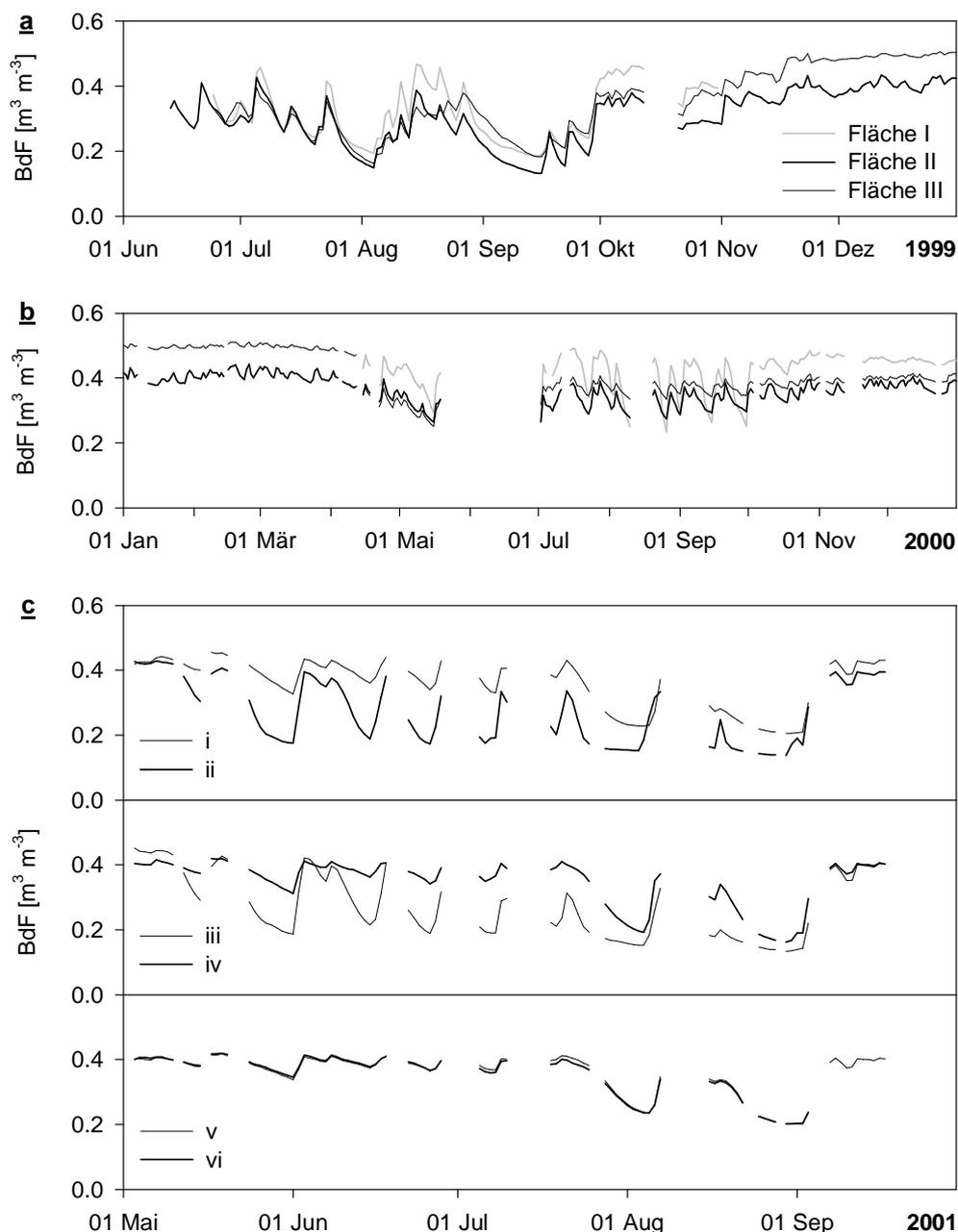


Abb. 4.13: Zeitlicher Verlauf des Wassergehaltes des Oberbodens (*BdF*) für die Meßflächen I – III in Jahren 1999 (a) und 2000 (b) und für sechs Meßpunkte (i – vi) auf Fläche I im Jahr 2001 (c).

Substrats vorzunehmen. Die Bodenfeuchten zeigten auf allen Flächen einen ähnlichen Verlauf im Jahresgang (Abb. 4.13a). Der höchste Wassergehalt während der Vegetationsperiode lag auf Fläche I bei $0.47 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, gegenüber $0.40 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (Fläche II) und $0.43 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (Fläche III). In der unbelaubten Phase stieg der Wassergehalt nur auf Fläche III auf einen noch höheren Wert ($0.51 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). Auch im Monatsvergleich ergaben sich für Fläche I die höchsten Werte (Tab 4.7). Blieben Niederschläge aus, sank der Wassergehalt innerhalb weniger Tage deutlich ab. In der ersten der zwei trocken-warmen Phasen dieses Jahres (s.a. Kap. 4.2.1 und 4.2.2) wurde innerhalb von 12 Tagen eine Abnahme von 55–

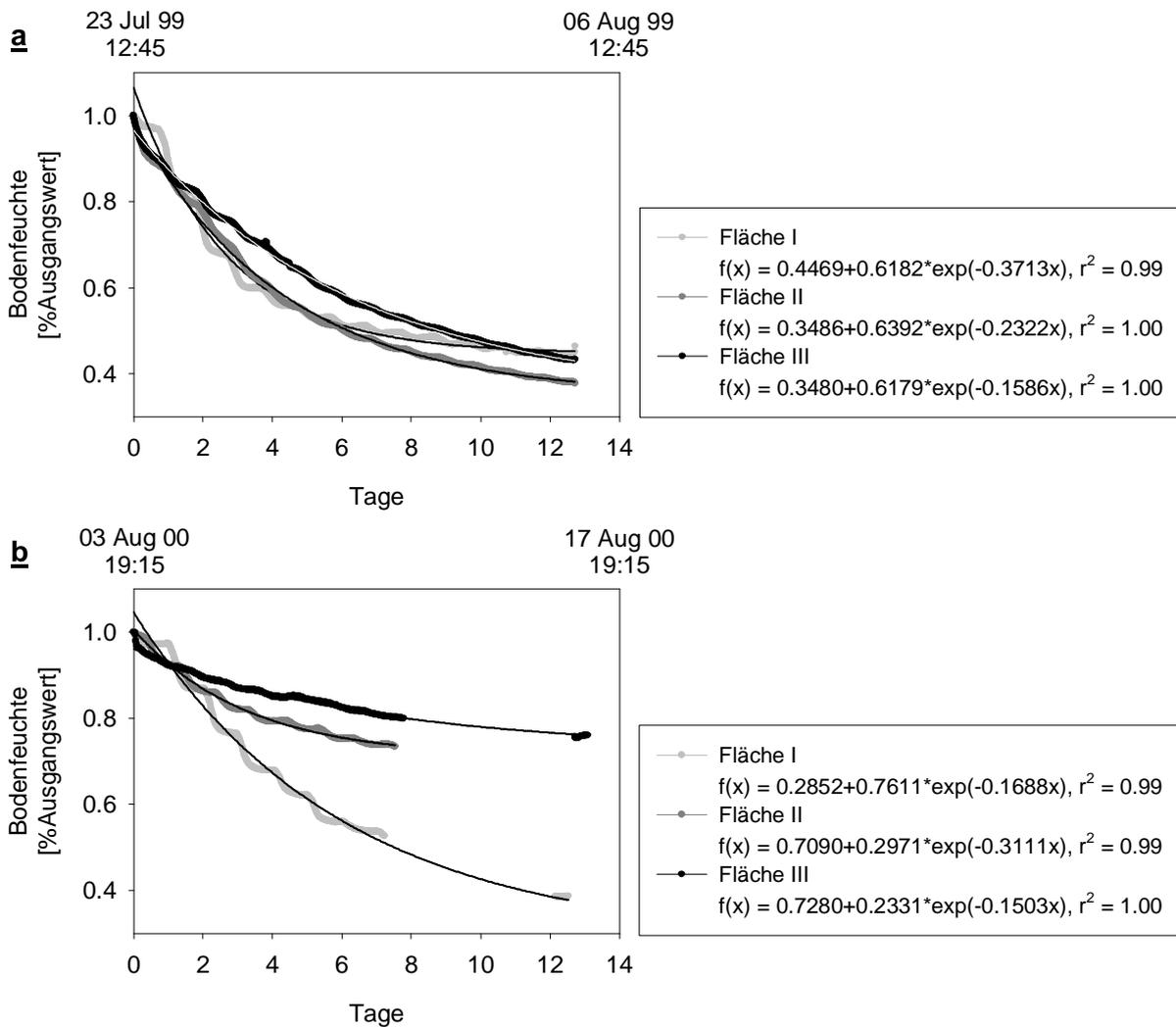


Abb. 4.14: Zeitlicher Verlauf der Bodenfeuchte, dargestellt als prozentualer Anteil des Ausgangswerts, für eine niederschlagsfreie Phase im Sommer der Jahre 1999 (a) und 2000 (b).

60 % des Ausgangswerts verzeichnet (Abb. 4.14a). So ging der Wassergehalt auf Fläche II von $0.40 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ auf $0.16 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ zurück. Die Abnahmeraten folgten einer diurnalen Rhythmik mit den höchsten Werten während der Lichtperiode. Die zweite Trockenphase im Spätsommer schlug sich u. a. in den sehr niedrigen Monatsmittelwerten für September nieder (Tab. 4.7).

Im Jahr 2000 wurde darauf geachtet, das Areal um die *TDR*-Sensoren herum frei von Wurzeln zu halten und auf allen Meßflächen in einem einheitlichen Bodentyp zu messen. Die Umstrukturierung wurde am 21 Apr vorgenommen. In der Folge wurden besonders für Fläche III geringere Höchstwassergehalte als im Frühjahr gemessen. Für Fläche I und II wurden Werte ermittelt, die auf vergleichbarem Niveau wie 1999 lagen. Alle Meßflächen zeigten einen ähnlichen jahreszeitlichen Verlauf der Bodenwassergehalte.

Die Differenz zwischen den höchsten und den niedrigsten gemessenen Wassergehalten war jedoch auf Fläche II und Fläche III geringer als im Vorjahr. So sank der Wassergehalt von Fläche III während einer niederschlagsfreien Periode im August 2000 innerhalb von 12 Tagen nur um etwa 15 %, derjenige von Fläche II innerhalb von 8 Tagen um ca. 20 % (Abb. 4.14b). Für diesen Monat wurden auf allen Meßflächen die niedrigsten Mittelwerte verzeichnet (Tab. 4.7). Das Jahresminimum lag für Fläche II bei $0.25 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, für Fläche III bei $0.26 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Eine diurnale Rhythmik der Abnahmerate konnte zwar beobachtet werden, verlief jedoch auf beiden Flächen gedämpfter als im Vorjahr. Für Fläche I wurden vergleichbare Abnahmeraten wie 1999 gemessen. Die Tagesrhythmik war wie im Vorjahr ebenfalls ausgeprägt.

Im Jahr 2001 wurde die Bodenfeuchte an sechs Orten im Unterstand von *F4* und *A11* auf Fläche I gemessen. Obwohl die Umgebung der Sensoren wie im Jahr 2000 präpariert wurde, ergaben sich deutliche Unterschiede in den Kurvenverläufen (Abb. 4.13c). Die höchsten gemessenen Wassergehalte lagen bei allen eingesetzten Sensoren in einem Bereich von $0.42 - 0.45 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Während die Sensoren (I), (III), (V) und (VI) einen Jahresgang zeigten mit einer leichten Trockenphase Ende Mai bei Minimumwerten um $0.32 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ und zwei ausgeprägteren Phasen im August und September bei Minimumwerten bis $0.22 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, ergaben die Messungen von Sensor (II) und (III) in diesen Zeiträumen Minima bis $0.15 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Darüber hinaus wurden auch in den Monaten Juni und Juli stark reduzierte Wassergehalte gemessen, die bei der anderen Sensoren-Gruppe nicht so deutlich in Erscheinung traten.

4.3.4 Niederschlag

Aufgrund technischer Probleme bei der automatischen Klimaerfassung ergaben sich für die kontinuierliche Erfassung des Freiflächenniederschlags Datenausfälle (s.a. Kap. 4.2.1). Daher wurde (mit Ausnahme der Monate Mai 1999 und Sep – Okt 2001, für die keine anderen Daten vorhanden sind; Abb. 4.15) auf die in lückenloser Zeitreihe vorliegenden manuellen Messungen zurückgegriffen, wo neben dem Bestandesniederschlag auf der Eschen- bzw. Bergahornfläche auch der Freiflächenniederschlag gemessen wurde. Die Übereinstimmung zwischen beiden Meßmethoden war jedoch hoch. So wurde für den Monat September 1999, für den ein vollständiger Datensatz aus der automatischen Klimaerfassung vorliegt, ein Gesamtniederschlag von 79.2 mm ermittelt. Die Abweichung gegenüber 81.1 mm aus der manuellen Messung beträgt etwa 2%. Im allgemeinen lagen die Niederschlagssummen aus der automatischen Erfassung 2 – 10 % unter denen aus der manuellen. Wo vorhanden, wurden die automatisch erhobenen Daten aufgrund ihrer hohen zeitlichen Auflösung dazu benutzt, die Niederschlagsdauer zu ermitteln.

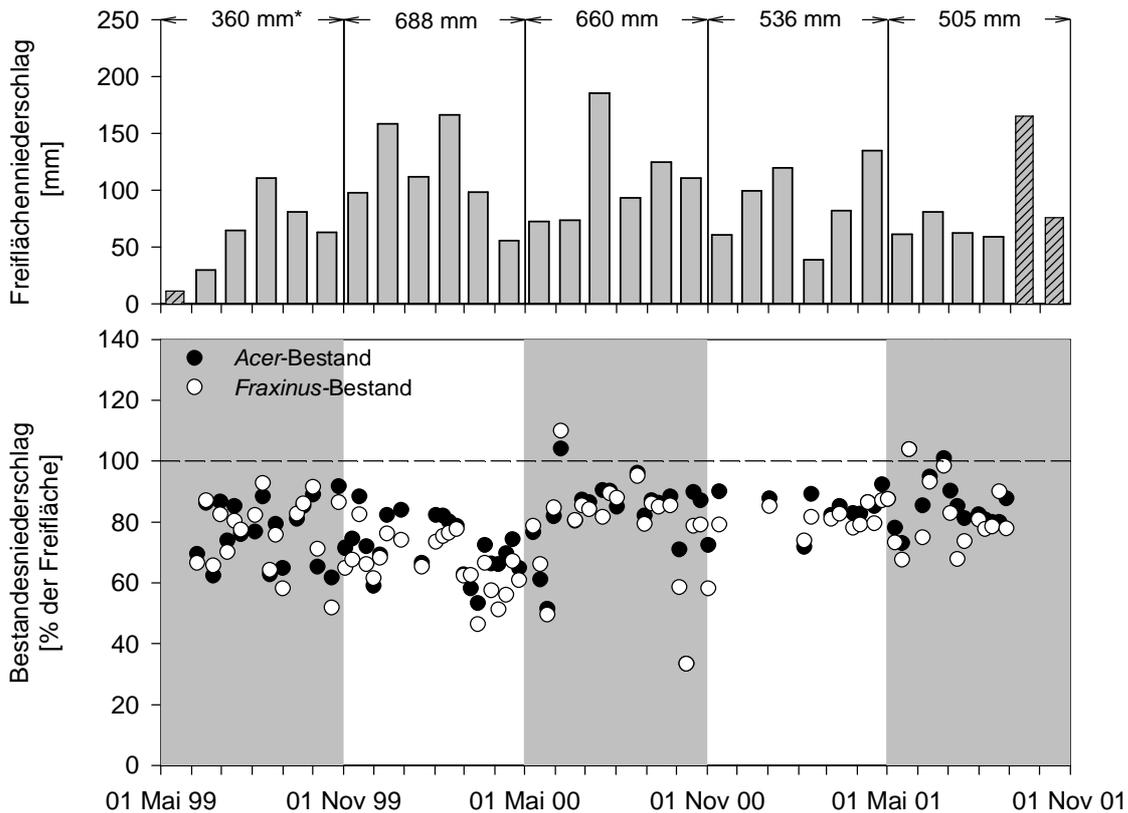


Abb. 4.15: Freiflächen- (grau: manuelle Messung, schraffiert: Klimastation) und Bestandesniederschlag (als prozentualer Anteil des Freiflächen-Niederschlags) im *Acer*- bzw. *Fraxinus*-Unterstand. Grau unterlegt: belaubte Phasen. *Meßtage Mai 1999: 15 (47%).

Die Niederschläge verteilten sich ungleichmäßig über den betrachteten Zeitraum (Abb. 4.15). In der belaubten Phase im Jahr 2000 fielen insgesamt 660 mm Niederschlag, der größte Teil davon im Juli, wo mit 185.2 mm auch die höchste monatliche Niederschlagsmenge des gesamten Meßzeitraums fiel. Die Menge lag 23 % höher als im gleichen Zeitraum des Jahres 2001 (505 mm, 165 mm davon im September) und 45 % höher als 1999, wo nur 360 mm Niederschlag verzeichnet wurden. Bei diesem Wert ist allerdings zu berücksichtigen, daß nur die zweite Maihälfte 1999 in die Bilanz einbezogen wurde. Die höchste Niederschlagsmenge wurde im Winterhalbjahr 1999/2000 gemessen (688 mm), während in der zweiten unbelaubten Phase 2000/2001 mit 536 mm deutlich weniger Niederschlag fiel.

Der prozentuale Anteil des Freiflächenniederschlags, der als Kronentraufe den Waldboden erreichte, war um so geringer, je geringer dessen Menge und Intensität war (Abb. 4.17). So wurden 11 Okt – 18 Okt 2000 3.16 mm Freiflächenniederschlag registriert bei einer Intensität von 0.96 mm h⁻¹. Davon erreichten im Mittel nur 32 % den Waldboden im Eschenbestand. Vom 05 Jul – 19 Jul 2000 wurden 106.3 mm Niederschlag registriert bei einer Intensität von 1.87 mm h⁻¹. Davon erreichten im Mittel 84.1 % den Waldboden im *Fraxinus*-Bestand. Beträchtliche Unterschiede ergaben sich jedoch bei der

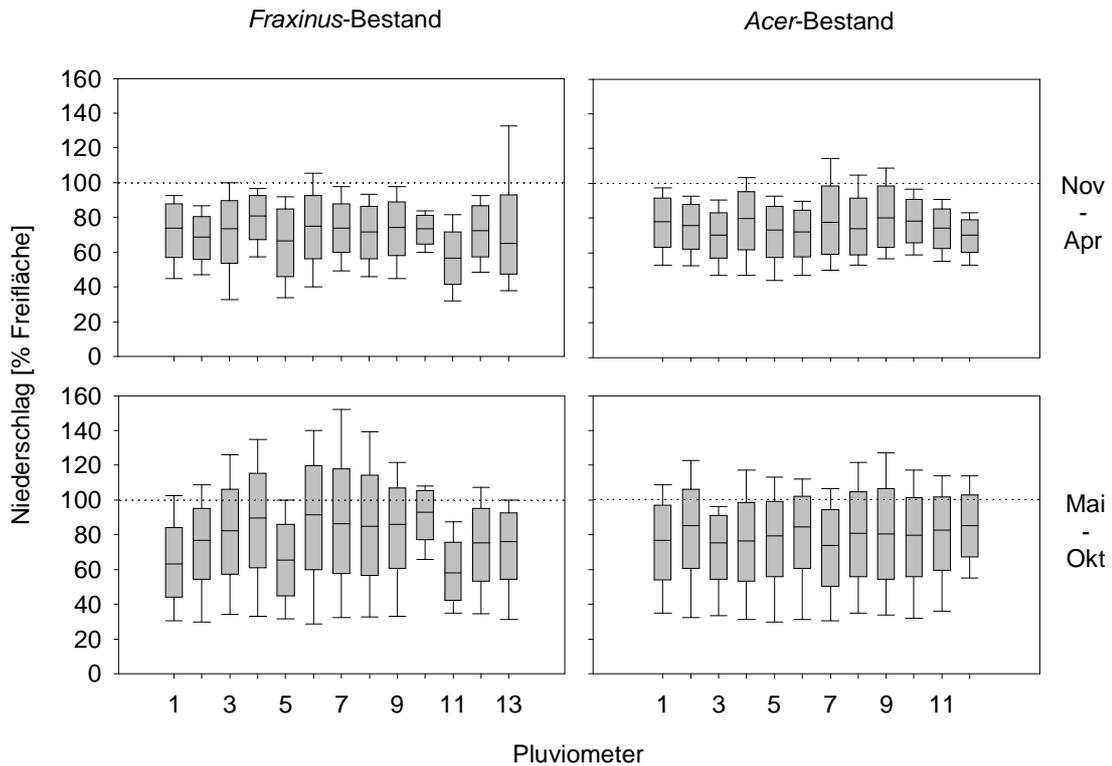


Abb. 4.16: Mittelwerte, Standardabweichung (graue Fläche), Minima und Maxima des Bestandes-Niederschlags (angegeben als prozentualer Wert des Freiflächen-Niederschlags), aufgefangen von den im *Fraxinus*- bzw. *Acer*-Bestand verteilten Pluviometern (s.a. Abb. 3.1). Dabei wurde zwischen der belaubten (Mai – Okt) und der unbelaubten Phase (Nov – Apr) differenziert.

Betrachtung der einzelnen Pluviometer (Abb. 4.16). Während bei Pluviometer (10) im Eschenbestand oder bei Pluviometer (12) im Bergahornbestand die Schwankungsbreite des gemessenen Niederschlags in Bezug auf den Freilandwert sowohl in der unbelaubten wie in der belaubten Phase relativ gering war, war sie bei anderen deutlich höher. Teilweise wurden, vor allem in der belaubten Phase, höhere Bestandes- als Freiflächenniederschläge verzeichnet. So wurde bei Pluviometer (7) im Eschenbestand beispielsweise der Freiflächenniederschlag einmalig um etwa 50 % übertroffen. Die Schwankungsbreite der Meßwerte war bei allen aufgestellten Pluviometern im Winterhalbjahr geringer als im Sommerhalbjahr. Beim Vergleich der Teilflächen untereinander wiesen die im Eschenbestand aufgestellten Pluviometer sowohl in der belaubten als auch in der unbelaubten Phase eine höhere Schwankungsbreite auf als die im Bergahornbestand verteilten. Ursache war vermutlich eine im Vergleich zum *Acer*-Bestand größere Inhomogenität des Kronenraums. Für den *Fraxinus*-Bestand ergab sich im Mittel eine Kronentraufe von 78 ± 20 % des Freiflächenniederschlags in der belaubten Phase und 71 ± 14 % in der unbelaubten Phase. Für den *Acer*-Bestand lagen die entsprechenden Werte bei 80 ± 16 % bzw. 75 ± 12 %. Die absolute Wassermenge, die während der belaubten Phase maximal vom Kronenraum interzeptiert werden konnte, war für beide Bestände etwa gleich. Unter der

Voraussetzung, daß die Niederschlagsintensität 1 mm h^{-1} überschritt, lag sie bei 0.74 mm h^{-1} im Eschen- und 0.81 mm h^{-1} im Bergahornbestand (Abb. 4.17).

4.4 XYLEMSAFTFLUß

4.4.1 Kurvenbearbeitung

Bei der Meßmethode nach Granier bildet der zeitliche Verlauf der Temperaturdifferenz (dT) zwischen den beiden Sensornadeln die Grundlage für die Berechnung der Saftflußgeschwindigkeit und der Massenflußrate des Xylemsaftes im Stamm. Die Differenzen sind niedrig bei hoher Saftflußgeschwindigkeit während der Lichtperiode und maximal, wenn der Saftstrom während der Nacht zum Erliegen kommt. In der Dunkelphase kommt es daher typischerweise zu einer Plateaubildung von dT , die zur Berechnung von dT_{max} herangezogen wird. Es war daher erwartet worden, diesen Kurvenverlauf von dT in der Mehrzahl der Meßtage

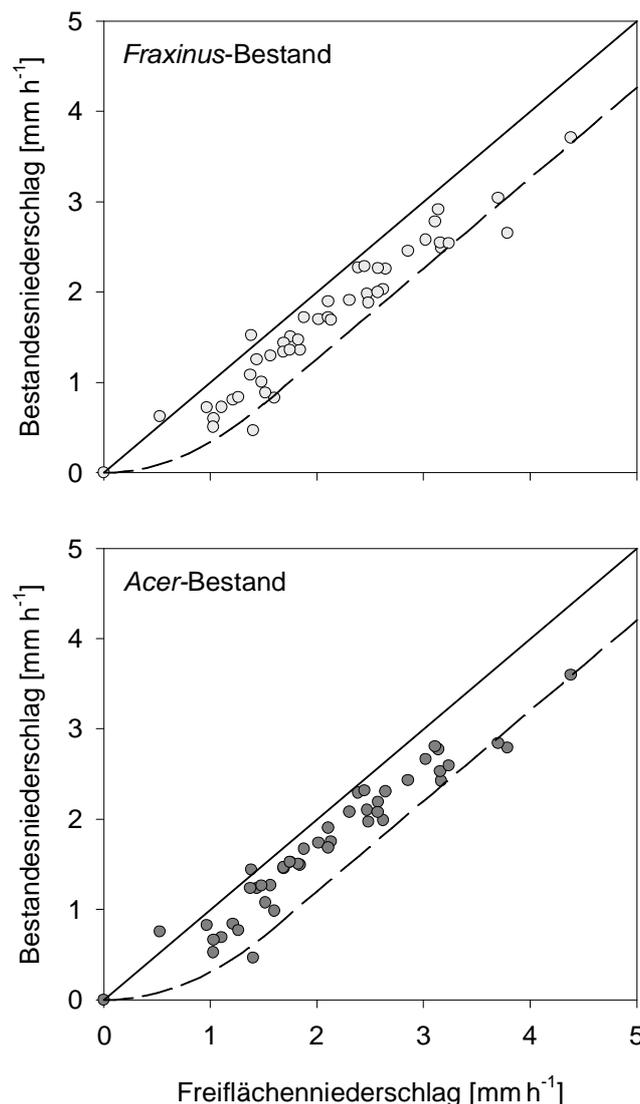


Abb. 4.17: Bestandesniederschlag in Bezug zum Freiflächenniederschlag während der belaubten Phase im *Fraxinus*- und im *Acer*-Bestand. Der Niederschlag wurde dabei als Menge [$\text{mm} = \text{l m}^{-2}$] in Bezug auf die Dauer des Niederschlags in [h] ausgedrückt. Gestrichelte Linie: maximale Interception (*Fraxinus*-Bestand: 0.74 mm h^{-1} , *Acer*-Bestand: 0.81 mm h^{-1}).

an den untersuchten Bäumen vorzufinden. Wie Abb. 4.18a jedoch zeigen, kam es sowohl bei *Fraxinus* als auch bei *Acer* nur selten zu einer Plateaubildung während der Nacht (Kurventyp IV, Abb. 4.18e). Die Kurvenverläufe repräsentieren typische Tagesgänge von dT , wie sie auch an den anderen Bäumen gemessen wurden. Häufiger zu finden war hingegen ein Verlauf, wo dT am Abend auf einen Maximalwert anstieg, aber im Laufe der Nacht wieder abfiel (Kurventyp II, Abb. 4.18c). Zu Transpirationsbeginn am Morgen kam es zunächst zu einem kurzzeitigen Anstieg von dT und erst

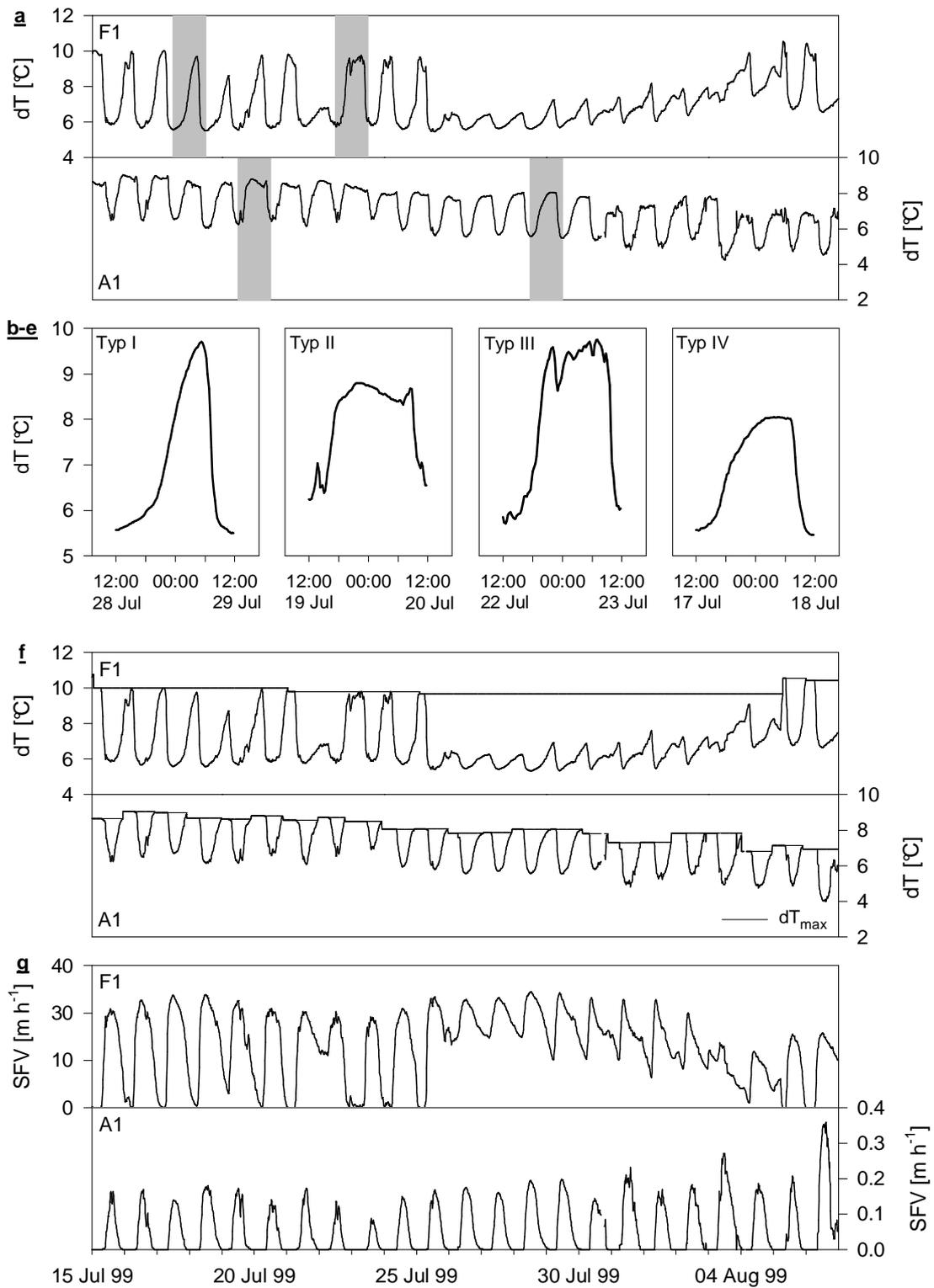


Abb. 4.18: Bearbeitung der Granierdaten. **a:** zeitlicher Verlauf von dT an F1 und A1 vom 15. Jul – 06. Aug 99; grau unterlegt: Kurventyp I – IV (**b – e**). **f:** dT und dT_{max} nach Korrektur. **g:** berechnete Saftflußgeschwindigkeiten.

danach zum erwarteten Abfall mit steigendem Xylemsaftfluß. Würde dieser Kurvenverlauf als Grundlage für die Berechnung der Massenflußrate herangezogen, so ergäbe sich in der Mehrzahl der Nächte ein zum Teil nicht unerheblicher Xylemsaftfluß. Als treibende Kraft eines solchen Saftflusses kämen ein nächtliches Sättigungsdefizit der Luft oder höhere Windbewegungen in Frage. Beide Ereignisse traten am Meßstandort jedoch aufgrund der starken nächtlichen Abkühlung und der windgeschützten Lage eher selten auf. Sie konnten dann mehr mit dem Auftreten von Kurvenverlauf III (Abb. 4.18d) in Verbindung gebracht werden, wo es während der Nachtstunden zu einem kurzzeitigen Absinken von dT kommt oder dT zwar ein Plateau bildet, dieses aber deutlich niedriger liegt als gewöhnlich. Aufgrund dieser Erwägungen und der Häufigkeit des Auftretens wird daher angenommen, daß Kurventyp II den Verlauf von dT in einer Nacht repräsentiert, wo es aufgrund der mikroklimatischen Gegebenheiten nicht zu Transpiration bzw. zu einem Xylemsaftfluß kam. Warum in dieser Situation nicht eine Plateaubildung von dT gemessen wurde, läßt sich nur vermuten. Die eingesetzten Sensoren haben einen Nadelabstand von 3 cm, was im Vergleich zu anderen Studien, die mit dem gleichen Verfahren gemessen haben, gering ist. Denkbar wäre daher eine direkte (Strahlungs-) Wärmeübertragung von der beheizten auf die unbeheizte Nadel, wenn der Saftfluß in der Nacht zum Erliegen kommt. Ein Absacken der Wassersäule im Stamm mit nachlassender Transpiration könnte ebenfalls eine Erwärmung der unteren Sensornadel zu Folge haben.

Ein weiterer Kurventyp trat besonders häufig bei der Esche auf. Dabei stieg dT die ganze Nacht hindurch stetig an und erreicht erst bei Transpirationsbeginn am Morgen ein Maximum (Kurventyp I, Abb. 4.18a,b). Der Saftfluß kam also offensichtlich die ganze Dunkelphase hindurch nicht zum Erliegen. Die Rate jedoch ging kontinuierlich zurück, bis sie mit dem Beginn der Transpiration am Morgen wieder anstieg. Da dieser Kurventyp I häufig in Trockenphasen auftritt, kann vermutet werden, daß es sich bei diesem nächtlichen Saftfluß um das Regenerieren der Wasserreserven des Baumes handelt. Ein Teil dieser Reserven wurde in der vorangegangenen Lichtperiode transpiriert, konnte aber nicht so schnell aus dem Boden nachgeführt werden.

Das Auftreten der verschiedenen Kurventypen und ihre vermutete Bedeutung machten es unmöglich, das übliche Verfahren zur Berechnung von dT_{\max} anzuwenden. Dabei wird dT über mehrere Tage oder auch Wochen betrachtet und die Lage von dT_{\max} mit Hilfe einer Linie bestimmt, die knapp unterhalb des Plateaus gelegt wird. Bei der Umrechnung in SFV oder in F repräsentiert sie die Null-Linie. Ein solches Verfahren setzt zum einen eine Plateaubildung in Nächten ohne Saftfluß voraus. Zum anderen darf auch dT_{\max} über den betrachteten Zeitraum nicht zu stark schwanken. Im vorliegenden Fall jedoch repräsentierte Kurventyp II vermutlich den Verlauf von dT in Nächten ohne Saftfluß. Dabei lag der in solchen Nächten gemessene Maximalwert von dT deutlich über dem Wert bei Transpirationsbeginn am

Morgen. Würde man ihn dennoch als dT_{\max} festlegen, würde man aufgrund des Absinkens von dT in der Folge eine vermutlich nicht vorhandene Saffflußrate berechnen. Dies ließe sich vermeiden, wenn man dT_{\max} als den Wendepunkt von dT bei Transpirationsbeginn am Morgen definieren würde. Dabei würde man allerdings eine insgesamt zu niedrige SFV berechnen, da der zu diesem Zeitpunkt gemessene Wert von dT oft deutlich niedriger lag als der in dieser Nacht maximal Erreichte. Zu diesen Schwierigkeiten mit dem Umgang mit Kurventyp II kam die Beobachtung, daß dT_{\max} über einen Zeitraum von Wochen, manchmal auch nur von Tagen, nicht konstant blieb. So zeigte beispielsweise *F1* in Abb. 4.18a eine leichte Aufwärtsbewegung von dT_{\max} über den betrachteten Zeitraum, während *A1* eine deutliche Abnahme zeigte. Vor allem bei der Esche trat als weitere Schwierigkeit das häufige Auftreten von Kurventyp I hinzu. Sollte der Kurvenverlauf einen anhaltenden Safffluß auch während der Nacht repräsentieren, mußte nach Möglichkeit vermieden werden, den Wendepunkt als dT_{\max} zu definieren. Denn das würde bedeuten, daß der Safffluß zu diesem Zeitpunkt doch zum Erliegen gekommen wäre.

Diese vielfältigen Probleme wurden dadurch gelöst, daß zunächst Kurventyp IV und vor allem Kurventyp II als Nächte ohne das Auftreten von Safffluß definiert wurden. Nur in solchen Nächten konnte daher ein sinnvoller Wert für dT_{\max} gefunden werden. Es wurde daher der Maximalwert jeder betreffenden Nacht ermittelt. Um im Fall von Kurventyp II keine nächtlichen Saffflußraten zu berechnen, wurde dT vom Zeitpunkt des Transpirationsbeginns am Morgen bis zum ersten gültigen Meßwert (nämlich dem Wendepunkt vom kurzzeitigen Anstieg von dT nach Transpirationsbeginn hin zum stetigen Absinken danach) linear ergänzt. Ein höherer bzw. niedrigerer Wert von dT_{\max} in der nächsten Nacht, in der die entsprechenden Kurventypen gemessen werden konnten, wurde als eine Erwärmung bzw. Abkühlung des entsprechenden Stammes interpretiert. Der Einfachheit halber wurde eine lineare Temperaturänderung über den betreffenden Zeitraum angenommen und eine Gerade zwischen beiden Punkten ermittelt. Die Steigung der Geraden entspricht dabei der Erwärmung bzw. Abkühlung innerhalb des Meßintervalls von 15 min. Daher wurden die zwischen den zwei dT_{\max} -Werten liegenden Meßpunkte um einen Betrag gesenkt (Erwärmung des Stammes) bzw. erhöht (Abkühlung des Stammes), der sich aus der Steigung multipliziert mit der Anzahl Meßintervalle, die zwischen dT_{\max} und dem Meßpunkt liegen, ergab. In ihrem Ergebnis entspricht diese Korrektur dem Herausrechnen eines linearen Trends. Die nächtlichen Wendepunkte von Kurventyp I und der nächtliche Maximalwert von dT bei einem Kurvenverlauf vom Typ III wurden nur dann als dT_{\max} -Werte definiert, wenn sie höher lagen als der letzte definierte Wert. In diesem Fall wurde ein Zurückfallen der Saffflußrate auf den Nullwert angenommen, weil keine Möglichkeit bestand, die wahre Rate zu ermitteln. Abb. 4.18f zeigt die korrigierten Werte von dT für *F1* und *A1*. Jedem Meßwert ist ein dT_{\max} -Wert zugeordnet, mit dem die entsprechenden Saffflußgeschwindigkeiten berechnet wurden (Abb. 4.18g). Vor allem bei *F1* fallen die

langen Intervalle auf, die vergehen konnten, bevor die Saftflußrate erneut zum Erliegen kam und ein neuer Wert für dT_{\max} ermittelt werden konnte.

4.4.2 Methodenvergleich

Der Vergleich der Resultate aus den eingesetzten Meßmethoden, der Xylemsaftflußmessung nach Granier und dem Dynagage®-Meßsystem, erfolgte auf der Ebene der Saftflußgeschwindigkeiten. Im Fall der Dynagage®-Messung wurden die gemessenen Massenflußraten durch Division mit der durch Färbung ermittelten saftflußleitenden Fläche in die entsprechenden *SFV* umgerechnet. Ein kleiner Teil der Meßwerte wurde nicht in den Vergleich mit einbezogen (s.a. Abb. 4.19). Es bestand der Verdacht, daß es sich bei diesen Werten um Überschätzungen der eigentlichen Saftflußrate handelte. Sie traten bei schnellen Änderungen der Saftflußgeschwindigkeiten auf, wodurch für kurze Zeit keine *steady-state*-Bedingungen im Stammbereich der Saftflußmessung herrschten (Kap. 3.4.2). Die *dT*-Werte aus den Graniermessungen wurden nach GRANIER (1985) mit Gl. 11 und nach CLEARWATER ET AL. (1999) mit Gl. 11 und Gl. 13 in Saftflußgeschwindigkeiten umgerechnet. Zum Methodenvergleich wurden die Mittelwerte der vier eingesetzten Sensoren herangezogen.

Das Ergebnis zeigt einen deutlichen Unterschied zwischen den beiden untersuchten Arten (Abb. 4.19). Während im Fall des Ahorns sowohl die ursprüngliche Berechnungsformel als auch die Erweiterung nach CLEARWATER ET AL. (1999) befriedigende Übereinstimmung mit den Resultaten aus der Manschettenmessung zeigte (Abb. 4.19a), konnte im Fall der Esche zunächst keine der beiden Formeln ein solches Ergebnis erzielen (Abb. 4.19b,c). Die ursprüngliche Berechnungsformel unterschätzte die Saftflußgeschwindigkeit bei beiden an *Fraxinus* eingesetzten Sensortypen massiv. Wurde der Anteil des nicht mehr leitenden Gewebes entlang der Sensornadel in die Berechnung einbezogen (Abb.4.2b: $b = 0.76$ bzw. $a = 0.24$ für *TDP10*; s.a. Gl. 13), wurde nur eine bescheidene Verbesserung erzielt. Erst wenn a im Fall der 10-mm-Sensoren auf 0.068 gesenkt wurde, was einem Anteil des leitenden Gewebes entlang der Sensornadel von 6.8 % entspricht, wurde eine befriedigende Übereinstimmung erreicht. Dieser Wert entsprach in etwa dem Anteil der großlumigen Gefäße an der Sensorlänge (0.72 mm = 7.2 %). Während die von der Dynagage®-Manschette gemessenen Saftflußgeschwindigkeiten in diesem Zeitraum maximal etwa 5 m h⁻¹ erreichten, wurden beim Abgleich mit den 30-mm-Sensoren bis zu 12 m h⁻¹ gemessen. Die zeitgleich von Graniersensoren gemessenen Werte lagen nach der Umrechnung deutlich niedriger und es ergab sich eine exponentielle Abhängigkeit der Meßwerte aus der Manschettenmessung im Verhältnis zur Graniermessung. Von dem Versuch, eine entsprechende Formel zu benutzen, um die Granierwerte umzurechnen, wurde allerdings Abstand genommen. Die an den erwachsenen Bäumen

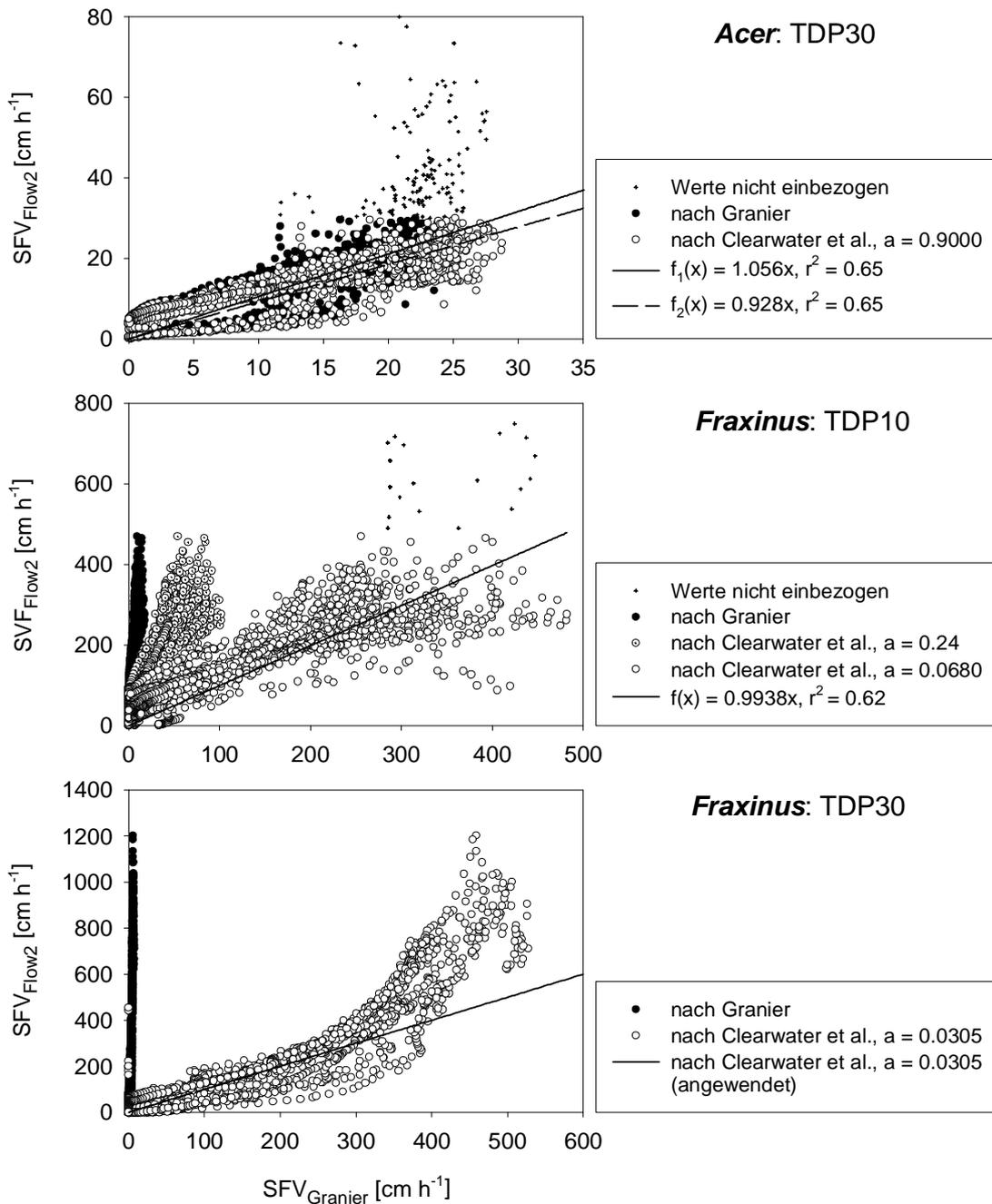


Abb. 4.19a-c: Vergleich der Xylem-Saftflußgeschwindigkeiten von $A0$ und $F0$, gemessen mit Graniersensoren ($TDP10$, $TDP30$) und mit dem Dynagage®-System ($SGA70$) im Frühjahr 1999.

gemessen dT -Werte waren erheblich höher als die in diesem Versuch gemessenen, was mit einer solchen Umrechnungsformel zu unglaublich hohen Saftflußgeschwindigkeiten führte. Statt dessen wurde auch in diesem Fall Gl. 13 verwendet. Der Wert von a wurde mit 0.0305 festgesetzt. Die entsprechende Gerade verlief bei $SFV_{Granier}$ -Werten von 0 – 300 $cm\ h^{-1}$ im oberen Teil der Meßwertwolke (Abb. 4.19c).

Aus den Abb. 4.19a-c geht ebenfalls hervor, daß die Streuung der Meßwerte vergleichsweise hoch war, was sich auch in niedrigen r^2 -Werten ausdrückt. Vergleicht man die Tagesgänge der Saffflußgeschwindigkeiten beider Meßsysteme, so fällt auf, daß der vom Dynagage®-Systems gemessene Kurvenverlauf größere Schwankungen aufweist. Die erreichten Maxima, aber auch ein Rückgang der Saffflußrate bei Wolkenbedeckung, fallen deutlicher aus im Vergleich zur Graniermessung. Dies könnte einerseits mit den bereits erwähnten Schwierigkeiten der korrekten Messung mit dem Manschettensystem unter nicht-*steady-state*-Bedingungen zusammenhängen. Denkbar wäre aber auch eine Trägheit der Graniersensoren bei schnellen Änderungen der Flußrate.

4.4.3 Berechnungsgrundlagen

Für die Berechnung der Saffflußgeschwindigkeiten und der Massenflußraten aus den Granierdaten, gemessen an den erwachsenen Bäumen, wurde bei *Acer* Gl. 11 mit der Erweiterung aus Gl. 13 verwendet. Der Faktor a wurde entsprechend der eingesetzten Sensorlänge und der Tiefe des saffflußleitenden Gewebes für jeden Baum ermittelt. Aus den berechneten Werten für SFV wurden dann mit der baumspezifischen SA die Massenflußraten berechnet (Werte von a und SA s. Tab. 4.8). Für *Fraxinus* ergab der Methodenvergleich, daß die Berechnung von a gemäß der Tiefe des saffflußleitenden Gewebes keine befriedigenden Ergebnisse liefert. Hier wurde deshalb mit konstanten Faktoren für a weitergearbeitet ($TDP10$: $a = 0.068$, $TDP30$: $a = 0.0305$). Da diese Vorgehensweise einer Kalibrierung der Graniermethode gemäß den Ergebnissen aus der Manschettenmessung entspricht, ist auch die in die Berechnung der Massenflußrate eingehende saffflußleitende Fläche von großer Bedeutung. Sie spielt bei der Esche aufgrund ihrer geringen Ausdehnung und der hohen Saffflußgeschwindigkeiten ohnehin eine große Rolle. Der Methodenvergleich wurde im Frühjahr durchgeführt, als die SA von $F0$ gerade 35 % der Ausdehnung im Herbst des gleichen Jahres erreicht hatte. Daher wurde auch bei den erwachsenen Bäumen nur 35 % der im Herbst einer jeden Vegetationsperiode ermittelten baumspezifischen SA zur Berechnung der Massenflußrate im selben Jahr herangezogen. Für Messungen an *Acer* spielten derartige Erwägungen keine Rolle, weil der Zuwachs des saffflußleitenden Gewebes von $A0$ nach Abschluß des Methodenvergleichs im Verhältnis zur Größe von SA insgesamt bedeutungslos ist.

Tab. 4.8: Tiefe des durch Färbung bestimmten saftflußleitenden Gewebes (SA-Tiefe), der Anteil des leitenden Gewebes a entlang der Granier-Sensornadel (*TDP50*), der jährliche Zuwachs sowie die saftflußleitende Fläche (SA) der untersuchten Bäume im Meßzeitraum. Die Tiefe von SA an den untersuchten Eschen entspricht dem Zuwachs im Jahr 1999. Für diese Art wurde ein konstanter Wert für a bestimmt (s.a. Kap. 4.4.2).

Baum	SA-Tiefe [mm]	a	Zuwachs [cm]			SA [cm ²]		
			1999	2000	2001	1999	2000	2001
A1	42.5	0.85	0.29	0.24	0.28	372	379	386
A2	46.9	0.94	0.30	0.30	0.27	503	512	520
A3	40.9	0.82	0.63	0.51	0.71	412	425	444
A4	44.3	0.89	0.48	0.46	0.42	390	403	414
A5	38.0	0.76	0.16	0.21	0.11	159	164	167
A6	48.1	0.96	0.19	0.20	0.22	296	302	308
A7	42.5	0.85	0.28	0.42	0.38	160	171	181
A8	42.5	0.85	0.35	0.30	0.36	389	397	407
A9	33.1	0.66	0.22	0.30	0.25	277	283	289
A10	42.8	0.86	0.27	0.30	0.30	450	458	466
A11	60.6	1.00	0.23	0.31	0.34	417	429	442
A12	49.1	0.98	0.21	0.19	0.11	195	201	204
A21	45.0	0.90			0.51			434
A22	43.4	0.87			0.35			465
A23	51.0	1.00			0.44			589
F1	1.5	<i>konst.</i>	0.15	0.14	0.20	8.0	7.6	11.1
F2	7.0	<i>konst.</i>	0.70	0.65	0.80	66.0	64.0	82.4
F3	2.5	<i>konst.</i>	0.25	0.22	0.26	13.2	11.9	14.5
F4	7.5	<i>konst.</i>	0.75	0.66	0.59	43.9	41.6	39.5
F5	6.6	<i>konst.</i>	0.66	0.65	0.74	62.8	64.5	76.6
F6	3.8	<i>konst.</i>	0.38	0.42	0.39	21.0	24.3	23.6
F7	3.1	<i>konst.</i>	0.31	0.59	0.32	17.4	34.8	19.8
F8	5.1	<i>konst.</i>	0.51	0.64	0.67	48.9	63.7	69.4
F9	3.4	<i>konst.</i>	0.34	0.64	0.34	31.9	62.0	34.0
F10	6.0	<i>konst.</i>	0.60	0.34	0.60	55.3	32.3	58.8
F11	3.8	<i>konst.</i>	0.38	0.22	0.29	20.2	12.1	16.4
F12	1.4	<i>konst.</i>	0.14	0.14	0.13	9.2	9.3	8.7
F21	4.0	<i>konst.</i>			0.40			40.5
F22	3.6	<i>konst.</i>			0.36			25.4
F23	7.2	<i>konst.</i>			0.72			77.2

4.4.4 Saftflußgeschwindigkeit

Bei den erreichten Xylemsaftflußgeschwindigkeiten ergaben sich deutliche Unterschiede zwischen den untersuchten Arten. Bei der Esche wurde die maximale Saftflußgeschwindigkeit im gesamten Meßzeitraum mit 26.2 m h^{-1} gemessen (Tab. 4.9: F3, 2000). Die Bandbreite der gemessenen Werte war jedoch groß. So wurden an F6 (Jahr 1999) mit 6.5 m h^{-1} im Maximum nur ein Viertel des Wertes von F3 erzielt, bei F11 mit nur 5.7 m h^{-1} (Jahr 2000) noch etwas weniger. Im Mittel wurden während der Vegetationsperiode Geschwindigkeiten von 0.8 m h^{-1} (F7, Jahr 2000) bis zu 8.1 m h^{-1} (F1, Jahr 1999) gemessen. Beim Bergahorn dagegen lag die mittlere Saftflußgeschwindigkeit mit Werten von 0.014 m h^{-1} (A7, Jahr 2000) – 0.072 m h^{-1} (A22, Jahr 2001) bei etwa einem Hundertstel der an der Esche gemessenen Werte. Der für A2 ermittelte Wert von 0.004 m h^{-1} lag noch niedriger. Der Baum stellt allerdings insofern eine Ausnahme dar, da dort während der gesamten Meßdauer ungewöhnlich niedrige Werte gemessen wurden, die nicht als repräsentativ für den untersuchten Baumbestand

Tab. 4.9: Maximum und Mittelwert der Xylemsaftflußgeschwindigkeit (SFV), gemessen an den untersuchten Bäumen, für die Vegetationsperioden 1999 – 2001. Betrachteter Zeitraum 1999: 21 Mai – 30 Sep, 2000: 01 Mai – 30 Sep, 2001: 23 Apr – 30 Sep.

SFV [m h ⁻¹]	<i>Fraxinus</i>						<i>Acer</i>					
	1999		2000		2001		1999		2000		2001	
Baum	Max.	Mittel	Max.	Mittel	Max.	Mittel	Max.	Mittel	Max.	Mittel	Max.	Mittel
1	25.0	8.1	24.0	3.6	12.8	2.7	0.36	0.041	0.37	0.025		
2	22.1	7.9	19.5	4.4	17.7	3.2	0.17	0.017	0.16	0.004		
3	12.0	3.4	26.2	2.8	7.4	1.2	0.41	0.043	0.40	0.021		
4	26.2	6.6	21.5	4.2	21.2	2.6	0.35	0.046	0.37	0.020		
5	18.6	5.6	23.5	3.6			0.44	0.040	0.41	0.017		
6	6.5	1.4	6.9	1.1			0.38	0.044	0.37	0.027		
7	11.5	2.6	6.7	0.8			0.29	0.017	0.31	0.014		
8	19.1	6.8	18.0	6.5			0.44	0.048	0.42	0.035		
9	21.0	4.9	23.8	4.6			0.26	0.047				
10	13.2	4.1	10.2	2.9			0.47	0.049	0.40	0.030		
11	6.7	1.9	5.7	1.4			0.24	0.038	0.38	0.047	0.30	0.053
12			18.4	1.6					0.33	0.027		
21					23.6	5.2					0.28	0.043
22					14.9	1.8					0.40	0.072
23					20.4	2.8					0.42	0.063

gewertet werden können. Im Maximum erreichte die *SFV* bei *Acer* einen Wert von 0.467 m h^{-1} (A10, Jahr 1999). Der Wert lag, A2 ausgenommen, um das 2-fache höher als der niedrigste gemessene Wert (0.257 m h^{-1} ; A9, Jahr 1999). Die Bandbreite der Maximalwerte war damit deutlich kleiner als bei der Esche.

Große Unterschiede ergeben sich bei der Betrachtung der einzelnen Meßjahre. So lagen bei beiden Arten die Mittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit im Jahr 2000 niedriger als im Jahr 1999. Hier muß allerdings berücksichtigt werden, daß aufgrund technischer Probleme die Meßperiode im Jahr 2000 um den Monat Juni verkürzt war. Dieser Monat ging im Jahr 1999 jedoch mit beträchtlichen Transpirationsraten in die Bilanz ein (vgl. Tab. 4.12). In Bezug auf die Maximalwerte waren die Unterschiede beim Bergahorn gering. Lediglich bei A11 lag das im Jahr 1999 ermittelte Maximum von 0.235 m h^{-1} um 38 % niedriger als der Wert aus dem Jahr 2000 von 0.381 m h^{-1} . Bei den anderen untersuchten Bäumen lag der Maximalwert des Jahres 2000 2 % (A6) bis 15 % (A10) unter dem des Jahres 1999. Bei der Esche waren die gefundenen Abweichungen jedoch deutlich höher. So lag der für F3 gefundene Maximalwert des Jahres 2001 von 7.4 m h^{-1} um 32 % unter dem Wert des Jahres 1999 (12.0 m h^{-1}) und um 72 % unter dem Maximum 2000 (26.2 m h^{-1}). Bei F1 lag das Maximum des Jahres 2001 um 42 % unter dem des Jahres 1999. Geringere Abweichungen ergaben sich für Bäume, wo insgesamt deutlich niedrigere Geschwindigkeiten gemessen wurden. So lag bei F6 das Maximum des Jahres 2000 nur um 6 % unter dem des Vorjahres, bei F11 betrug die Abweichung 15 %.

4.4.5 Massenflußrate

Aufgrund der hohen Saftflußgeschwindigkeiten ergaben sich für *Fraxinus* trotz der kleinen saftflußleitenden Flächen hohe Massenflußraten (Tab. 4.2). Für Individuen mit kleiner *DBH* wie z.B. F1 und F3 lagen die Maximalwerte bei 7.0 kg h^{-1} (F1, Jahr 1999) bzw. 10.9 kg h^{-1} (F3, Jahr 2000). Bei den größten der untersuchten Eschen wurden Maxima von 53.1 kg h^{-1} (F5, Jahr 2000) bzw. 55.2 kg h^{-1} (F23, Jahr 2001) ermittelt. Bezogen auf die baumspezifische Blattfläche ergaben sich daraus Transpirationsraten von $1.05 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bzw. $2.86 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Der höchste Wert wurde an F22 mit $5.04 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Jahr 2001) gemessen. Im Mittel lagen die Maxima bei der Esche mit $1.45 \pm 1.22 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ jedoch etwas niedriger als beim Bergahorn mit $1.60 \pm 0.70 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Bei dieser Art wurde der Höchstwert mit $2.71 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ an A4 im Jahr 2000 gemessen. Die Massenflußraten allerdings, aus denen diese Werte abgeleitet wurden, waren bei *Acer* deutlich geringer. Sie erreichten mit einem Maximum von 24.8 kg h^{-1} (A23, Jahr 2001) nur 45 % des bei *Fraxinus* gefundenen Werts. Für die meisten anderen Bergahorn-Bäume lagen die erreichten Maxima sogar deutlich unter 20 kg h^{-1} .

Tab. 4.10: Maximum und Mittelwert von Xylemsaftfluß und blattflächenbezogener Transpirationsrate, gemessen an den untersuchten Bäumen, für die Vegetationsperioden 1999 – 2001. Betrachteter Zeitraum 1999: 21 Mai – 30 Sep, 2000: 01 Mai – 30 Sep, 2001: 23 Apr – 30 Sep.

Baum	Xylemsaftfluß [kg h ⁻¹]						Transpiration [mmol m ⁻² LA s ⁻¹]					
	1999		2000		2001		1999		2000		2001	
	Max.	Mittel	Max.	Mittel	Max.	Mittel	Max.	Mittel	Max.	Mittel	Max.	Mittel
A1	13.3	1.5	14.1	0.9			1.31	0.15	1.45	0.10		
A2	8.7	0.8	8.2	0.2			0.64	0.06	0.63	0.02		
A3	17.1	1.8	17.1	0.9			1.90	0.20	2.00	0.10		
A4	13.8	1.8	14.7	0.8			2.42	0.31	2.71	0.15		
A5	7.0	0.6	6.7	0.3			1.21	0.11	1.22	0.05		
A6	11.2	1.3	11.2	0.8			2.29	0.27	2.40	0.18		
A7	4.7	0.3	5.4	0.2			1.53	0.09	1.83	0.08		
A8	17.2	1.9	16.8	1.4			1.53	0.17	1.57	0.13		
A9	7.1	1.3					0.68	0.12				
A10	21.0	2.2	18.2	1.4			2.49	0.26	2.26	0.17		
A11	9.8	1.6	16.3	2.0	13.4	2.4	0.46	0.07	0.80	0.10	0.59	0.10
A12			8.8	0.7					1.85	0.15		
A21					12.3	1.9					1.14	0.17
A22					18.5	3.3					2.18	0.39
A23					24.8	3.7					2.59	0.39
F1	7.0	2.3	6.4	1.0	5.0	1.0	0.48	0.16	0.44	0.07	0.48	0.10
F2	51.1	18.2	43.8	9.8	51.0	9.3	1.35	0.48	1.14	0.26	1.89	0.35
F3	5.5	1.6	10.9	1.2	3.8	0.6	0.80	0.23	1.56	0.17	0.76	0.12
F4	40.2	10.1	31.2	6.1	29.3	3.6	2.44	0.62	1.88	0.37	2.49	0.31
F5	40.8	12.2	53.1	8.2			0.82	0.24	1.05	0.16		
F6	4.8	1.0	5.9	0.9			0.55	0.12	0.67	0.11		
F7	7.0	1.6	8.2	1.0			0.34	0.08	0.39	0.05		
F8	32.7	11.6	40.2	14.5			1.08	0.38	1.31	0.47		
F9	23.5	5.5	51.8	10.1			1.59	0.37	3.47	0.67		
F10	25.5	8.0	11.5	3.3			1.01	0.32	0.45	0.13		
F11	4.7	1.4	2.4	0.6			0.91	0.26	0.46	0.11		
F12			6.0	0.5					1.13	0.10		
F21					33.5	7.4					4.75	1.05
F22					13.2	1.6					5.04	0.62
F23					55.2	7.7					2.86	0.40

Entsprechend deutlich fielen auch die Unterschiede zwischen den beiden Arten aus, wenn die Tagessummen des Wasserumsatzes im Vergleich standen. So wurden bei *Fraxinus* im Jahr 1999 Maximalwerte zwischen 62.2 kg d⁻¹ (F11, 11 Jul 99) und 967.5 kg d⁻¹ (F2, 11 Jul 99) erreicht. F2 stellt allerdings eine Ausnahme dar. Die an diesem Baum gemessenen Werte lagen insgesamt deutlich

höher als bei den in Größe und der Positionierung im Bestand vergleichbaren Bäumen *F5* und *F8*. Hier erreichte F_{\max} mit 560.7 kg d^{-1} bzw. 558.8 kg d^{-1} nur etwa 60 % des Wertes von *F2*. Auch die Mittelwerte des Wasserumsatzes während der belaubten Phase (21 Mai – 30 Sep 99) lagen mit $294 \pm 109 \text{ kg d}^{-1}$ (*F5*) und $280 \pm 160 \text{ kg d}^{-1}$ (*F8*) deutlich niedriger als bei *F2* ($438 \pm 204 \text{ kg d}^{-1}$). Alle untersuchten Eschen einbezogen, lag der Mittelwert während der belaubten Phase bei $161 \pm 160 \text{ kg d}^{-1}$, ohne *F2* bei $133 \pm 124 \text{ kg d}^{-1}$. Anders stellte sich die Situation im Jahr 2000 dar. Während der im Laufe der Vegetationsperiode erreichte Maximalwert von *F5* mit 588.6 kg d^{-1} etwas höher lag als 1999, lag der von *F8* erreichte Wert mit 424.2 kg d^{-1} deutlich niedriger. Am deutlichsten fiel der Unterschied jedoch bei *F2* aus. Hier wurden mit maximal 453.5 kg d^{-1} nur 47 % des Vorjahreswerts erreicht. *F11* wies erneut den niedrigsten Wert auf. Auch dieser lag mit 32.0 kg d^{-1} nur etwa halb so hoch wie im Vorjahr. Die Mittelwerte für den Zeitraum vom 01 Mai – 30 Sep 00 lagen zwischen $12 \pm 11 \text{ kg d}^{-1}$ (*F12*) und $242 \pm 150 \text{ kg d}^{-1}$ (*F9*). Unter Einbeziehung aller untersuchten Bäume lag der Wert bei $98 \pm 118 \text{ kg d}^{-1}$.

Der tägliche Wasserumsatz des Bergahorn lag im Vergleich mit der Esche deutlich niedriger. Auch die Schwankung der Größen im Vergleich der Meßperioden war geringer. So lagen die Maximalwerte im Jahr 1999 zwischen 33.3 kg d^{-1} (*A7*) und 161.8 kg d^{-1} (*A10*) und im Jahr 2000 zwischen 27.0 kg d^{-1} (*A12*) und 159.2 kg d^{-1} (*A8*). Im Mittel lagen die Werte während der belaubten Phase 1999 (21 Mai – 30 Sep 99) zwischen $6 \pm 6 \text{ kg d}^{-1}$ (*A7*) und $52 \pm 31 \text{ kg d}^{-1}$ (*A10*) und im Jahr 2000 (01 Mai – 30 Sep 00) zwischen $3 \pm 6 \text{ kg d}^{-1}$ (*A12*) und $53 \pm 42 \text{ kg d}^{-1}$ (*A10*). Der Mittelwert aller untersuchten Bäume über den betreffenden Zeitraum betrug im Jahr 1999 $33 \pm 25 \text{ kg d}^{-1}$ und im Jahr 2000 $33 \pm 35 \text{ kg d}^{-1}$.

4.4.6 Variabilität der Xylemsaftflußgeschwindigkeit im Querschnittsprofil

Die Untersuchung zur Variation der Saftflußgeschwindigkeit im Querschnittsprofil ergab in Bezug auf die maximale *SFV* eine etwas geringere Variabilität bei der Esche (Tab. 4.11). Die Standardabweichung lag bei drei Bäumen zwischen 4.4 – 5 %, nur bei *F21* betrug sie 9.5 %. Bei *Acer* lag die Standardabweichung zwischen 7.2 – 11.0 %. Die Werte der mittleren *SFV* im Meßzeitraum hatten generell eine etwas höhere Streubreite. Sie bewegte sich bei *F4*, *F21* und *F23* in einem Bereich von 7.4 – 12.5 %, bei *F21* lag sie mit 17.4 % deutlich darüber. Bei *Acer* wurde für *A21* mit 16.2 % die höchste Standardabweichung ermittelt. Für die anderen Bäume ergaben sich Werte von 10.4 – 14.3 %.

Tab. 4.11: Minimum, Maximum, Mittelwert und Standardabweichung der maximalen und der mittleren Saftflußgeschwindigkeit (*SFV*), gemessen von vier im 90°-Winkel um den Stamm von je vier *Acer*- bzw. *Fraxinus*-Bäumen installierten Graniersensoren. Betrachteter Zeitraum: 23 Apr – 30 Sep 2001.

	<i>Acer</i>				<i>Fraxinus</i>			
	A11	A21	A22	A23	F4	F21	F22	F23
Max. SFV [m h⁻¹]								
Minimum	0.276	0.246	0.322	0.353	19.2	19.8	14.7	18.7
Maximum	0.334	0.284	0.398	0.421	21.2	23.6	16.1	20.4
Mittelwert	0.299	0.265	0.355	0.381	20.3	21.3	15.2	19.7
Standardabw. [%]	8.7	7.2	11.0	9.2	4.9	9.5	5.0	4.4
Mittlere SFV [m h⁻¹]								
Minimum	0.042	0.032	0.054	0.048	2.3	3.7	1.5	2.2
Maximum	0.053	0.043	0.072	0.063	2.6	5.2	1.8	2.8
Mittelwert	0.048	0.037	0.065	0.056	2.5	4.5	1.7	2.6
Standardabw. [%]	10.4	16.2	13.8	14.3	7.4	17.4	10.7	12.5

4.4.7 Bezugsgrößen

Die zum Teil deutlich niedrigeren Saftflußgeschwindigkeiten, die im Jahr 2000 an den untersuchten Eschen gemessen wurden, fanden sich auch wieder in der Relation des Saftflusses zu Bezugsgrößen wie *DBH*, *BA*, *LA* und *SA* (Abb. 4.20). Exponentielle Ausgleichsfunktionen wurden als geeignet befunden, die Beziehung der mittleren täglichen Saftflußrate während der Vegetationsperiode zu *DBH*, *BA* und *SA* zu beschreiben, während eine lineare Beziehung zur Blattfläche bestand. Die Korrelation der Meßwerte mit *DBH* und *BA* fiel in beiden Jahren gering aus. Die Korrelationskoeffizienten erreichten Werte von 0.60 bis 0.71. Auch die Korrelation zwischen Saftfluß und Blattfläche des Baumes war gering. Für das Jahr 2000 lag der Korrelationskoeffizient nur bei 0.47. Gute Übereinstimmung der Meßwerte wurde hingegen in Bezug zu Saftflußfläche erzielt. Hier erreichten die Korrelationskoeffizienten in beiden betrachteten Vegetationsperioden mit 0.88 vergleichsweise hohe Werte. Ähnlich stellte sich die Situation bei *Acer* dar (Abb. 4.21). Der mittlere tägliche Saftfluß wies in beiden Jahren eine deutliche Korrelation mit der Saftflußfläche auf. In Bezug zu *DBH* und *BA* hingegen war die Streuung der Meßwerte vor allem im Jahr 2000 größer. Die Blattfläche der untersuchten Bäume ergab beim Bergahorn in keiner der beiden betrachteten Vegetationsperioden eine sinnvolle Bezugsbasis für den Saftfluß.

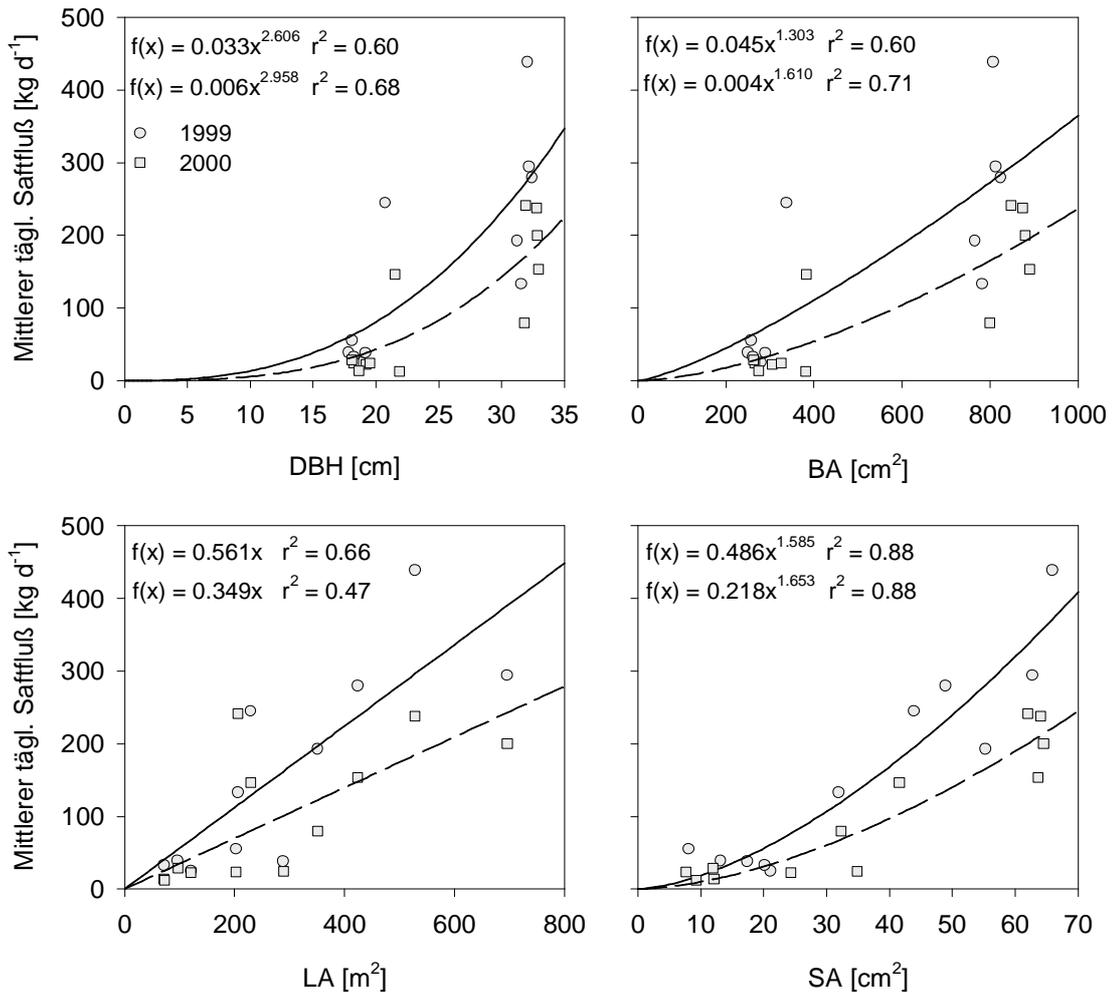


Abb. 4.20: Mittelwert des täglichen Xylemsaftflusses während der Vegetationsperioden 1999 und 2000, gemessen an den untersuchten Eschen, in Relation zum Brusthöhendurchmesser (*DBH*), zur Basalfläche (*BA*), zur saftflußleitenden Fläche (*SA*) sowie zur Blattfläche (*LA*) des jeweiligen Baumes.

Bei beiden Arten ergab sich für den Bezug der maximalen Safflußrate zur Basalfläche nur eine schwache lineare Korrelation (Abb. 4.22). Die Korrelationskoeffizienten sind mit $r^2 = 0.55$ (*Acer*) und $r^2 = 0.71$ (*Fraxinus*) sehr niedrig. Bei der Esche ist der gegenüber dem Bergahorn höhere Wert vermutlich auf die eng beieinanderliegenden Datenpunkte für Bäume unter 400 cm² Basalfläche zurückzuführen. Im Bereich von 400 – 800 cm² *BA* lagen zudem kaum Meßwerte vor. A2 wurde aufgrund der insgesamt niedrigen Safflußraten nicht in die Berechnung der Ausgleichsfunktion einbezogen.

Abb. 4.23a,b zeigt die Beziehungen zwischen der Safflußgeschwindigkeit und den klimatischen Parametern, wie sie von der Freiflächen-Klimastation bzw. den Bodenfeuchtesensoren auf den Meßflächen gemessen wurden. Die Bäume, deren Meßwerte verwendet wurden, waren zufällig ausgewählt. Um die Meßwerte vergleichen zu können, wurde als Bezug die maximale

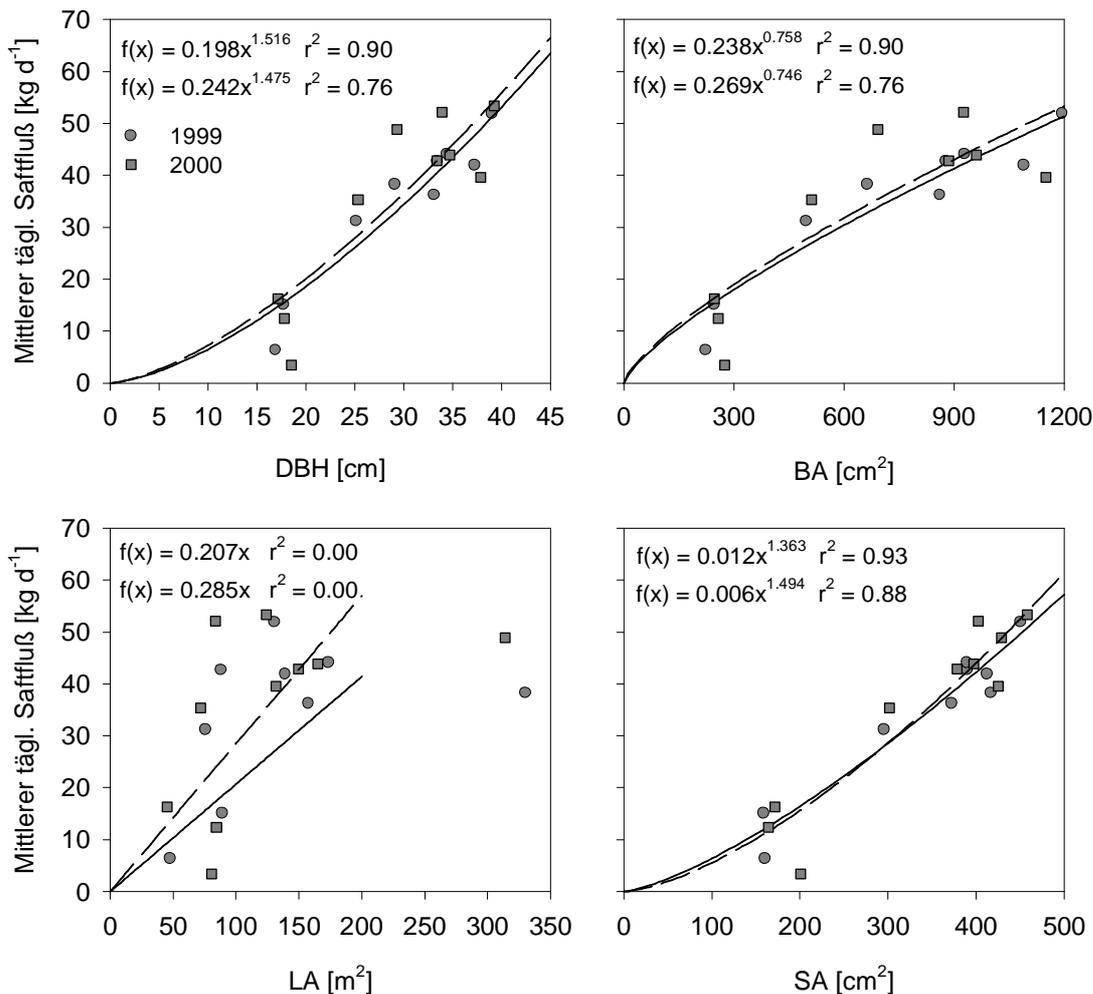


Abb. 4.21: Mittelwert des täglichen Xylemsaftflusses während der Vegetationsperioden 1999 und 2000, gemessen an den untersuchten Bergahorn-Bäumen, in Relation zum Brusthöhendurchmesser (DBH), zur Basalfläche (BA), zur saftflußleitenden Fläche (SA) sowie zur Blattfläche (LA) des jeweiligen Baumes.

Saffflußgeschwindigkeit des betreffenden Baumes während der Vegetationsperiode verwendet. Das aus diesen Daten konstruierte Modell des Saffflusses (s.a. Kap. 4.4.13) wurde aus den an geraden Tagen erhobenen Daten während der Vegetationsperiode 1999 erstellt. Daher sind auch nur diese dargestellt (s.a. Abb. 4.43; Gleichungen der Einhüllenden s.a. Tab. 4.13). In Bezug auf die Lufttemperatur zeigten die jeweils erzielten Höchstwerte der Saffflußgeschwindigkeit bei beiden Arten einen sigmoidalen Anstieg mit steigender Temperatur. Während bei der Esche jedoch 50 % der maximal gemessenen Rate bereits bei einer Temperatur von 12.4 °C möglich waren, erreichte der Bergahorn bei dieser Temperatur maximal 12 % der maximal möglichen Rate. Bei der Esche wurde das Temperaturoptimum des Saffflusses bereits bei einer Temperatur von 23.6 °C erreicht, beim Bergahorn erst bei 27.1 °C. Der Bereich, wo maximale Saffflußraten möglich waren, war bei *Acer* zudem sehr schmal, denn ab einer Temperatur über 29 °C war eine erneute Reduktion der Werte zu beobachten.

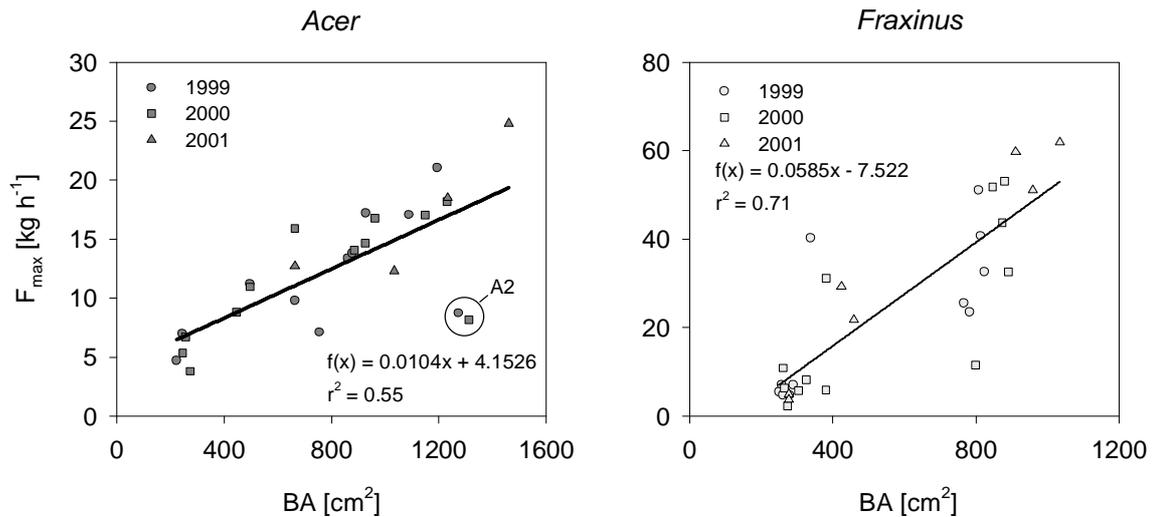


Abb. 4.22: Maximale stündliche Saftflußrate (F_{\max}) der untersuchten Bäume während der Vegetationsperioden 1999 – 2001 in Bezug zur Basalfläche (BA). A2 wurde nicht in die Berechnung der Ausgleichsfunktion einbezogen.

In Bezug auf die Globalstrahlung waren bei *Fraxinus* maximale Saftflußraten erst bei Werten über 813 J m⁻² s⁻¹ möglich. Bei *Acer* lag der Wert etwa 100 J m⁻² s⁻¹ tiefer. Die Form der Meßpunktwolke bei *Fraxinus* mit sehr hohen möglichen *SFV*-Werten auch bei geringen Lichtintensitäten und während der Nacht resultiert aus hohen Saftflußraten während der Dunkelphase, wie sie vor allem in Phasen von Wassermangel bei den Eschen zu beobachten waren (s.a. Kap. 4.4.9).

In Bezug auf das Sättigungsdefizit der Luft wurden bei der Esche maximale Saftflußraten bei Werten oberhalb von 1.36 kPa gemessen. Beim Bergahorn erfolgte der Anstieg der Höchstwerte deutlich langsamer, und ein Optimum wurde erst bei 2.56 kPa erreicht. Bei diesem Wert wurden bei den Eschen schon suboptimale Saftflußgeschwindigkeiten gemessen. Bereits bei *VPD*-Werten oberhalb von 1.95 kPa gingen die erreichten Höchstwerte deutlich zurück. Beim Bergahorn war dies erst bei Werten oberhalb von 2.78 kPa zu beobachten. Der Kurvenverlauf der Einhüllenden bei niedrigen Sättigungsdefiziten folgt bei beiden Arten nicht dem Rand der Meßwertwolke. Die Form der Einhüllenden wurde im Hinblick auf das Modell so gewählt, daß das Vorhandensein eines *VPD* als notwendige Bedingung für einen möglichen Saftstrom gilt.

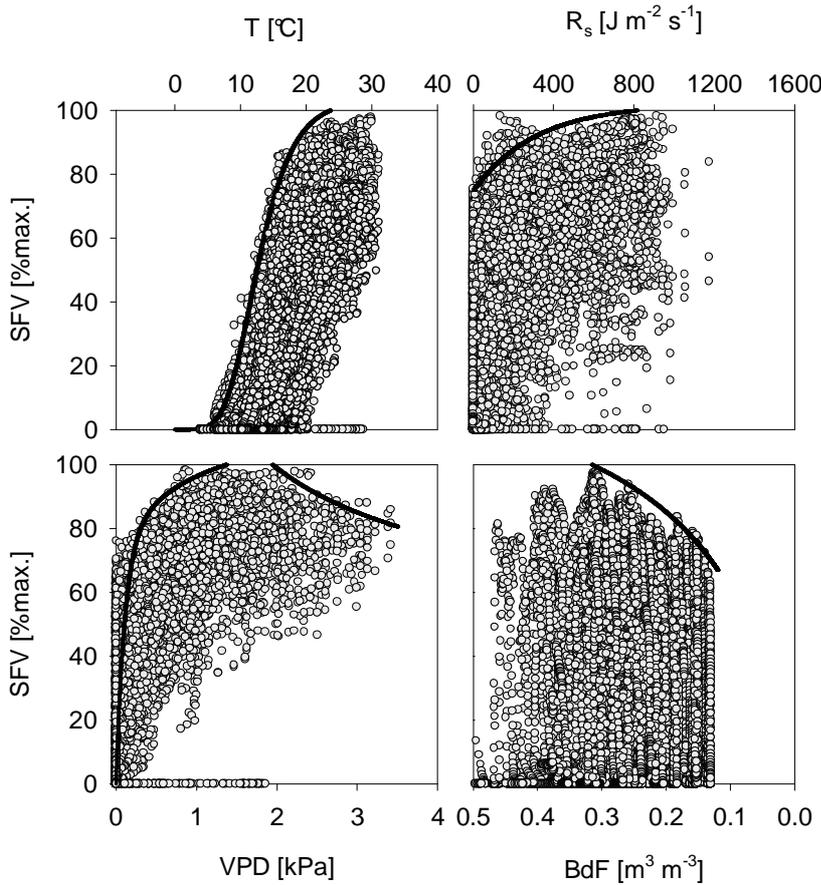


Abb. 4.23a: Xylemsaftfluß-Geschwindigkeit (SFV), bezogen auf den Maximalwert, in Relation zu den Klimaparametern Lufttemperatur (T), Globalstrahlung (R_s), Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) und volumetrischer Wassergehalt des Oberbodens (BdF) für drei zufällig ausgewählte *Fraxinus*-Bäume (F3, F7, F8). Datenbasis: Gerade Tage Mai – Sep 1999, Meßintervall: 15 min. s.a. Modellbildung Kap. 3.4.7 u. 4.4.13. Formeln der Einhüllenden: Tab. 4.13.

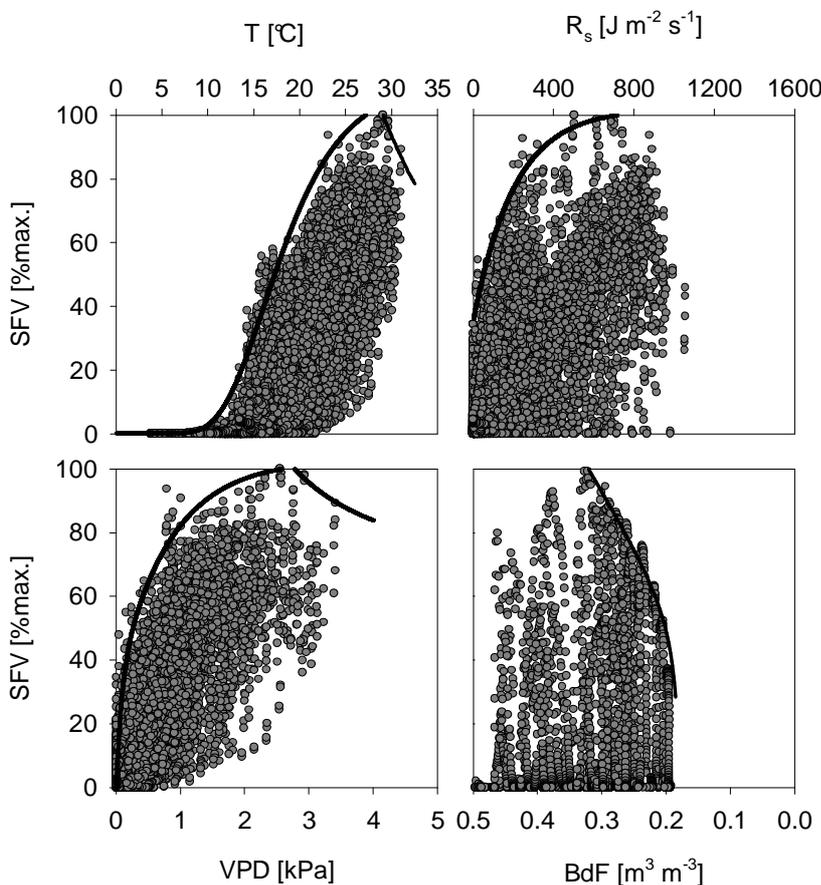


Abb. 4.23b: Xylemsaftfluß-Geschwindigkeit (SFV), bezogen auf den Maximalwert, in Relation zu den Klimaparametern Lufttemperatur (T), Globalstrahlung (R_s), Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) und volumetrischer Wassergehalt des Oberbodens (BdF) für zufällig ausgewählte *Acer*-Bäume (A3, A5, A8 BdF: A11). Datenbasis: Gerade Tage Mai – Sep 1999, Meßintervall: 15 min. s.a. Modellbildung Kap. 3.4.7 u. 4.4.13. Formeln der Einhüllenden: Tab. 4.13.

4.4.8 Austriebsphase

Die Zunahme des Xylemsaftflusses mit dem Beginn des Laubaustriebs wurde am Beispiel der Vegetationsperiode 2000 näher untersucht. Der Austrieb der untersuchten Bäume fiel in diesem Jahr in eine niederschlagsarme Phase mit ungewöhnlich hohen Tagesmitteltemperaturen (Abb. 4.24). So wurden am 27 Apr im Mittel 17.3 °C erreicht. Der Tageshöchstwert der Lufttemperatur im betrachteten Zeitraum (16 Apr – 09 Mai 00) wurde am 06 Mai mit 25.3 °C gemessen. An klaren Strahlungstagen Ende April erreichte R_s im Waldunterwuchs bis zu 506 J m⁻² s⁻¹. In dieser Zeit sank der Wassergehalt des Oberbodens auf Fläche II, unterbrochen nur von wenigen Niederschlagsereignissen (23 Apr, 29 Apr, 03 Mai), von Tagesmittelwerten um 0.38 m³ m⁻³ (16 Apr) auf 0.30 m³ m⁻³ (09 Mai). Auf Fläche I ging der Wert bis auf 0.28 m³ m⁻³ zurück. Der zeitliche Verlauf des Xylemsaftflusses unter dieser standörtlichen Situation ist in Abb. 4.24 am Beispiel eines Bergahorns von Meßfläche III (A6) und einer Esche von Meßfläche II (F9) dargestellt. Die Tage vom 16 – 20 Apr repräsentieren bei beiden Bäumen den Saffflußverlauf, wie er im Tagesgang während der unbelaubten Phase häufig gemessen werden konnte (s.a. Kap. 4.4.10). Die Raten waren mit Höchstwerten von 0.40 kg h⁻¹ (A6, 16 Apr) und 3.52 kg h⁻¹ (F9, 16 Apr) niedrig und erreichten damit nur 3.5 % bzw. 6.8 % des während der Vegetationsperiode gemessenen Höchstwerts. Bei A6 konnte ein deutlicher Anstieg der Maxima ab dem 25 Apr beobachtet werden. Die Raten stiegen auf Höchstwerte von 1.97 kg h⁻¹ (25 Apr) bis 6.27 kg h⁻¹ (27 Apr), was 17.6 % bzw. 56.1 % des Jahreshöchstwerts entspricht. Wenige Tage später wurden bereits 85 % erreicht (9.57 kg h⁻¹, 08 Mai). Auch an F9 konnten in den letzten Apriltagen steigende Saffflußraten gemessen werden. Die Werte erreichten jedoch mit 9.78 kg h⁻¹ (26 Apr) nur maximal 19 % des während der Vegetationsperiode gemessenen Maximalwerts. Hier wurden erst am 04 Mai stark steigende Saffflußraten gemessen, die mit Werten von 31.5 kg h⁻¹ (04 Mai) bis 46.1 kg h⁻¹ (08 Mai) deutlich über den an den Vortagen gemessenen Werten lagen und mit 61 % bzw. 89 % bereits nahe an den Jahreshöchstwert heranreichten. Ähnlich verhielt es sich mit der ermittelten Tagessumme. Sie lag am 08 Mai mit 72.4 kg d⁻¹ (A6) bzw. 511.2 kg d⁻¹ (F9) bei 71 % bzw. 93 % des gemessenen Jahreshöchstwerts. Auf die Meßflächen bezogen, erreichte Fläche II am 09 Mai mit 3.37 mm d⁻¹ bereits 82 % des Jahreshöchstwerts. Fläche III lag bei 4.20 mm d⁻¹ oder 74 % des Maximalumsatzes und damit etwas niedriger. Der hier für A6 und F9 detailliert beschriebene starke Anstieg der Saffflußraten während der Austriebsphase konnte in diesem Zeitraum auch an den anderen untersuchten Bäumen festgestellt werden. Dabei verhielten sich die Bäume der jeweiligen Art weitgehend synchron. So konnte der für F9 für den 04 Mai beschriebene starke Anstieg der Saffflußraten auch bei allen anderen untersuchten Eschen beobachtet werden. Zwar wurden (wie bei F9 auch bei F4, F7 und F10) bereits ab dem 25 Apr höhere Raten gemessen werden. Sie erreichten aber bei weiten nicht das Niveau vom 04 Mai. Bei den betrachteten Bergahorn-Bäumen hingegen stiegen die Saffflußraten bei freundlicher

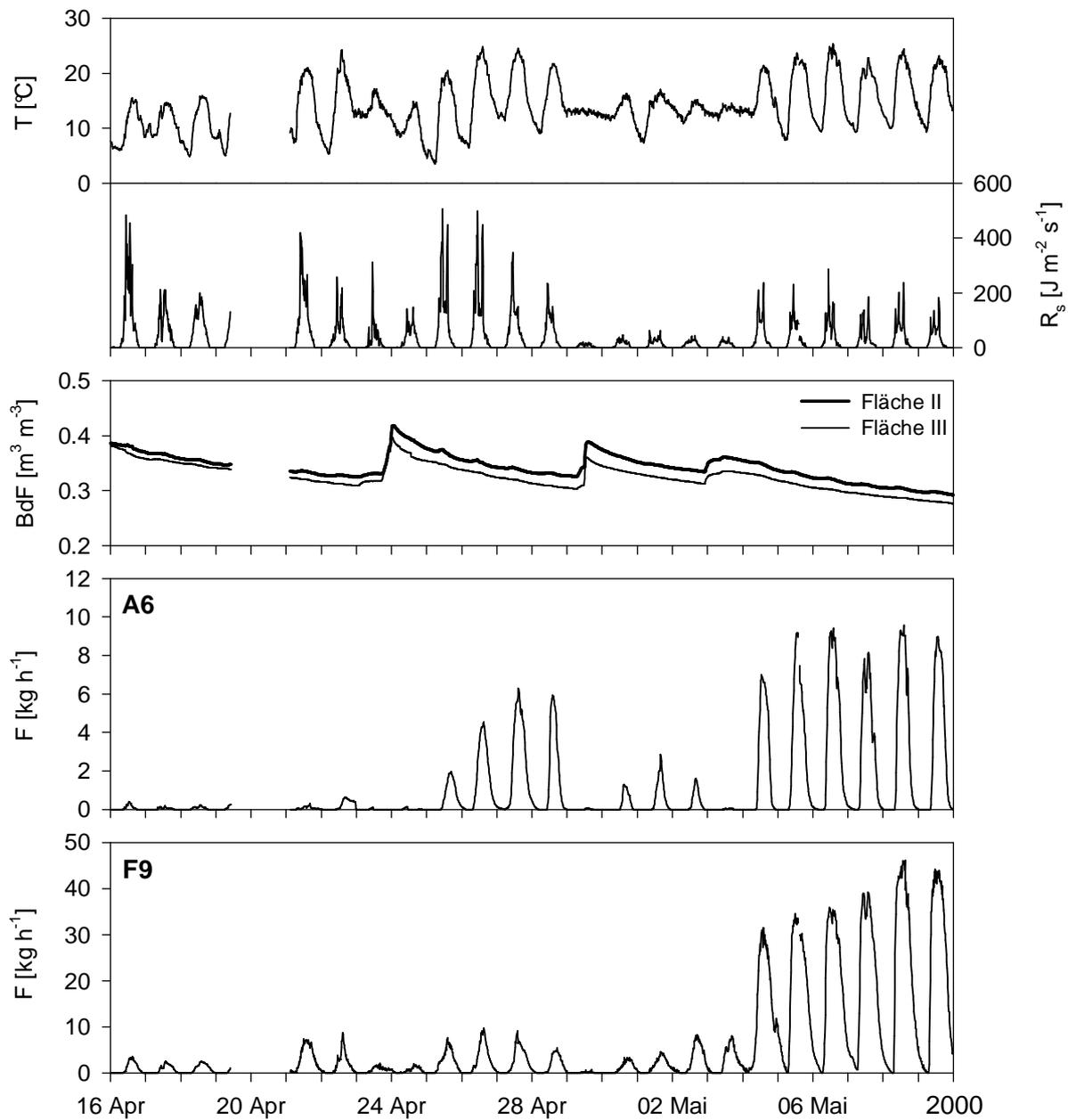


Abb. 4.24: Zeitlicher Verlauf des Xylemsaftflusses (F) von A6 und F9 sowie der Lufttemperatur (T), des Wassergehalts des Oberbodens (BdF) und der Globalstrahlung (R_s), gemessen an der Klimastation im Waldunterwuchs, während der Austriebsphase im Frühjahr 2000. Keine Daten liegen vor für den Zeitraum vom 19 Apr 00 1015h – 21 Apr 00 0245h.

Witterung bereits Ende April deutlich an. Lediglich bei A5 und A10 wurde erst ab dem 04 Mai eine deutliche Zunahme festgestellt.

4.4.9 Wassermangel

Das Verhalten der beiden untersuchten Arten unter dem Einfluß von Wassermangel wurde exemplarisch für die benachbart wachsenden Bäume *A11* und *F1* näher untersucht. Während der ausgeprägten Trockenphase im Juli und August 1999 sank der volumetrische Wassergehalt des Oberbodens von Fläche I innerhalb weniger Tage von $0.322 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ am 25 Jul auf $0.174 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ am 05 Aug, wo kurzzeitige, aber intensive Niederschläge (05 Aug: 5.7 mm, 07 Aug: 9.1 mm) die Dürreperiode beendeten (Abb. 4.25). Die Lufttemperatur stieg tagsüber auf Werte zwischen $25 \text{ }^\circ\text{C}$ und über $30 \text{ }^\circ\text{C}$ (Maximum: $31.1 \text{ }^\circ\text{C}$, 01 Aug). Nachts ging die Temperatur bis $9.3 \text{ }^\circ\text{C}$ (29 Jul) zurück, lag aber in den meisten Nächten bei $12 - 13 \text{ }^\circ\text{C}$. Mit Ausnahme der klaren Strahlungstage vom 27 - 29 Jul zogen an den restlichen Tagen spätestens zur Mittagszeit Wolken auf, die sich über den Nachmittag hin mit heiteren Abschnitten abwechselten. Die Globalstrahlung erreichte einen Höchstwert von $927 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ am 05 Aug. Zu Beginn der Trockenphase war das *VPD* vergleichsweise niedrig. Am 25 - 28 Jul lagen die Tageshöchstwerte unter 2 kPa. In den folgenden Tagen stiegen die Werte an und am 01 Aug wurde mit 3.41 kPa der Höchstwert verzeichnet. In den meisten Nächten ging das Sättigungsdefizit bis auf den Nullwert zurück. In den Nächten vom 25 - 29 Jul und auch in der Nacht auf den 03 Aug bestand das *VPD* jedoch fort. Der höchste Wert während der Dunkelphase wurde am 25/26 Jul gemessen (0.42 kPa).

Der Xylemsaftfluß zeigen der untersuchten Individuen zeigte unter diesen Evaporationsbedingungen ein unterschiedliches Verhalten. Bei *A11* ähnelten die diurnalen Kurven des Saftflusses, besonders an klaren Tagen, derjenigen der Globalstrahlung. Der Saftfluß setzte am Morgen mit einer Verzögerung von 2 - 2.5 h gegenüber der Lichtperiode ein und erreichte um die Mittagszeit ein Maximum. Mit abnehmender Helligkeit am Abend gingen die Werte stark zurück. Schwankungen der klimatischen Parameter folgte der Saftfluß innerhalb von 1 - 2 Meßintervallen (15 - 30 min). Der Nullwert wurde in den Nächten zu Beginn der Trockenphase oft erst in den frühen Morgenstunden des folgenden Tages erreicht. Die während der Nacht gemessenen Raten waren jedoch im Vergleich zu den am Tage erreichten sehr gering. Mit fortschreitender Trockenheit gingen die Tagesmaxima stark zurück. Während am 28 Jul noch Saftflußraten bis 7.4 kg h^{-1} gemessen wurden, lag der Höchstwert am 04 Aug bei 3.1 kg h^{-1} , was einem Rückgang um 58 % entspricht. Die Tagessumme reduzierte sich von 77.8 kg d^{-1} am 28 Jul auf 30.6 kg d^{-1} am 04 Aug, ein Rückgang um 60 %. Mit den Niederschlägen am 05 Aug und dem folgenden Anstieg des Bodenwassergehalts stieg auch die Xylemsaftflußrate an. Am 06 Aug wurden im Maximum 4.8 kg h^{-1} gemessen bei einer Tagessumme von 43.6 kg d^{-1} . Gegenüber den am 04 Aug gemessenen Werten entspricht dies einer Steigerung von 54 % bzw. 42 %. Im Gegensatz zu *A11* kam der Xylemsaftfluß von *F1* während der Trockenphase überhaupt nicht zum Erliegen.

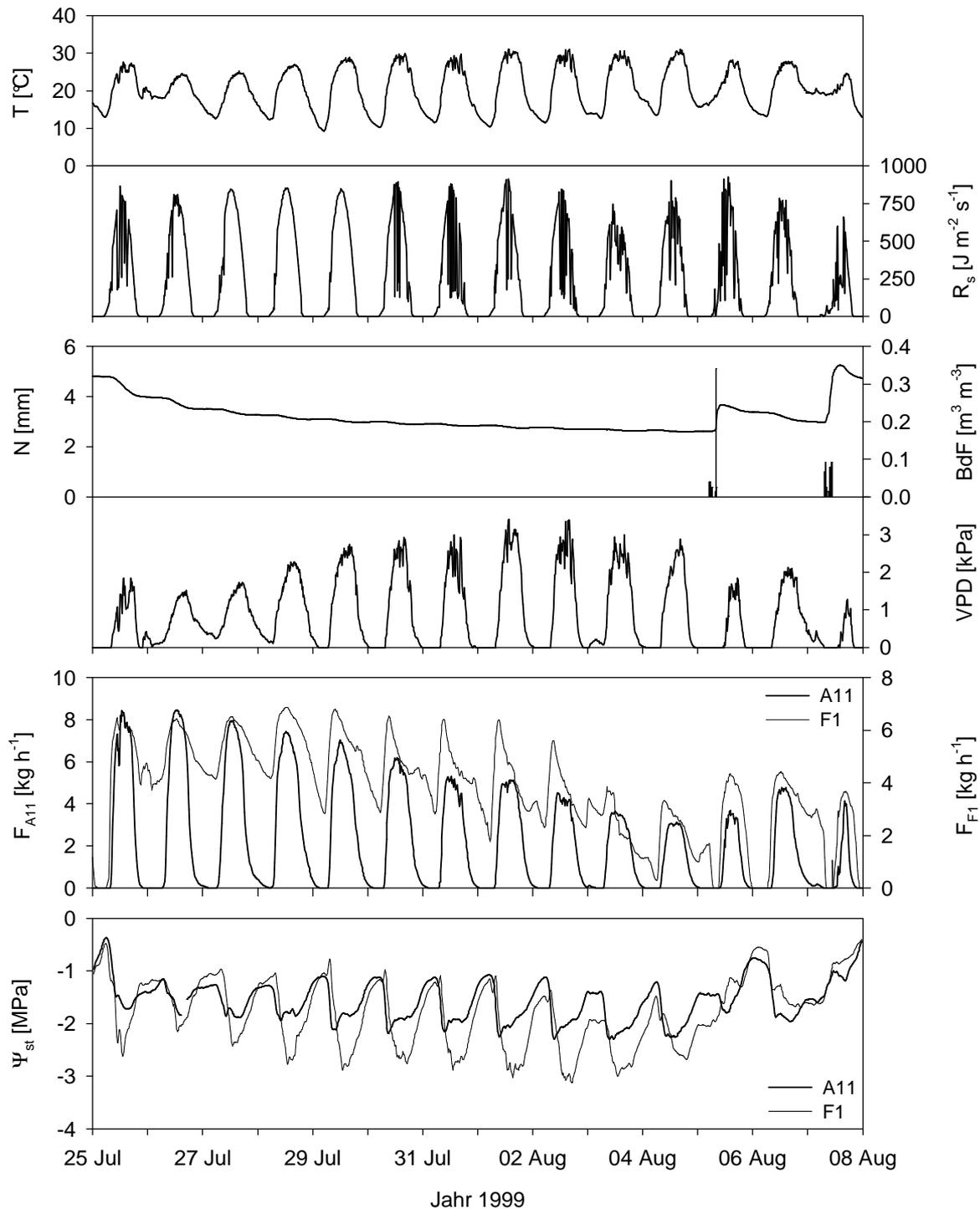


Abb. 4.25: Zeitlicher Verlauf von Xylemsaftfluß und Stamm-Wasserpotential (Ψ_{st} ; laufendes Mittel aus fünf Werten) von *A11* und *F1* während einer trocken-warmen Phase im Jahr 1999. Ebenfalls dargestellt sind die klimatischen Parameter Lufttemperatur (T), Globalstrahlung (R_s), volumetrischer Bodenwassergehalt (BdF), Niederschlag (N) und das Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD).

Ca. 45 – 60 min nach Beginn der Lichtperiode erfolgte ein steiler Anstieg der Saftflußraten (Maximum: 6.8 kg h^{-1} , 28 Jul). Wie bei *A11*, waren Reaktionen des Saftflusses auf Änderungen der Klimafaktoren tagsüber nach ein bis zwei Meßintervallen (15 – 30 min) erkennbar. Am Nachmittag gingen die Werte

zurück, setzten sich aber auch während der Nachtstunden mit z.T. beträchtlichen Werten fort. So wurden am 28 Jul vor Beginn der Lichtperiode noch Saffflußraten von 4.2 kg h^{-1} gemessen. Während die Rate in den meisten Nächten kontinuierlich abnahm, kam es in der Nacht vom 25 Jul auf den 26 Jul zu einer Steigerung, die mit einem Anstieg des *VPD* und einer leichten Erwärmung der Umgebungsluft einherging. Bei *A11* gingen die erreichten Tagesmaxima in den folgenden Tagen deutlich zurückgingen, wurden für *F1* ähnlich hohe Werte wie zu Beginn der Trockenheit verzeichnet. Die Maxima traten jedoch bereits in den Vormittagsstunden auf und nahmen dann über den Tag hin stark ab. Ab 02 Aug gingen schließlich auch die Höchstwerte zurück. Am 04 Aug wurden mit 3.3 kg h^{-1} nur 79 % des Werts vom 28 Jul erreicht. In der folgenden Nacht kam auch der nächtliche Safffluß zum Erliegen. Die Tagessummen gingen in diesem Zeitraum von 134.6 kg d^{-1} (28 Jul) auf 45.4 kg d^{-1} (04 Aug) zurück, was einem Rückgang um 65 % entspricht. Auch bei *F1* nahmen die Werte mit dem Ende der Trockenheit zu. So wurde am 06 Aug ein Maximum des Saffflusses von 4.4 kg h^{-1} gemessen. Die Tagessumme erreichte 60.0 kg d^{-1} . Gegenüber den entsprechenden Werten von 04 Aug entspricht dies einer Steigerung von jeweils einem Drittel.

Auch das Stamm-Wasserpotential zeigte einen unterschiedlichen Verlauf bei den betrachteten Bäumen. Während bei *A11* die Werte nur für kurze Zeit nach Saffflußbeginn am Morgen unter -2 MPa sanken und es bereits am Vormittag zu einer leichten Erholung kam, nahmen die Tagesminima bei *F1* während der Trockenphase deutlich ab und lagen am 02 Aug bei -3.1 MPa . Die Predawn-Werte blieben bei *A11* nach einer starken Absenkung zu Beginn der Trockenphase weitgehend stabil bei ca. -1.1 MPa . Erst am 03 Aug ist eine leichte Absenkung auf -1.4 MPa zu beobachten. Bei *F1* hingegen sank auch Ψ_{PD} ab dem 01 Aug deutlich von Ausgangswerten bei -1 MPa auf -1.9 MPa (03 Aug). Mit dem Einsetzen der Niederschläge erholt sich das Stamm-Wasserpotential bei beiden Bäumen rasch.

Abb. 4.26a zeigt die Beziehung zwischen Safffluß und Stammwasserpotential von *A11* und *F1* während dieser Zeit. Bei *A11* bestand zwischen Ψ_{st} und der Veränderung des Saffflusses nahezu keine Beziehung. So wurden am 26 Jul und 28 Jul zwar hohe Saffflußraten gemessen, das Stammwasserpotential sank jedoch kaum. Mit fortschreitender Trockenheit sank der Wert vor allem nach Transpirationsbeginn am Morgen stärker ab, erholte sich jedoch bereits vor der Mittagszeit leicht und veränderte sich trotz vergleichsweise hoher Saffflußraten für den verbleibenden Teil der Lichtperiode kaum (Abb. 4.26b). Bei der untersuchten Esche hingegen ist in der Beziehung zwischen den beiden Größen eine deutliche Hysterese erkennbar. Am Beispiel des Tagesgangs vom 30 Jul wird deutlich, daß das Stammwasserpotential bereits kurz nach Transpirationsbeginn stark abzufallen begann (0715h) und auch bei zurückgehenden Saffflußraten ab 0845h weiter sank. Eine Erholung setzte erst am späten Nachmittag ein. Ein ähnlicher Verlauf war bei *F1* bereits zu Beginn der

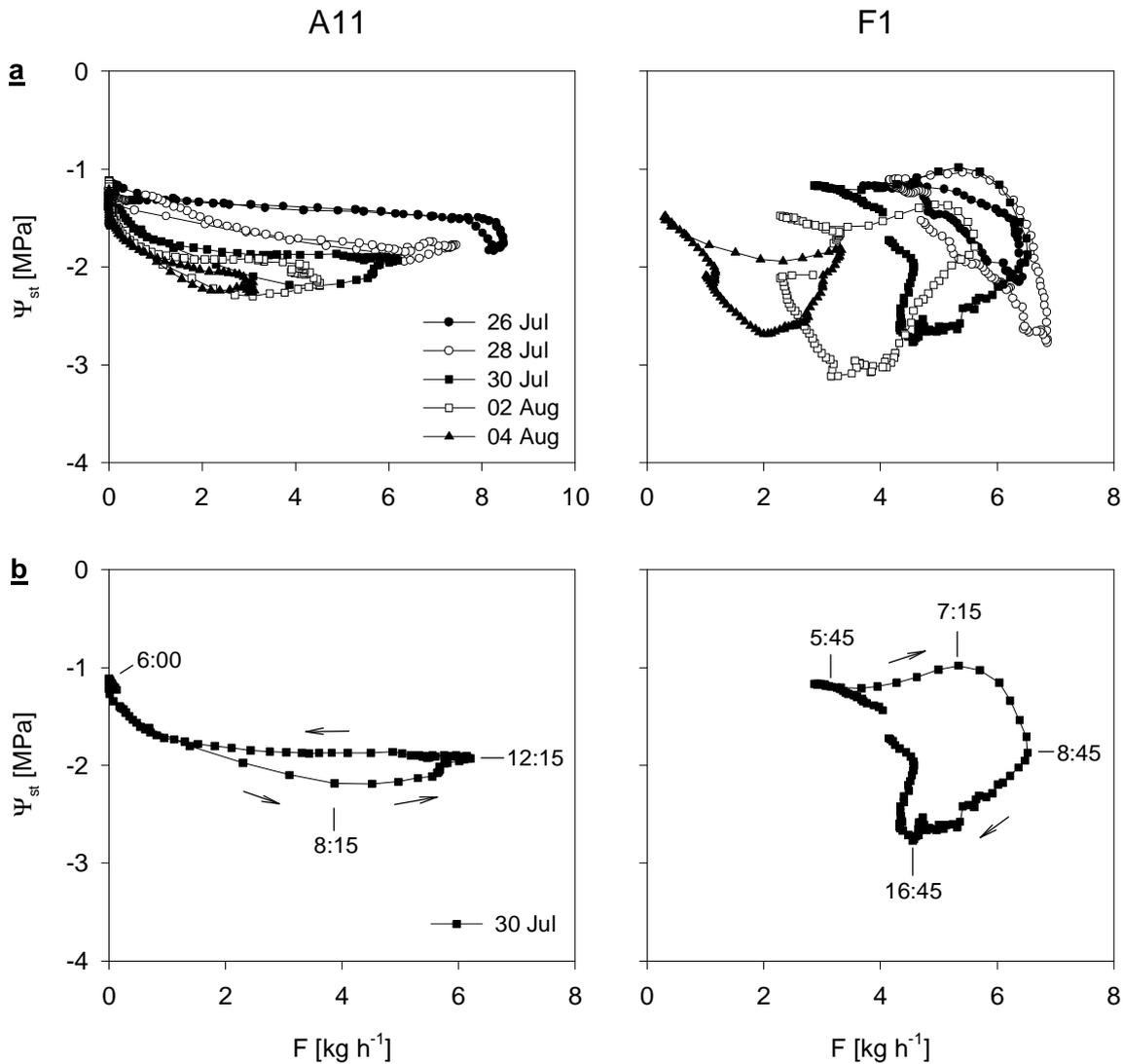


Abb. 4.26a: Stamm-Wasserpotential (Ψ_{st}) in Bezug zum Xylemsaftfluß (F) von A11 und F1 an 5 Tagen während einer trocken-warmen Phase im Jahr 1999 (s.a. Abb. 4.8) und (b) am 30 Jul 99 (Zeitangaben in Ortszeit).

Trockenphase zu beobachten (Abb. 4.26a). Jedoch blieb hier der Rückgang der Saftflußraten trotz sinkender Wasserpotentialwerte bis zum späten Nachmittag aus.

Eine Auftragung der Ergebnisse aus den Xylemsaftfluß- und den Wasserpotentialmessungen gegen die potentielle Evapotranspiration verdeutlicht das unterschiedliche Verhalten der untersuchten Bäume (Abb. 4.27, 4.28). Bei A11 stieg die Transpirationsrate linear mit zunehmendem Evaporationspotential an. Das Maximum wurde während des betrachteten Zeitraums jeweils um die Mittagszeit erreicht. Während jedoch zu Beginn der Trockenphase noch bis zu $7.1 \cdot 10^{-6} \text{ kg m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$ (Abb. 4.27, 26 Jul) gemessen wurden, sank das Maximum in den folgenden Tagen deutlich ab und erreichte am 04 Aug nur $2.6 \cdot 10^{-6} \text{ kg m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$. Auch nach der Trockenphase blieben die erreichten Transpirationsraten im Verhältnis zu E_0 gering (Abb. 4.27, 07 Aug). Das Stamm-Wasserpotential sank während der

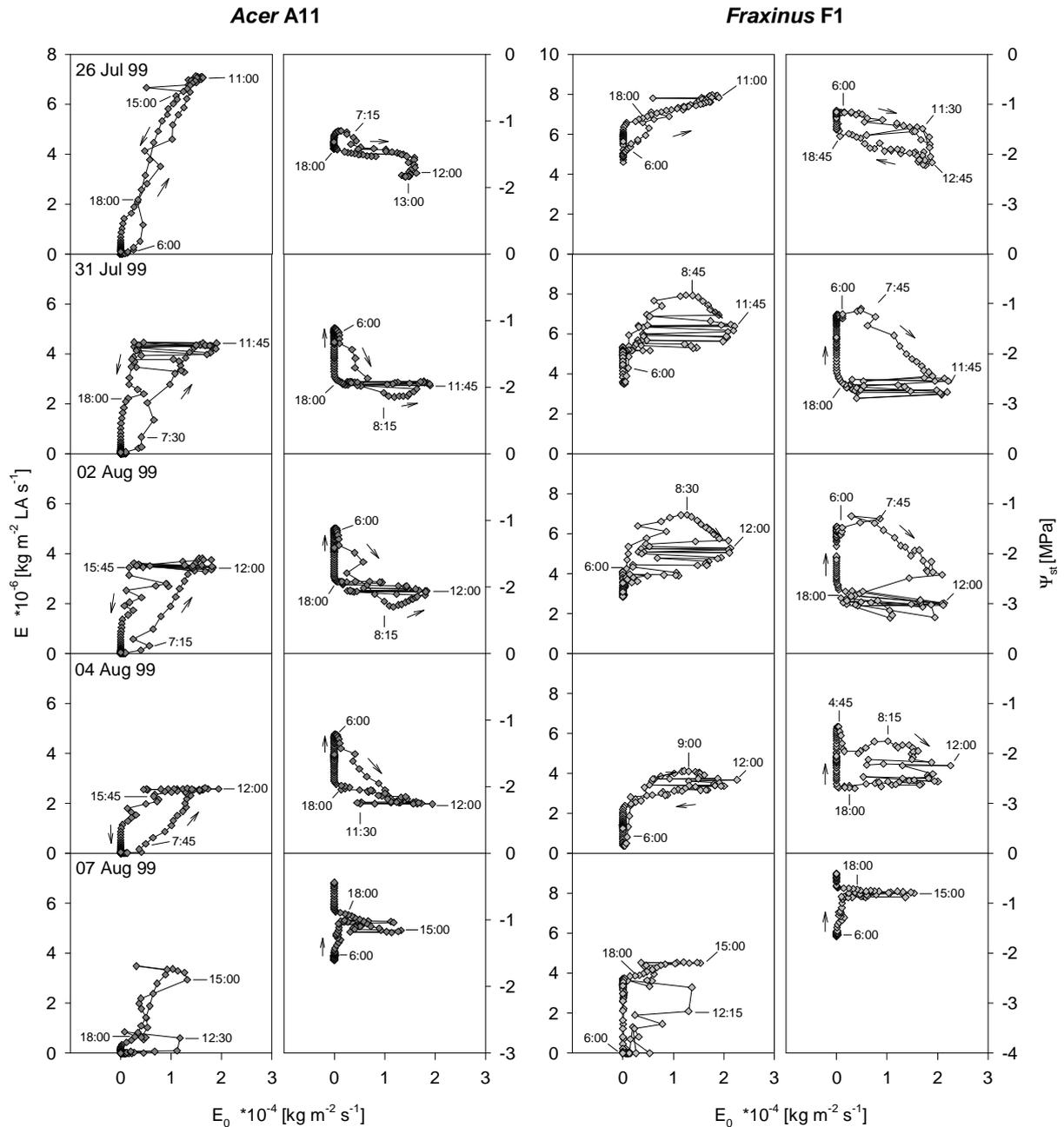


Abb. 4.27 u. 4.28: Blattflächenbezogene Transpirationsrate (E) und Stamm-Wasserpotential (Ψ_{st}) von *A11* und *F1* in Bezug zur potentiellen Evapotranspiration (E_0) an fünf ausgewählten Tagen während einer Trockenphase im Jahr 1999. Zeitangaben in Ortszeit

Trockenphase mit Transpirationsbeginn am morgen stark ab, erreichte das Tagesminimum jedoch bereits um 0815h (Abb. 4.27, 31 Jul u. 02 Aug), so daß bereits bis zum Mittag leicht steigende Werte gemessen wurden. Während E_0 den Tageshöchstwert erreichte, stabilisierte sich Ψ_{st} bei ca. -2 MPa und stieg mit dem Ende der Lichtperiode am frühen Abend weiter an. Im Gegensatz dazu fiel Ψ_{st} bei *F1* fast während der gesamten Lichtperiode. Besonders stark war der Abfall während der Vormittagsstunden (Abb. 4.28, 31 Jul u. 02 Aug). Die Tagesminima wurden oft erst am Nachmittag erreicht, bevor die Werte am frühen Abend wieder anstiegen. Während zu Beginn der Trockenphase

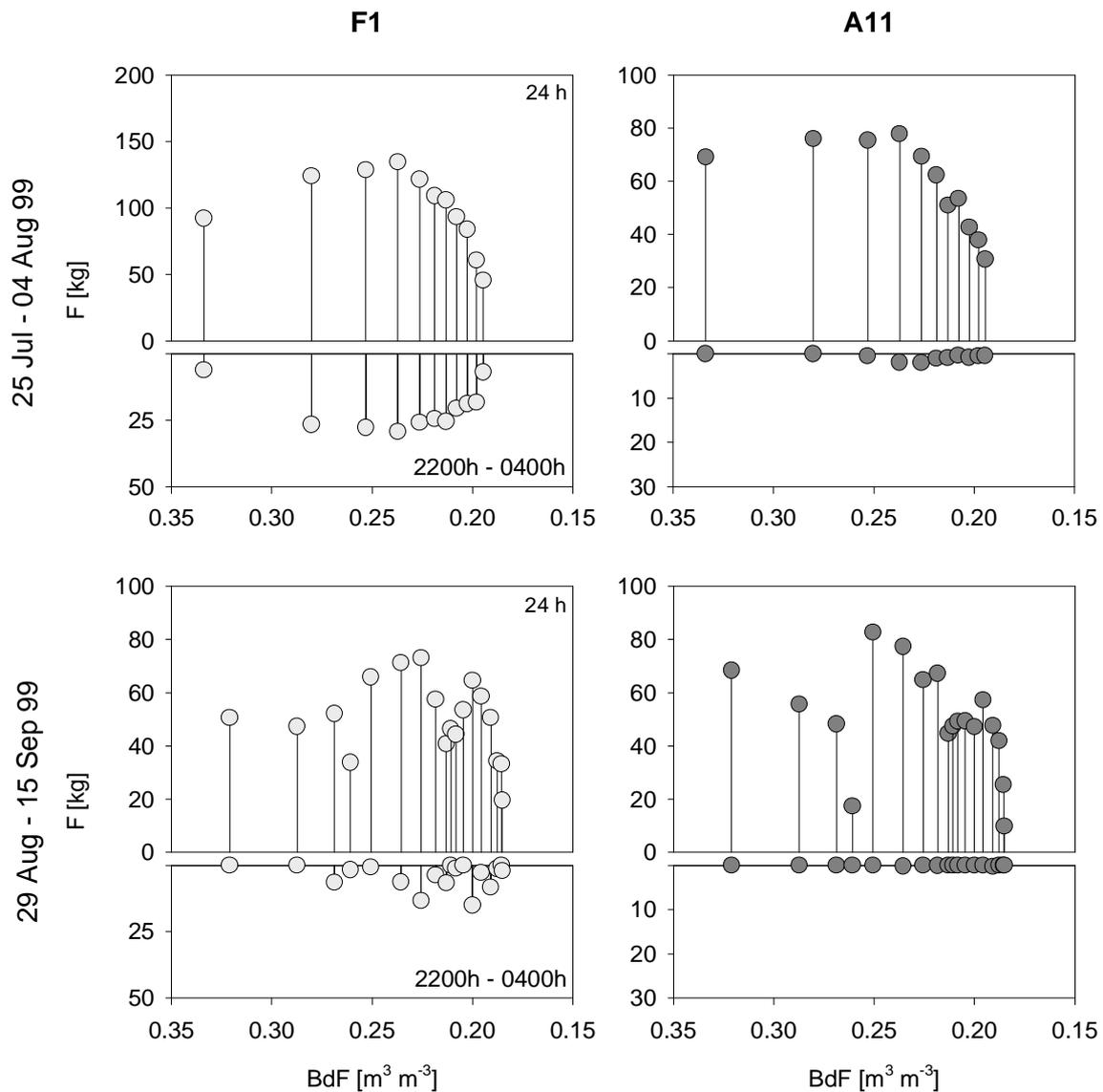


Abb. 4.29: Xylemsaftfluß (F) innerhalb von 24 h und während der Dunkelphase von 2200h – 0400h von $F1$ und $A11$ in Bezug zum volumetrischen Wassergehalt des Oberbodens (BdF) für zwei Trockenphasen im Jahr 1999.

auch bei $F1$ eine lineare Beziehung zwischen E und E_0 zu beobachten war (Abb. 4.28, 26 Jul), stieg die Xylemsaftflußrate an den Folgetagen zwar mit Transpirationsbeginn am Morgen zunächst stark an, ging jedoch bereits am Vormittag trotz steigendem Evaporationspotentials zurück. Die Maxima traten bereits um 0845h (31 Jul) bzw. 0830h (02 Aug), 60 min bzw. 45 min nachdem das Stamm-Wasserpotential zu fallen begann. Dabei erreichte das Maximum am 31 Jul ($7.9 \cdot 10^{-6} \text{ kg m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$) annähernd den Wert vom 26 Jul ($8.0 \cdot 10^{-6} \text{ kg m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$). Erst im Zuge fortschreitender Trockenheit gingen die Werte zurück (04 Aug 0900h: $4.1 \cdot 10^{-6} \text{ kg m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$). Kurzzeitige Schwankungen des Eintrags an Strahlungsenergie durch ziehende Wolken führten an manchen Meßtagen (vor allem 31 Jul, 02 Aug) zu starken kurzfristigen Veränderungen von E_0 , denen die pflanzlichen Wasserumsätze und –potentiale nicht oder schwach und etwas zeitverzögert folgten.

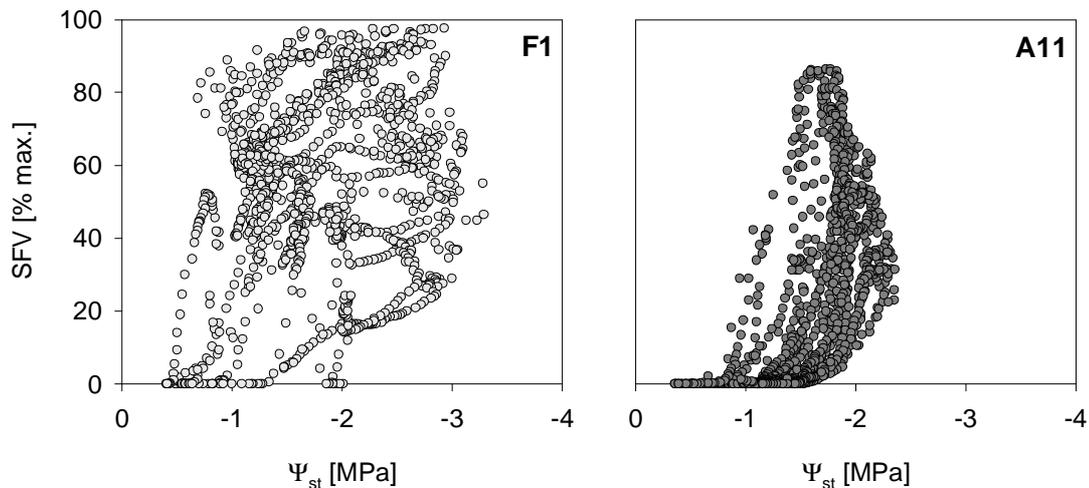


Abb. 4.30: Geschwindigkeit des Xylemsaftflusses (*SFV*), angegeben in Prozent des gemessenen Jahreshöchstwerts, in Bezug zum Stammwasserpotential (Ψ_{st}) von *F1* und *A11* während einer Trockenphase vom 25 Jul – 08 Aug 1999. Meßintervall: 15 min (s.a. Abb. 4.25).

Wie bereits zuvor beschrieben, reduzierte sich die Saftflußrate von *F1* zwar während der Nachtstunden, kam aber erst zum Ende der Trockenphase ganz zum Erliegen (Abb. 4.28, 07 Aug). Im Vergleich mit E_0 äußert sich dies in (scheinbarer) Transpiration bei einem nichtvorhandenem Evaporationspotential (Abb. 4.28, 26 Jul – 04 Aug). Während der ersten sommerlichen Trockenphase im Jahr 1999 stieg der nächtliche Saftfluß von *F1* ebenso wie die Tagessumme an, bis der volumetrische Bodenwassergehalt einen Wert von ca. $0.24 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ unterschritt (Abb. 4.29). Fiel dessen Wert darunter, ging zunächst die Tagessumme des Wasserumsatzes deutlich zurück, während weiterhin eine konstant bleibende Menge von ca. 25 kg transportierten Wassers in den Nachtstunden gemessen wurde. Um jeden Prozentpunkt, den der Bodenwassergehalt sank, ging so die Tagessumme um das 2 – 5-fache dieses Wertes zurück. Unterhalb eines Bodenwassergehalts von ca. $0.21 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ ging die Menge des nächtlichen Saftflusses deutlich zurück. Die Reduktion der Tagessumme beschleunigte sich dann auf das 19-fache je Prozentpunkt Rückgang des Bodenwassergehalts. Ähnlich verhielt es sich während der zweiten Trockenphase vom 29 Aug – 15 Sep 1999. Auch hier wurden die höchsten Tagessummen bei einer Bodenfeuchte von ca. $0.24 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ gemessen (73.0 kg d⁻¹, 04 Sep). Fiel der Wert darunter, ging die Transpiration deutlich zurück. Der in die Nachtstunden von 2200h – 0400h verzeichnete Saftfluß war vom Betrag her deutlich niedriger als während der ersten Trockenphase. Er betrug maximal 15.0 kg (10 Sep). Dies entspricht jedoch einem Anteil von 23 % an der an diesem Tag transpirierten Gesamtsumme und liegt damit im Bereich dessen, was auch während der ersten Trockenphase gemessen wurde. Im Gegensatz dazu waren die an *A11* gemessenen Werte nächtlicher Wasserbewegungen im Stamm für beide Trockenphasen sehr gering. Nächtlicher Saftfluß machte während der ersten Trockenphase nur

einen Anteil von maximal 2.8 % (29 Jul) aus. Während der zweiten Trockenphase wurden maximal 0.6 % (12 Sep) gemessen. Auch bei *A11* wurden die höchsten Tagessummen bei einem Bodenwassergehalt von $0.24 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ oder darüber erreicht. Wurde der Wert unterschritten, ging die Tagessumme deutlich zurück. Der Rückgang betrug das 2 – 9-fache je Prozentpunkt Abnahme des Bodenwassergehalts. Eine Steigerung der Abnahmerate unterhalb von $0.21 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ wurde während der ersten Trockenphase nicht beobachtet. Bei der zweiten Trockenphase gingen die transpirierten Tagessummen unterhalb eines Bodenwassergehalts von $0.20 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ jedoch mit dem bis zu 56-fachen der Abnahmerate der

Bodenfeuchte zurück. Bei *F1* konnten auch bei sehr niedrigen Stammwasserpotentialen noch hohe Safflußgeschwindigkeiten gemessen werden (Abb. 4.30). Werte für *SFV* nahe 100 % des Jahreshöchstwerts wurden während der ersten Trockenphase 1999 in einem Bereich von -1.8 bis -2.9 MPa gemessen. Bei niedrigeren Stamm-Wasserpotentialen gingen die Werte stark zurück und betragen nur noch bis zu 60 % des Höchstwerts. Bei *A11* wurde ein Optimum der Safflußgeschwindigkeit bei Ψ_{st} zwischen -1.3 MPa und -1.8 MPa verzeichnet. Fielen die Wasserpotentiale darunter, gingen die maximal erreichten *SFV*-Werte stark zurück. Sie betragen bei -2.2 MPa ca. 65 % des Jahreshöchstwerts, bei -2.5 MPa ca. 40 %.

Abb. 4.31a zeigt den zeitlichen Verlauf der apparenten hydraulischen Leitfähigkeit von *A11* und *F1* während dieser Trockenphase. Während bei *A11* zu Beginn noch Werte bis $0.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$

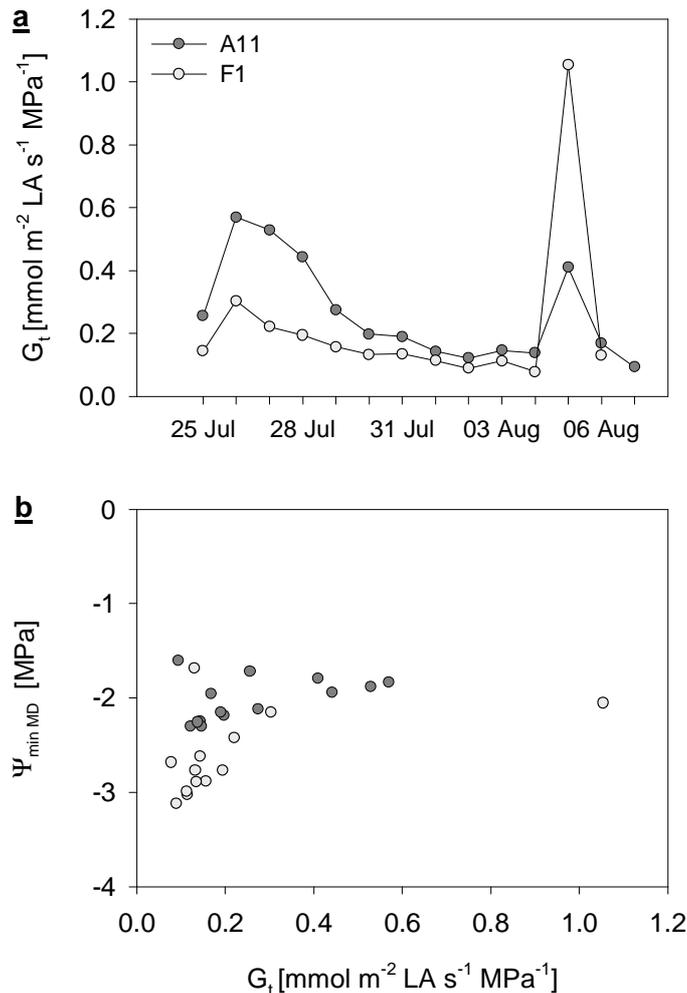


Abb. 4.31a: Apparente hydraulische Leitfähigkeit (G_t) von *A11* und *F1* während einer trocken-warmen Phase im Jahr 1999 (s.a. Abb. 4.25) und (b) in Bezug auf das Tagesminimum des Stamm-Wasserpotentials ($\Psi_{min MD}$).

erreicht wurden, lagen die Werte von $F1$ bereits zu diesem Zeitpunkt unter $0.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$. Bei beiden Bäumen wurde in der Folgezeit eine Abnahme der Werte beobachtet. Zum Höhepunkt der Trockenphase am 04 Aug wurde für $F1$ ein Wert von $0.08 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ berechnet. Bei $A11$ lag der Wert zu diesem Zeitpunkt nur geringfügig höher ($0.13 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). Mit dem Ende der Trockenzeit am 05 Aug stieg der Wert bei $A11$ auf $0.41 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$. $F1$ hingegen erreichte mehr als das Doppelte dieses Werts ($1.05 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). In Relation zum Tagesminimum des Stammwasserpotentials zeigte sich, daß die insgesamt niedrigen hydraulischen Leitfähigkeiten, die während dieser Zeit für $F1$ ermittelt wurden, mit dem Stammwasserpotential weiter absanken (Abb. 4.31b). Bei $A11$ hingegen wurde zwar eine deutliche Reduktion von G_1 während der Trockenphase beobachtet. Das Stammwasserpotential sank jedoch während dessen im Tagesminimum kaum unter -2 MPa .

4.4.10 Unbelaubte Phase

Während der unbelaubten Phase von November bis Februar wurden im allgemeinen geringe Safflußgeschwindigkeiten an den untersuchten Bäumen gemessen. Die von den Granier-Sensoren gemessenen Temperaturdifferenzen zwischen der beheizten und der unbeheizten Sensornadel waren während der Lichtperiode oft nur wenige Zehntel Grad niedriger als die nächtlichen Maxima. An einigen Tagen jedoch wurden dT -Werte ermittelt, die mit über 3 °C die üblichen Werte bei weitem übertrafen. Das beobachtete Phänomen betraf vor allem die untersuchten Bergahorn-Bäume und trat immer dann auf, wenn die Lufttemperatur in der Nacht zuvor unter den Gefrierpunkt gefallen war (Abb. 4.32, 4.33). Abb. 4.32 zeigt Messungen von $A4$ während der unbelaubten Phase 1999/2000. Ähnliche Kurvenverläufe wurden jedoch auch an den anderen *Acer*-Bäumen gefunden. Bei $A4$ erreichten die Extrema mit bis zu 5 kg h^{-1} etwa 36 % der in der vorangegangenen belaubten Phase erreichten Maximalrate. Während an anderen Tagen Safflußraten von 0.5 kg h^{-1} kaum überschritten wurden, waren die Raten an den betreffenden Tagen nicht selten 10-fach so hoch (Abb. 4.33). Das An- und Abschwellen der Safflußraten stellte dabei kein auf wenige Meßwerte begrenztes Ereignis dar. Vielmehr betrug das Zeitintervall zwischen dem Überschreiten einer Xylemsafflußrate von 1 kg h^{-1} und dem Unterschreiten dieses Wertes am 21 Feb etwa 5.5 h (1215h – 1745h). Die hohen Raten und die Zeitdauer trugen dazu bei, daß auch die ermittelten Tagessummen erheblich höher ausfielen als an anderen Tagen. So entspricht die am 21 Feb 00 (Abb. 4.32) gemessene Tagessumme von 19.8 kg d^{-1} 17 % der erreichten maximalen Tagessumme dieses Baumes im Vorjahr und übertraf die üblicherweise gemessenen Werte um etwa das 7-fache (Abb. 4.34). Bei den untersuchten Eschen konnten zwar auch leicht erhöhte Safflußraten an den betreffenden Tagen

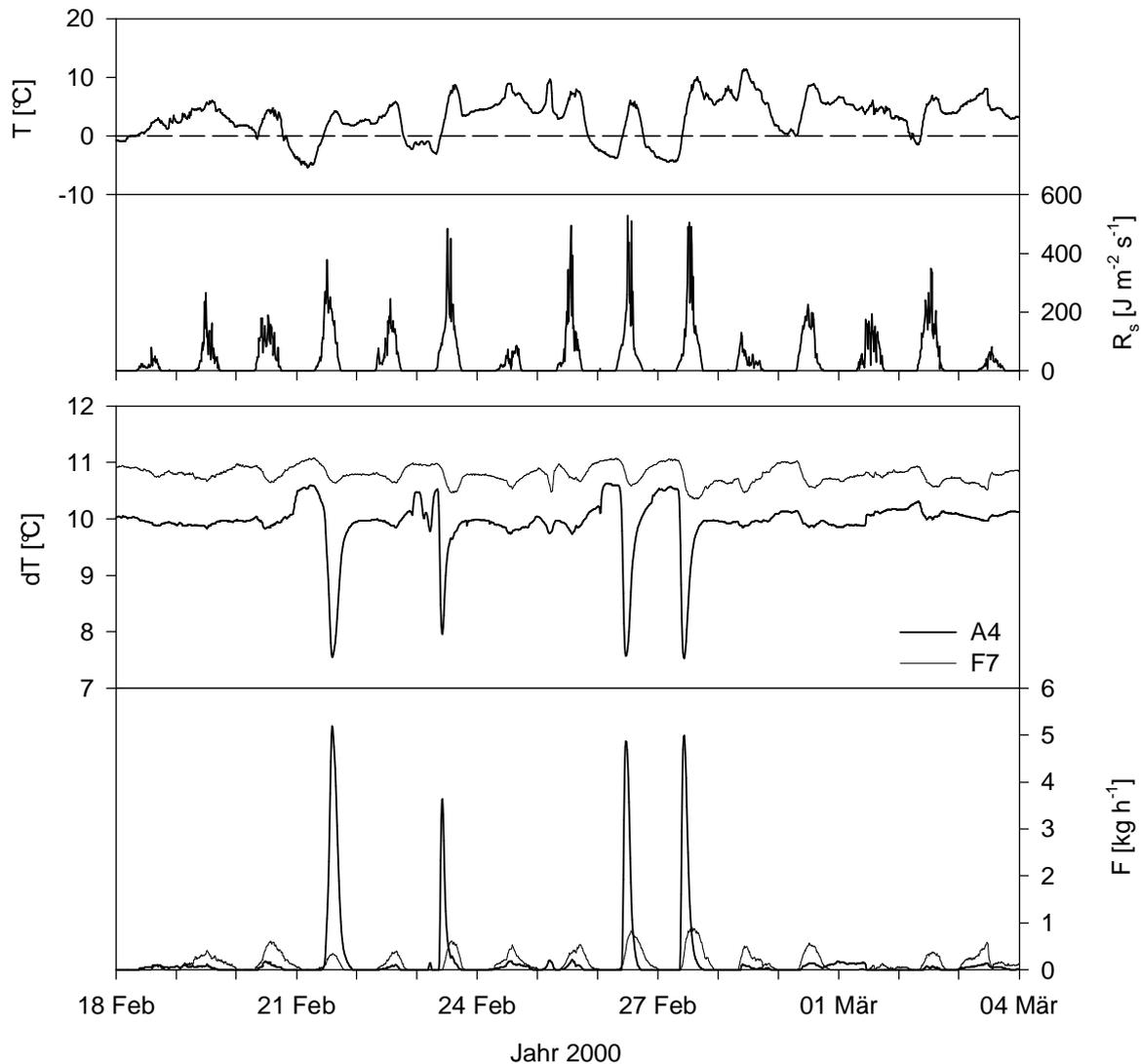


Abb. 4.32: Zeitlicher Verlauf der Temperaturdifferenz zwischen den Graniersensornadeln (dT) sowie die berechnete Xylemsaftflußrate (F) von A4 und F7 während der unbelaubten Phase im Jahr 2000. Ebenfalls aufgetragen sind der zeitliche Verlauf von Lufttemperatur (T) und Globalstrahlung (R_s).

gemessen werden (Beispiel F7, Abb. 4.32). Im Vergleich zum Bergahorn fielen die Steigerungen jedoch sehr gering aus. So lag die stündliche Saftflußrate bei F7 im Maximum etwa 2.2-fach über den an anderen Tagen üblicherweise gemessenen Werten (Abb. 4.33). Die betreffenden Werte wurden jedoch am 26 Feb und 27 Feb 00 (Abb. 4.32) gemessen und könnten auch auf klimatische Ursachen wie eine vergleichsweise hohe Strahlungsintensität an diesen Tagen zurückzuführen sein. Ein deutlicher Unterschied in den ermittelten Transpirationssummen zwischen Tagen nach Frostereignissen und anderen konnte bei den untersuchten Eschen nicht festgestellt werden. Eine Möglichkeit zur Interpretation des beobachteten Phänomens soll in Kap. 5.2 diskutiert werden. In die nachfolgend dargestellten Auswertungen wurden Tage, die auf Frostperioden folgten, nicht mit einbezogen.

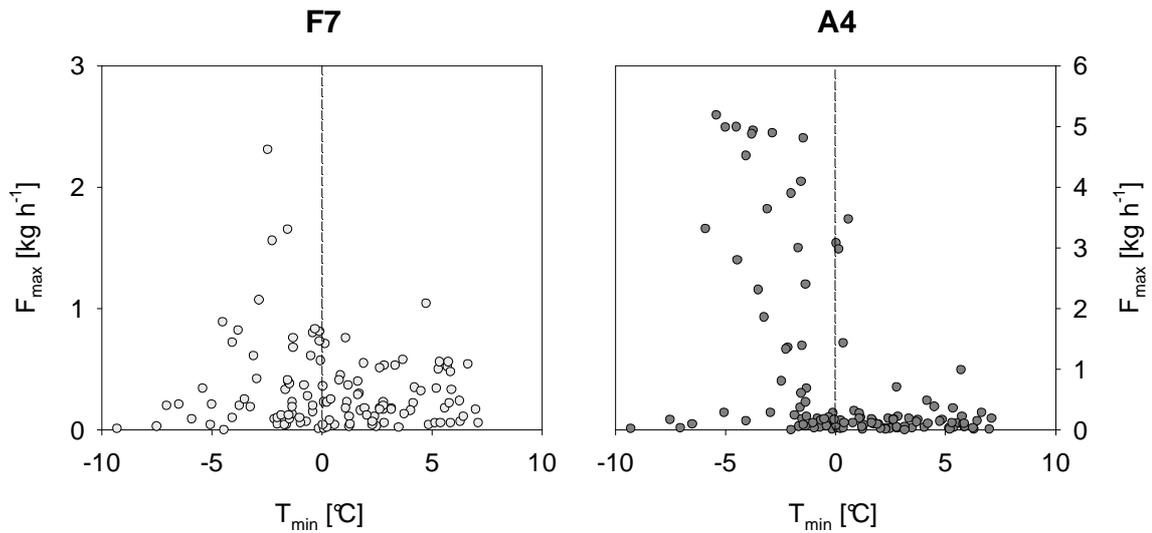


Abb. 4.33: Maximale tägliche Xylemsaftflußrate (F_{max}) von F7 und A4 während der unbelaubten Phase 1999/2000 in Bezug zur Tagesminimumtemperatur (T_{min}).

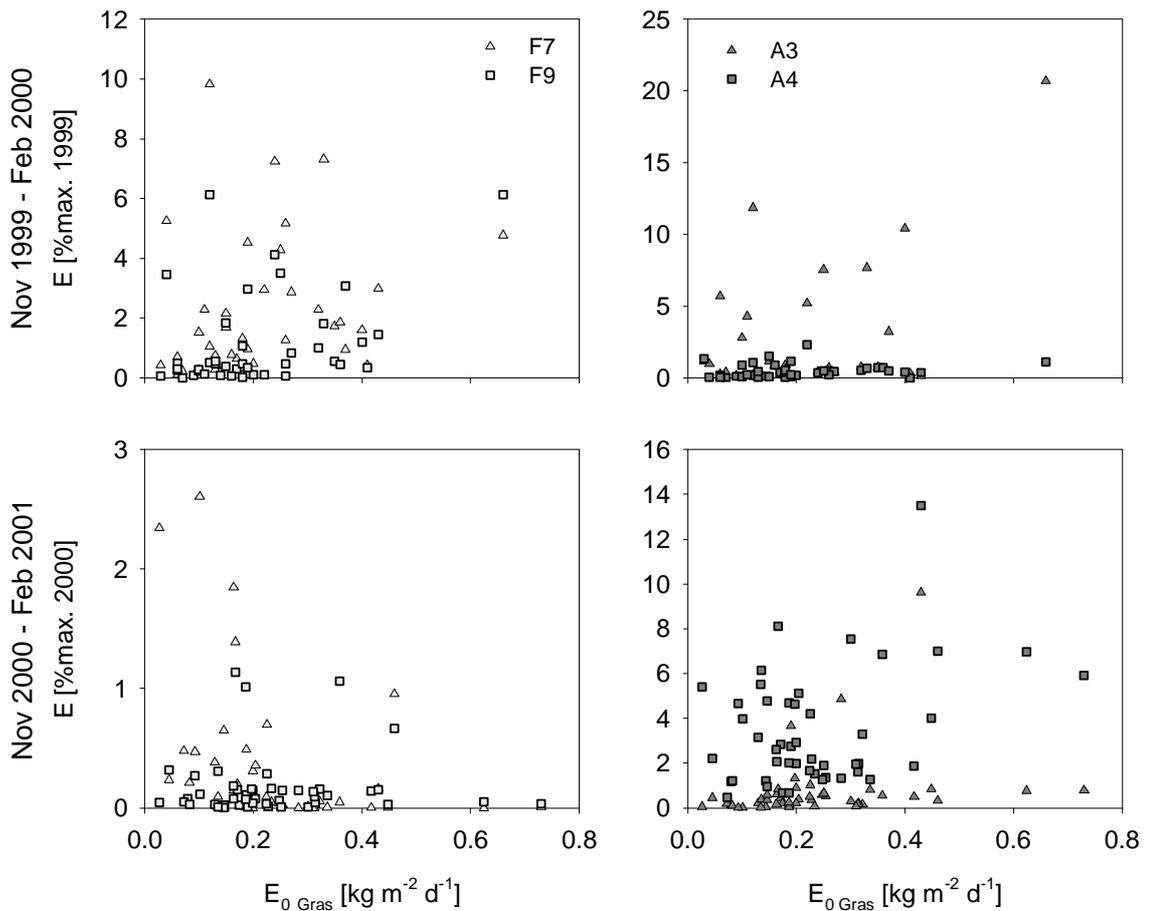


Abb. 4.34: Tagessummen der Transpiration (E) während der unbelaubten Phase, dargestellt in Prozent des Jahreshöchstwerts der vorangegangenen Vegetationsperiode, von je zwei Bäumen von *Fraxinus* und *Acer* in Bezug zur potentiellen Evapotranspiration einer feuchten Grasfläche ($E_{0\text{ Gras}}$).

Die Tagessumme der Transpiration erreichte während der unbelaubten Phase bis zu 21 % des Maximalwerts der vorangegangenen Vegetationsperiode (Abb. 4.34: A3, Winter 1999/2000). Der Wert stellt jedoch eine Ausnahme dar. Wie aus den Abb. 4.34 dargestellten Ergebnissen von je zwei zufällig ausgewählten Bäumen der beiden Arten hervorgeht, wurden maximal Werte zwischen 10 – 15 % des Vorjahreshöchstwerts erreicht. Es ergaben sich jedoch je nach Individuum und auch von Jahr zu Jahr deutliche Unterschiede. So wurden bei A4 im Winter 1999/2000 im Maximum 2.3 % des Vorjahresmaximums erzielt. Im darauf folgenden Winter lag der Höchstwert bei 14 %. Im ersten Jahr entspricht dieser Wert einer Summe von 2.7 kg d⁻¹ und im zweiten Jahr einer von 18.2 kg d⁻¹. Auch bei den untersuchten Eschen fiel das Ergebnis unterschiedlich aus. So wurden bei denselben Bäumen im ersten Winter 9.9 % (E7) bzw. 6.1 % (E9) des Maximums der Vegetationsperiode 1999 erzielt. Im folgenden Winter wurden maximal 2.7 % bzw. 1.1 % erreicht. Angegeben in absoluten Werten entspricht dies einer transpirierten Wassermenge von 7.5 kg d⁻¹ (E7) bzw. 19.1 kg d⁻¹ (E9) im Winter 1999/2000 und 1.9 kg d⁻¹ (E7) bzw. 6.3 kg d⁻¹ (E9) im Winter 2000/2001. Die potentielle Evapotranspiration einer feuchten Grasfläche wurde berechnet, weil der Wert die wesentlichen am Standort gemessenen Klimafaktoren beinhaltet. Es ergab sich jedoch für keinen der ausgewählten Bäume eine deutliche Korrelation zwischen diesem Wert und der gemessenen Transpiration (Abb. 4.34).

4.4.11 Wurzeln

Die Ergebnisse der Xylemsaffflußmessung an jeweils drei Wurzeln von F4 und A11 während der Vegetationsperiode 2001 sind in Abb. 4.35 zusammengestellt. Bei beiden untersuchten Bäumen ergaben sich die höchsten querschnittsflächenbezogenen Saffflußraten für die Wurzeln mit der geringsten Querschnittsfläche (F4W3 bzw. A11W2 mit jeweils 15.9 mm²). So wurden an F4W3 im Maximum 4.79 g mm⁻² d⁻¹ gemessen (23 Jul). Bei A11W2 lag der Wert mit 9.94 g mm⁻² d⁻¹ (23 Jul) etwa doppelt so hoch. Die Raten, die an den Wurzeln mit dem größeren Durchmesser ermittelt wurden, lagen niedriger. So wurde an A11W1 (Querschnittsfläche 80.1 mm²) ein Jahresmaximum von 5.55 g mm⁻² d⁻¹ (10 Jul) und für A11W3 ein Wert von 3.32 g mm⁻² d⁻¹ (23 Jul) ermittelt. Die an diesen Wurzeln gemessenen Mittelwerte über die Vegetationsperiode lagen mit 1.07 g mm⁻² d⁻¹ bzw. 0.72 g mm⁻² d⁻¹ um 60 % bzw. 73 % unter dem Mittelwert von A11W2 (2.67 g mm⁻² d⁻¹). Die Jahresmittelwerte der untersuchten Eschenwurzeln lagen mit 0.46 g mm⁻² d⁻¹ (F4W1) bzw. 0.88 g mm⁻² d⁻¹ (F4W2) um 71 % bzw. 45 % unter dem Mittelwert von F4W3 (1.60 g mm⁻² d⁻¹). Die höchsten Saffflußraten wurden an allen untersuchten Wurzeln im Juli gemessen. Sie übertrafen die im Mai und Juni ermittelten Werte zumeist deutlich. Lediglich an F4W1 wurden auch im Juni sowie im August ähnlich hohe Werte wie im Juli verzeichnet.

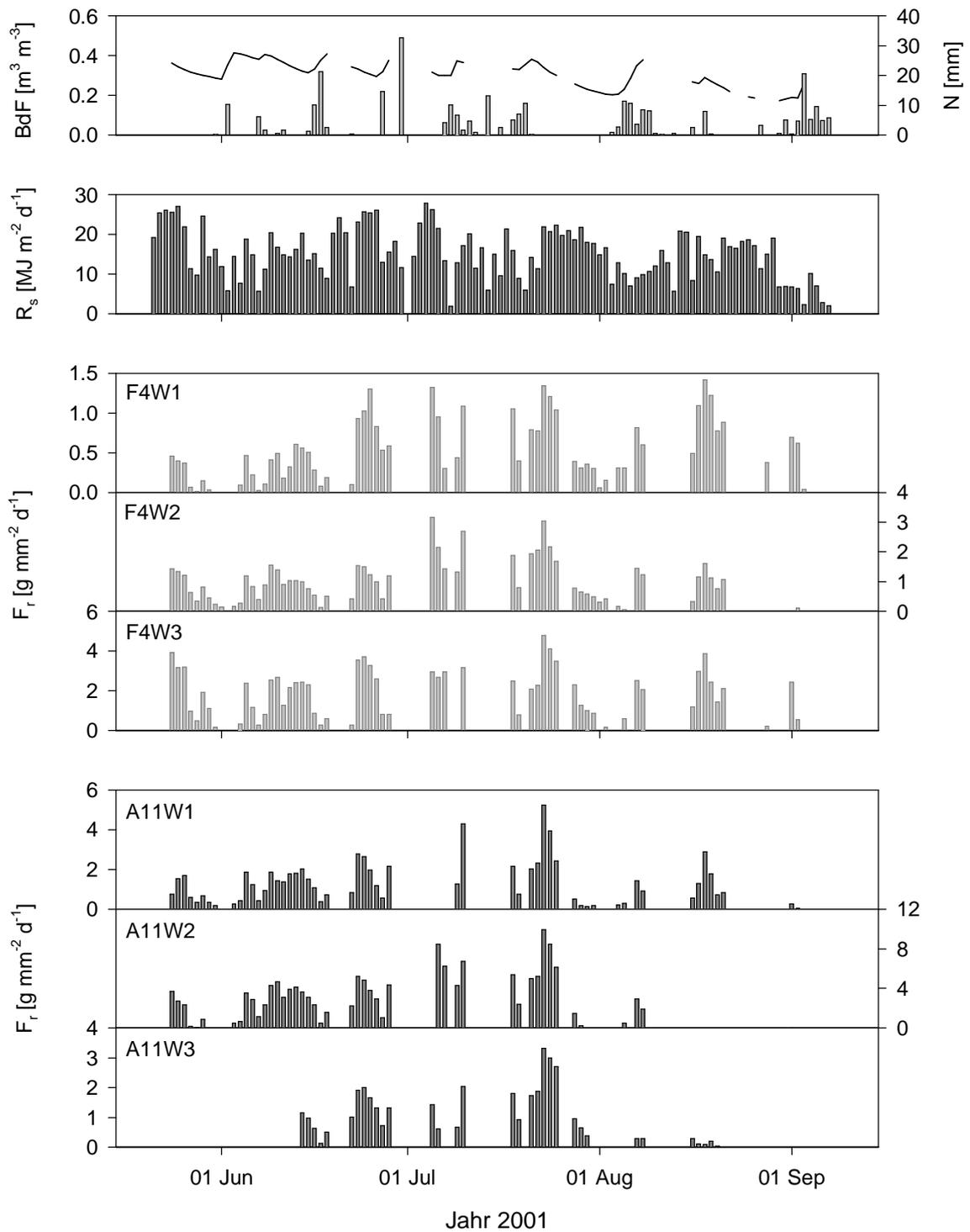


Abb. 4.35: Tagessummen des querschnittsflächenbezogenen Xylemsaftflusses (F_r), gemessen an je drei Wurzeln von $F4$ ($F4W1-W3$) und $A11$ ($A11W1-W3$) während der Vegetationsperiode im Jahr 2001. Ebenfalls aufgetragen sind die Tagessummen des Niederschlags (N) und der Globalstrahlung (R_s) sowie der Tagesmittelwert des volumetrischen Bodenwassergehalts im Oberboden (BdF).

Während einer Trockenphase von Mitte Juli bis Anfang August sank der volumetrische Wassergehalt des Oberbodens in der Umgebung der untersuchten Bäume von Ausgangswerten um $0.38 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (21 Jul) auf $0.20 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (03 Aug) ab (Abb. 4.35). Bei noch guter Wasserversorgung (21 Jul) verliefen Stamm- und Wurzelsaftfluß bei beiden Bäumen weitgehend in Phase. Bei der Esche zeigte sich an den Folgetagen jedoch bereits der für Trockenphasen typische diurnale Verlauf des Stammsaftflusses, mit einem Maximum am Morgen und einer Abnahme der Raten über den Tag hin. Der Wurzelsaftfluß hingegen folgte zunächst weder dieser Rhythmik, noch gingen die Raten merklich zurück. Erst mit fortschreitender Trockenheit nahmen die Raten ab, zeigten aber in ihrer Tagesrhythmik weiterhin wenig Ähnlichkeit mit dem Saftflußverlauf im Stamm. Bei *Acer* konnte bereits 1 – 2 Tage (je nach betrachteter Wurzel) vor dem Absinken der Saftflußraten im Stamm ein leichter Rückgang in den Wurzeln beobachtet werden. Im Gegensatz zur Esche verlief der Saftfluß in Stamm und Wurzel beim Bergahorn in einem ähnlichen diurnalen Rhythmus. In den letzten Julitagen gingen dann auch die Tagessummen des Saftflusses bei allen untersuchten Wurzeln deutlich zurück. Am stärksten war der Rückgang bei den Ahornwurzeln. Hier wurde bereits ab dem 30 Jul (*A11W2*) bzw. ab dem 01 Aug (*A11W1*) kein Saftfluß mehr registriert. Bei den untersuchten Eschenwurzeln trat dies erst am 03 Aug ein. Zu Beginn der Trockenphase wurden an *F4W3* maximale stündliche Saftflußraten von $0.69 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (23 Jul) gemessen (Abb. 4.36). An dieser Wurzel wurden auch mit fortschreitender Trockenheit hohe Raten registriert. So betrug die maximale Saftflußrate am 31 Jul $0.39 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, 56 % des Höchstwerts. Demgegenüber betrug der Maximalwert von Wurzel *F4W1* und *F4W2* an diesem Tag mit $0.07 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ bzw. $0.12 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ nur 38 % bzw. 30 % des Höchstwerts vom Beginn der Trockenphase am 23 Jul. Bei den untersuchten Wurzeln des Bergahorns wurden die maximalen stündlichen Saftflußraten ebenfalls am 23 Jul gemessen. Sie betragen $0.77 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (*A11W1*), $1.23 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (*A11W2*) und $0.41 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (*A11W3*). Mit fortschreitender Trockenheit sanken die erreichten Höchstwerte bei *A11W1* auf 10 % (31 Jul), bei *A11W2* auf 27 % (29 Jul) und bei *A11W3* auf 25 % (29 Jul). Ausgeprägter nächtlicher Saftfluß wurde bei der untersuchten Esche während dieser Trockenphase weder im Stamm noch in den Wurzeln registriert. Am 23 Jul beispielsweise kam der Xylemsaftfluß im Stamm um 2145h zum Erliegen. In den Wurzeln wurde bereits zwischen 1815h (*F4W3*) und 1930h (*F4W2*) kein Saftfluß mehr registriert. Hier müssen jedoch Unterschiede bei der eingesetzten Meßtechnik berücksichtigt werden. Beim Einsatz des Graniersystems hängt die Auflösungsgrenze lediglich von der Präzision ab, mit welcher die Temperaturdifferenz zwischen den Sensornadeln gemessen werden kann. Auch aus einer geringen Differenz zwischen dT und dT_{max} kann eine Saftflußrate ermittelt werden. Bei dem an den Wurzeln eingesetzten Dynagage®-System ist eine Messung jedoch nur sinnvoll, wenn die Saftflußraten bestimmte Schwellenwerte überschreiten. Sind die Raten zu gering, können bei dem zugrunde liegenden Meßprinzip keine korrekten Werte ermittelt werden. Die Höhe des Schwellenwerts

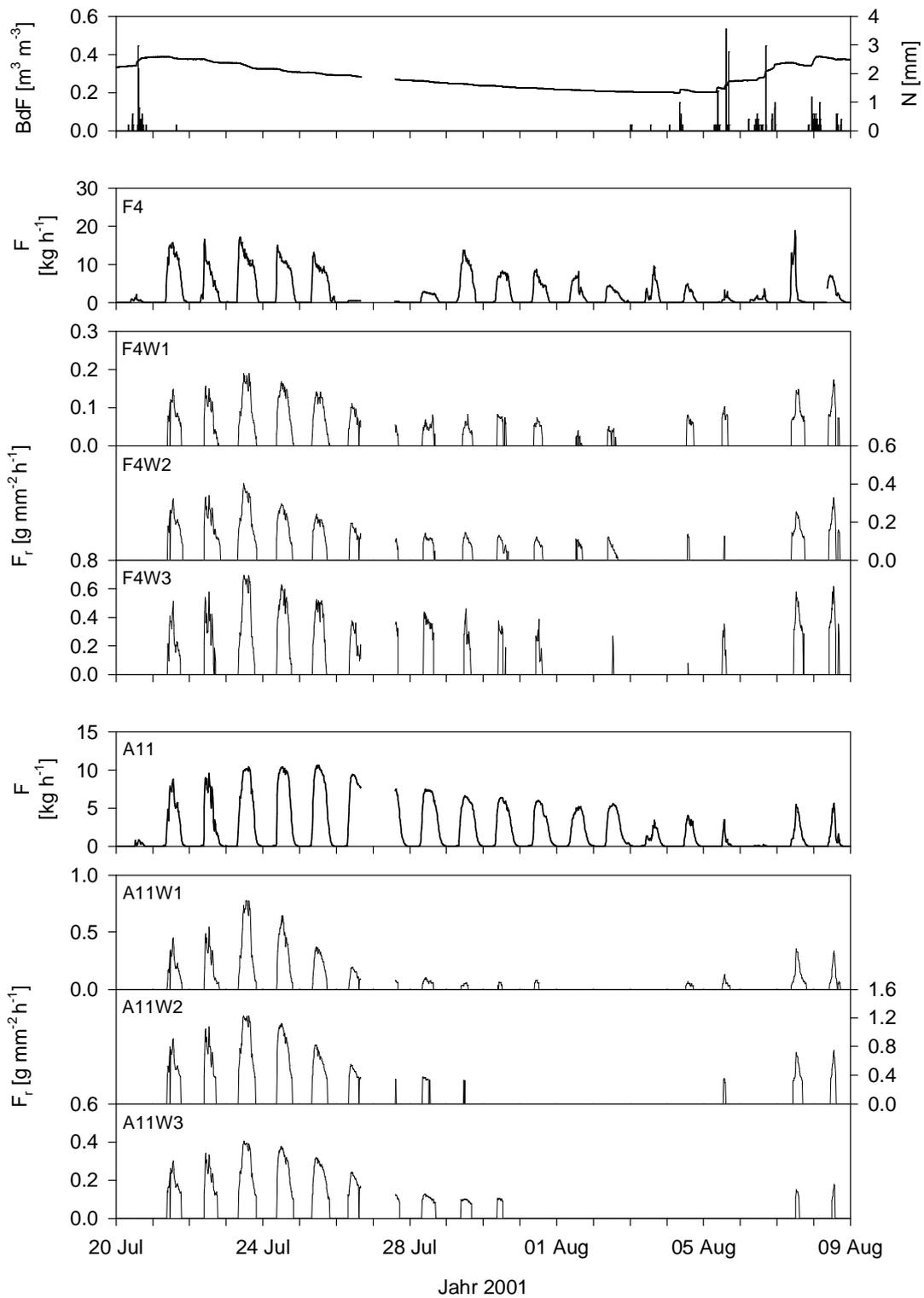


Abb. 4.36: Zeitlicher Verlauf des Xylemsaftflusses (F) von $F4$ und $A11$ sowie der Saftfluß in je drei Wurzeln (F_r , $W1$ - $W3$) dieser Bäume während einer Trockenphase im Jahr 2001. Ebenfalls aufgetragen sind der mittlere Bodenwassergehalt (BdF) und der Niederschlag (N).

hängt von mehreren Faktoren ab. Neben der Manschettengröße spielen auch die Art der Installation und die eingesetzte Heizleistung eine Rolle. Die geringste registrierte Rate bei Saftflußbeginn am Morgen betrug bei *F4W1* $0.025 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, bei *F4W2* $0.075 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, bei *A11W1* $0.030 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ und bei *A11W3* $0.093 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. An den Wurzeln, an denen mit dem kleineren Manschettentyp (*SGA5*) gemessen wurde, lagen die Werte höher. Sie betragen bei *F4W3* $0.127 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ und bei *A11W2* $0.332 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Nach dem Ende der Trockenphase stiegen die Saftflußraten in den Eschenwurzeln wieder an. So erreichten die Tageshöchstwerte am 08 Aug bei den untersuchten *Fraxinus*-Wurzeln 80 – 94 % der Werte, die am 23 Juli gemessen wurden. Bei den untersuchten Bergahornwurzeln blieben die Werte mit 44 % (*A11W1*, *A11W3*) bzw. 67 % (*A11W2*) deutlich darunter. Allerdings blieb bei *A11* auch die erreichte Rate im Stamm am 08 Aug deutlich hinter den Werten vom 23 Jul zurück. Mit 5.6 kg h^{-1} wurden nur 54 % des Maximalwerts von 23 Jul erreicht, während es bei *F4* mit 12.7 kg h^{-1} 76 % waren.

Bei der Esche wurden die höchsten Saftflußraten bei einem Bodenwassergehalt über $0.30 \text{ m}^{-3} \text{ m}^{-3}$ gemessen (Abb. 4.37). Fiel der Wert darunter, wurden deutlich niedrigere Raten verzeichnet, die im Maximum bei 40 – 50 % des Jahreshöchstwerts lagen. An Wurzel *F4W2* wurde unterhalb von $0.20 \text{ m}^{-3} \text{ m}^{-3}$ kein Saftfluß mehr registriert. Bei *A11* wurden die höchsten Saftflußraten in den Wurzeln oberhalb von ca. $0.28 \text{ m}^{-3} \text{ m}^{-3}$ gemessen. Der Abfall der Maximalwerte bei Unterschreiten dieses Bodenwassergehalts fiel beim Bergahorn deutlicher aus als bei der Esche. So wurden bei *A11W1* noch maximal ca. 15 % des Jahreshöchstwerts gemessen. Bei *A11W2* und *A11W3* lagen die Maxima bei 25 – 30 %, wobei der Schwellenwert besonders bei *A11W3* kaum mehr überschritten wurde. Während sich die Lage der maximalen Saftflußraten in Stamm und Wurzel in Bezug zur Bodenfeuchte bei der untersuchten Esche ähnelten, wurden an *A11* auch bei sehr niedrigen Bodenwassergehalten noch verhältnismäßig hohe Saftflußraten im Stamm registriert. Bei Bodenwassergehalten unterhalb von $0.20 \text{ m}^{-3} \text{ m}^{-3}$ konnten noch etwa 70 % des Jahreshöchstwerts erreicht werden. Bei diesen geringen Bodenfeuchten wurde nur bei *A11W1* der Schwellenwert überschritten. An den anderen zwei untersuchten Wurzeln wurde kein Saftfluß mehr verzeichnet.

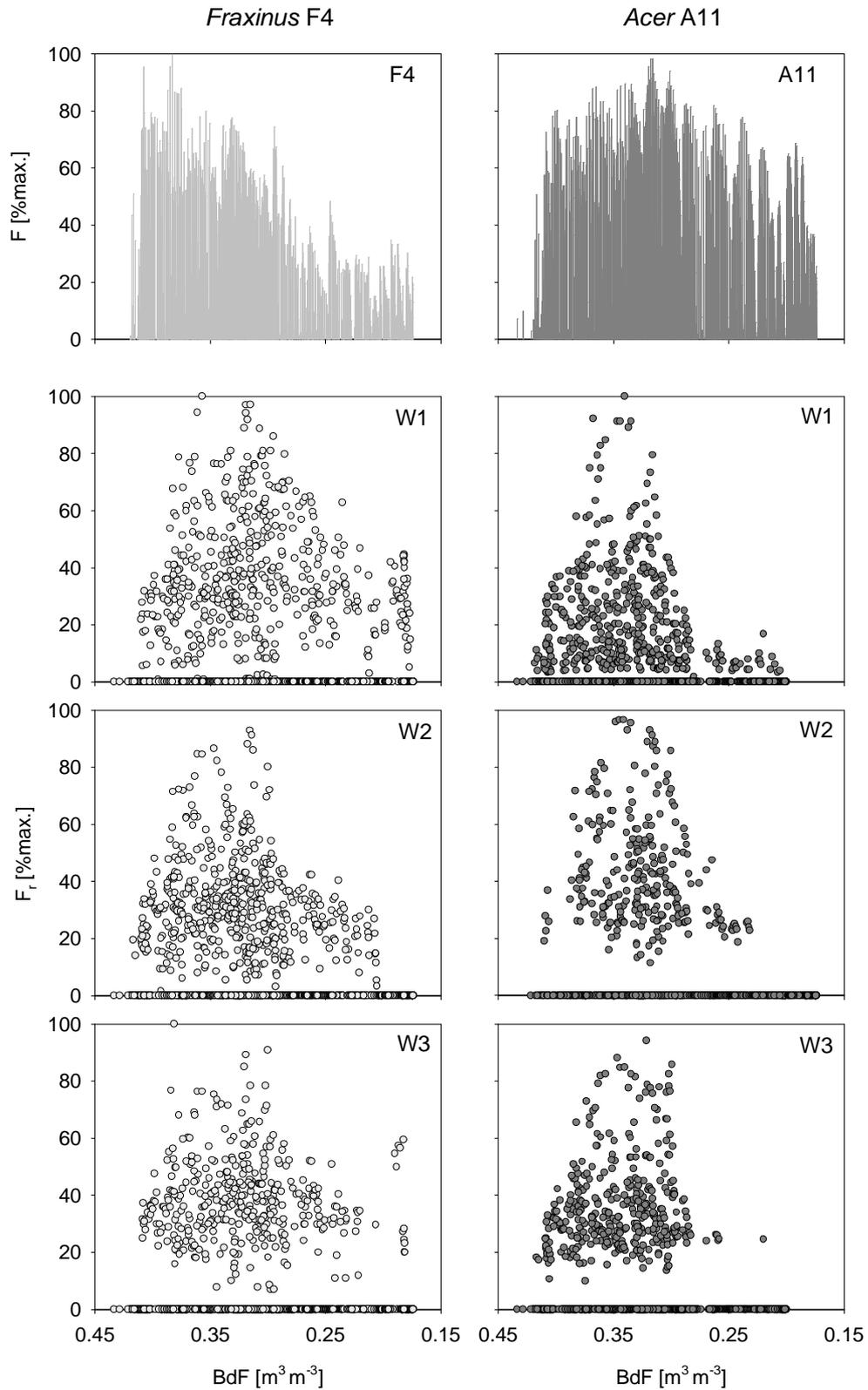


Abb. 4.37: Xylemsaftfluß im Stamm (F) und den Wurzeln ($W1-W3$), dargestellt in Prozent des gemessenen Maximalwerts, von $F4$ und $A11$ in Bezug zum volumetrischen Wassergehalt des Oberbodens (BdF).

4.4.12 Bestandestranspiration

Die auf die jeweilige Grundfläche bezogenen Transpirationsraten fielen für die betrachteten Meßflächen unterschiedlich aus. Im Jahr 1999 wurden die höchsten Raten auf der mit fünf Eschen bestandenen Meßfläche I erzielt (Abb. 4.38). Das Jahresmaximum wurde dort am 10. Jul mit 10.11 mm d^{-1} gemessen. Der Hauptteil der Transpirationsleistung entfiel auf die größten Individuen, *F5* und vor allem *F2*, die an diesem Tag Werte von 2.61 mm d^{-1} bzw. 4.43 mm d^{-1} erreichten. Auch die randständige *F4* wies mit Tagessummen bis 2.16 mm d^{-1} hohe Werte auf. Der Mittelwert über die Vegetationsperiode von Fläche I lag bei 4.62 mm d^{-1} . Demgegenüber wurden auf der zweiten mit Eschen bestandenen Fläche deutlich niedrigere Summen gemessen. Hier lag der Mittelwert nur bei 2.49 mm d^{-1} . Die Bestandestranspiration erreichte mit 5.06 mm d^{-1} gemessen am 28. Jul nur etwa die Hälfte des auf Fläche II erzielten Jahresmaximums. Die höchsten Teilbeträge entfielen auf *F8* mit 2.18 mm d^{-1} und *F10* mit 1.34 mm d^{-1} . Die für Meßfläche III ermittelten Transpirationsraten lagen in einer vergleichbaren Größenordnung. Das Jahresmaximum von 6.07 mm d^{-1} (06. Aug) lag dabei deutlich über dem nächsthöchsten Wert von 4.57 mm d^{-1} (03. Aug). Im Mittel wurden 1.76 mm d^{-1} gemessen. Im Unterschied zu den mit *Fraxinus* bestandenen Meßflächen waren die Unterschiede zwischen den Einzelbäumen bei *Acer* weniger stark ausgeprägt. Die höchsten Tagessummen erreichten *A3* mit 1.34 mm d^{-1} und *A4* mit 1.15 mm d^{-1} .

Die Reaktion der Bestandestranspiration auf Wasserknappheit war unterschiedlich für die untersuchten Meßflächen. Während auf allen untersuchten Meßflächen der volumetrische Wassergehalt des Oberbodens Ende Juli bis Anfang August und auch in der ersten Septemberhälfte auf Minimalwerte zurückging, konnte nur auf den Flächen I und II eine ebensolcher Rückgang der Bestandestranspiration verzeichnet werden (Abb. 4.38). In der ersten trocken warmen Phase ging die Bestandestranspiration von Fläche I von 8.15 mm d^{-1} (27. Jul) kontinuierlich bis auf 3.95 mm d^{-1} (05. Aug) zurück. Auch auf Fläche II wurde in diesem Zeitraum ein Rückgang der Transpiration auf etwa die Hälfte des Ausgangswertes verzeichnet. Auf Fläche III hingegen konnten auch zum Ende der Trockenphase noch sehr hohe Transpirationswerte gemessen werden (03. Aug: 4.57 mm d^{-1}). Eine Reduktion der Tagessummen mit sinkendem Bodenwassergehalt wurde hier nicht beobachtet. Auch während der zweiten Trockenphase wurden auf den mit Eschen bestandenen Flächen eine im Vergleich zum Ausgangsniveau niedrigere Transpiration gemessen. Die Ausgangswerte lagen allerdings mit 6.38 mm d^{-1} (Fläche I) bzw. 3.75 mm d^{-1} (Fläche II) deutlich unter den Werten des Hochsommers. Für Fläche III hingegen wurden in diesem Zeitraum Bestandestranspirationen ermittelt, die sich in ihren Maximalwerten in vergleichbarer Höhe wie in den Hochsommermonaten bewegten. Eine Reduktion mit sinkendem Bodenwassergehalt konnte nicht beobachtet werden.

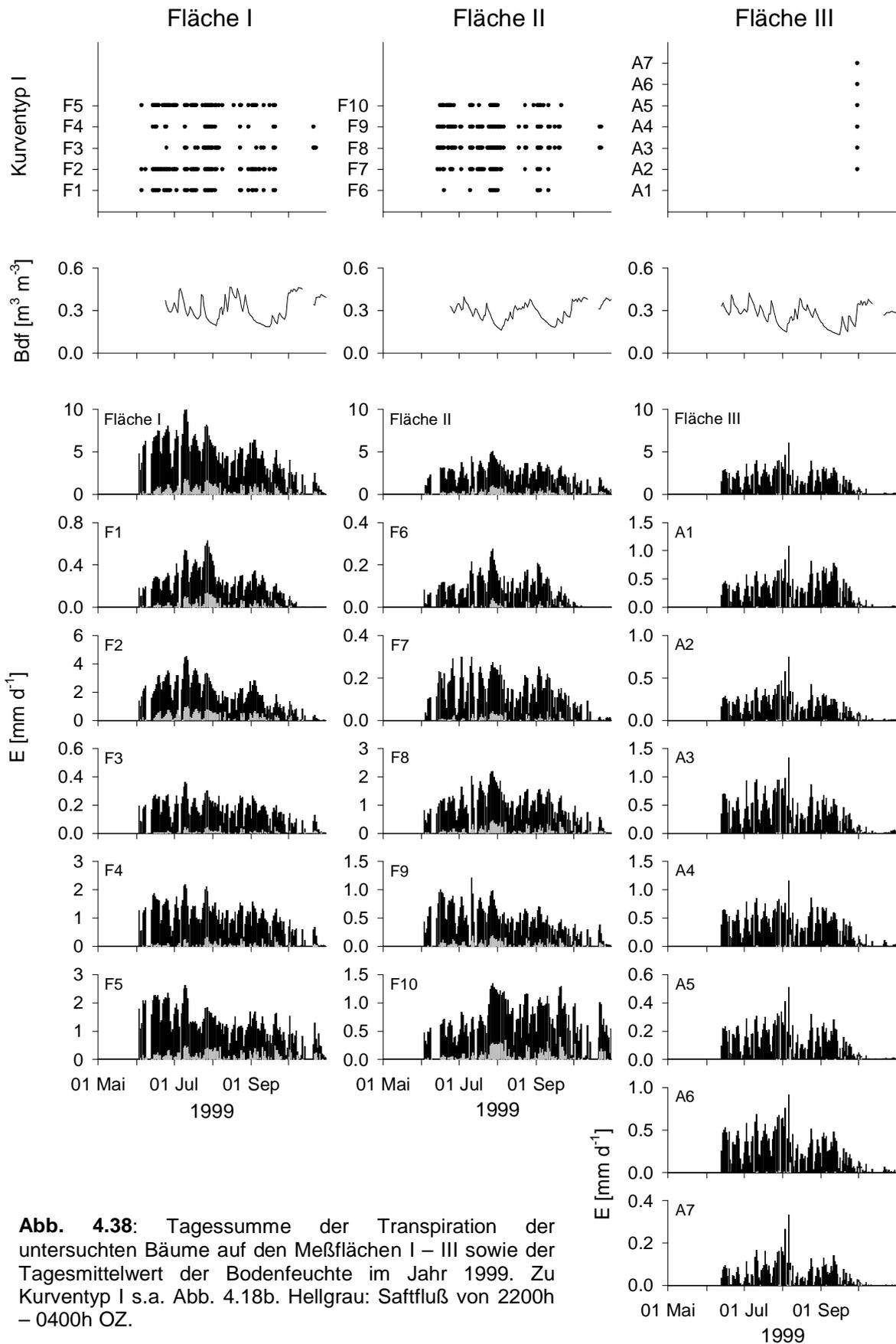


Abb. 4.38: Tagessumme der Transpiration der untersuchten Bäume auf den Meßflächen I – III sowie der Tagesmittelwert der Bodenfeuchte im Jahr 1999. Zu Kurventyp I s.a. Abb. 4.18b. Hellgrau: Saftfluß von 2200h – 0400h OZ.

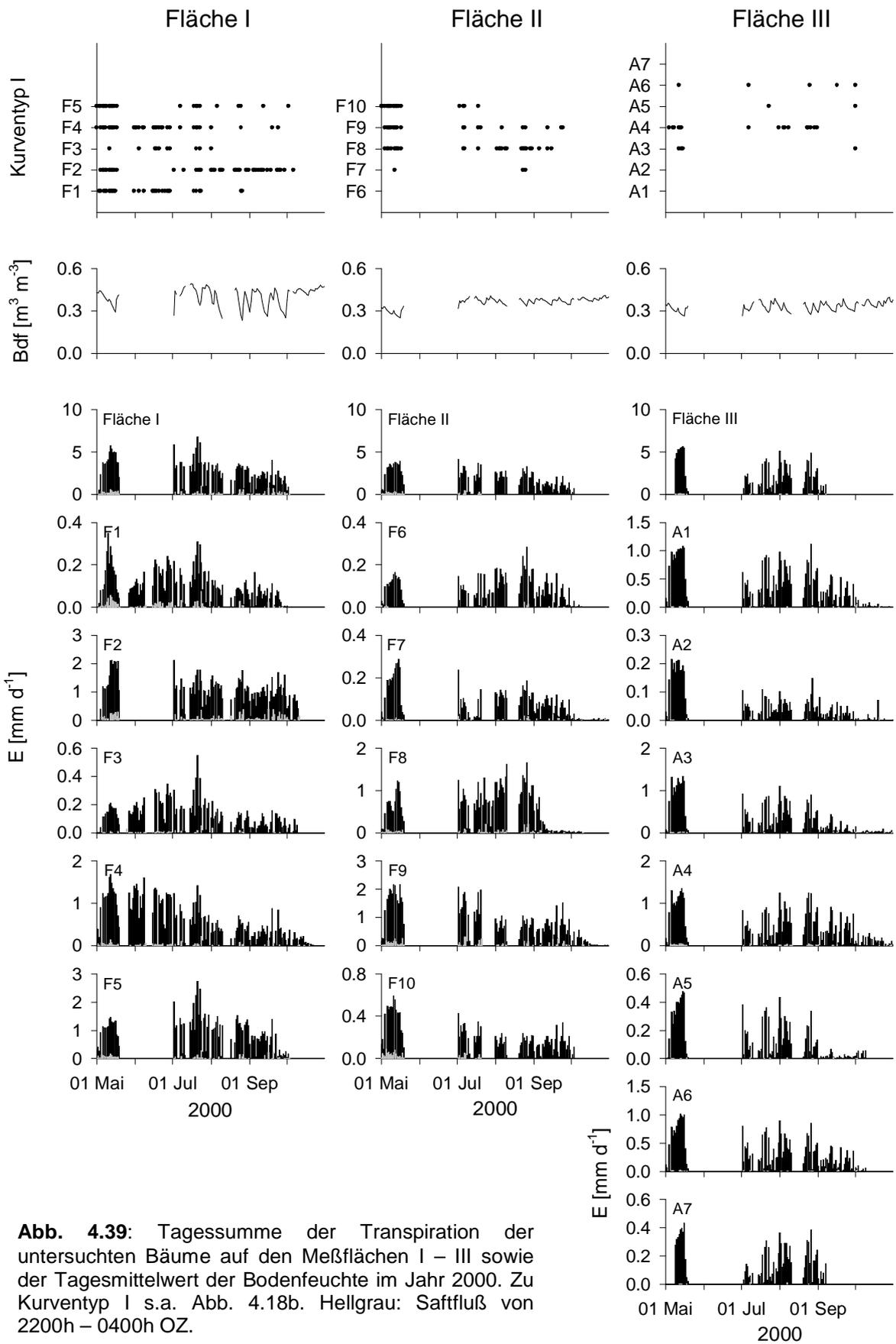


Abb. 4.39: Tagessumme der Transpiration der untersuchten Bäume auf den Meßflächen I – III sowie der Tagesmittelwert der Bodenfeuchte im Jahr 2000. Zu Kurventyp I s.a. Abb. 4.18b. Hellgrau: Saftfluß von 2200h – 0400h OZ.

In Zeiten sinkenden Bodenwassergehalts konnte besonders an den Eschen eine Verlagerung des Xylemsaftflusses in die Dunkelperiode hinein beobachtet werden. Das häufige Auftreten von Kurventyp I bei *Fraxinus* (vgl. a. Abb. 4.18b) signalisiert, daß der Saftfluß während der Nachtstunden oft nicht zum Erliegen kam (Abb. 4.38). Dabei handelte es sich vermutlich um das Wiederauffüllen bauminterner Wasservorräte, die in der vorangegangenen Lichtperiode transpiriert wurden. Der Anteil des Saftflusses, der in diesen Zeitraum (2200h – 0400h) fiel, konnte einen hohen Prozentsatz der Tagessumme erreichen. Er betrug z. B. auf Fläche I am 10 Jul 17.2 %. Bei *F10* wurde am 28 Jul sogar ein Fünftel (21.5 %) des gesamten Saftflusses während der Nachtstunden gemessen. Dies entspricht 73.8 kg der an diesem Tag durch diesen Baum transpirierten Wassermenge von 343.8 kg. Über die gesamte Vegetationsperiode betrachtet fand auf Fläche I im Mittel 9.6 % des Saftflusses während der Nachtstunden statt. Für Fläche II ergab sich ein Mittelwert von 9.2 %. An den untersuchten Bergahornbäumen kam der Saftfluß im Jahr 1999 nur in einer einzigen Nacht nicht zum Erliegen (29 Sep – 30 Sep). Der beobachtete Kurvenverlauf überrascht hier angesichts hoher Bodenwassergehalte zum betreffenden Zeitpunkt und des nahen Endes der Vegetationsperiode. An den untersuchten Eschen wurde in dieser Nacht kein Saftfluß gemessen. Der Anteil des Saftflusses, der in die Nachtstunden fiel, war bei *Acer* dementsprechend ebenfalls gering. Bei maximaler Bestandestranspiration am 06 Aug war in diesem Zeitraum an den Bäumen auf Fläche III kein Saftfluß zu verzeichnen. Am 03 Aug betrug der Anteil an der Gesamtsumme 0.2 %. Die höchsten gemessenen Werte (07 Aug: 0.98 mm d⁻¹, 01 Okt: 0.22 mm d⁻¹, 03 Okt: 0.16 mm d⁻¹) lagen mit Werten von 44.2 %

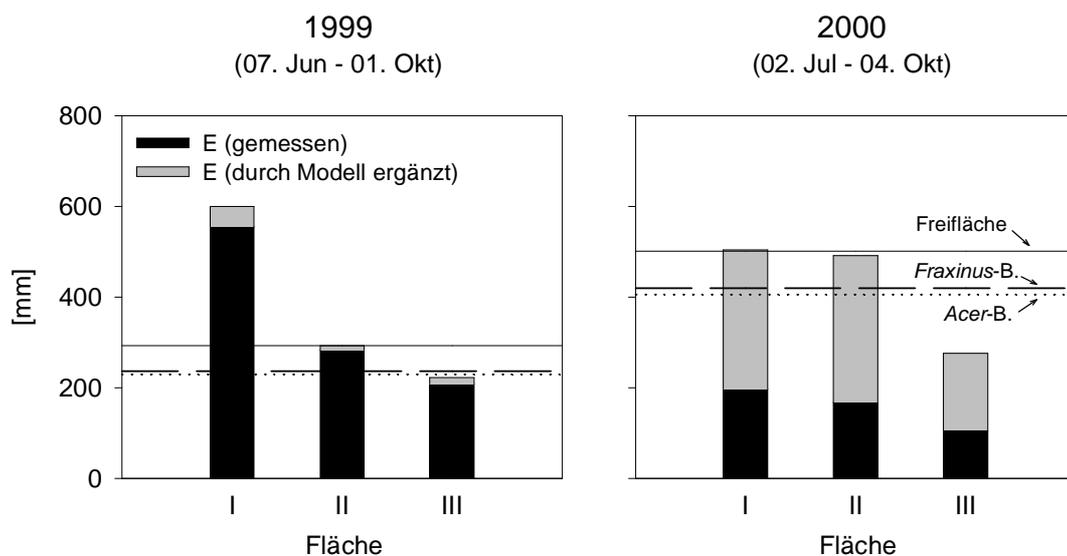


Abb. 4.40: Summe der Bestandestranspiration (*E*) der Meßflächenflächen I – III in den Jahren 1999 und 2000. Ebenfalls angegeben ist die Summe des Freiflächenniederschlags und des mittleren Bestandesniederschlags in den betreffenden Jahren.

bzw. 28.3 % und 52.9 % wesentlich höher als auf den untersuchten Eschenflächen. Sie stellen jedoch Ausnahmen dar. Im Mittel betrug der nächtliche Safffluß auf Fläche III 1.3 % der Gesamtmenge.

Im Folgejahr fiel bereits die Austriebsphase der Bäume in eine Zeit vergleichsweise hoher Tagesmitteltemperaturen und geringer Niederschläge. Der Wassergehalt des Oberbodens ging in der ersten Mailhälfte auf allen untersuchten Flächen zurück, am deutlichsten auf Fläche I. Hier sank der Wert von $0.442 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ am 04 Mai auf $0.294 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ am 19 Mai (Abb. 4.39). Die Transpiration der untersuchten Bäume erreichte bereits in dieser frühen Phase hohe Werte. So erreichten beispielsweise *F1* und *F4* mit 1.35 mm d^{-1} (10 Mai) bzw. 1.68 mm d^{-1} (12 Mai) in dieser Zeit ihren Jahreshöchstwert. Auch für die untersuchten *Acer*-Bäume mit Ausnahme von *A1* wurde das Jahresmaximum der Transpiration in dieser Zeit verzeichnet. So übertraf bei *A3* und besonders bei *A2* das Maximum von 1.33 mm d^{-1} (15 Mai) bzw. 0.22 mm d^{-1} (06 Mai) den Höchstwert für die restliche Vegetationsperiode von 1.10 mm d^{-1} (01 Aug) bzw.

0.15 mm d^{-1} (27 Aug) deutlich. Hier bleibt allerdings zu berücksichtigen, daß für einen Zeitraum von Ende Mai bis Anfang Juli keine Daten vorliegen. Von *F1*, *F3* und *F4*, für die Saffflußdaten aus dieser Zeit vorhanden waren, zeigte allerdings nur *F4* vergleichbar hohe Werte wie zur Austriebsphase Anfang Mai. Für die meisten der untersuchten Eschen (z. B. *F1*, *F8*) ging die Transpiration trotz optimaler klimatischer Bedingungen ab dem 13 Mai deutlich zurück, während die untersuchten Bergahorn-Bäume bis zum 16 Mai ähnlich hohe (z. B. *A2*, *A3*) oder steigende Werte (z.B. *A1*, *A5*) verzeichneten. Safffluß während der Nachtstunden

Tab. 4.12: Transpirationssummen der untersuchten Bäume auf den Meßflächen I – III für die Monate der Vegetationsperiode in den Jahren 1999 und 2000. In Klammern: Meßstage in [%].

Jahr/Monat	<i>Fraxinus</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Acer</i>
	Fläche I [mm]	Fläche II [mm]	Fläche III [mm]
1999			
Mai	- (-)	- (-)	- (-)
Jun	139 (80)	45 (67)	32 (60)
Jul	194 (94)	90 (90)	70 (97)
Aug	130 (100)	82 (100)	59 (97)
Sep	106 (100)	69 (100)	46 (100)
Okt	30 (74)	23 (77)	4 (74)
<u>Summe:</u>	599	308	211
2000			
Mai	62 (52)	49 (58)	45 (35)
Jun	- (-)	- (-)	- (-)
Jul	83 (77)	38 (52)	41 (84)
Aug	62 (71)	49 (71)	60 (71)
Sep	52 (93)	29 (97)	4 (23)
Okt	1 (6)	1 (10)	- (-)
<u>Summe:</u>	260	165	150

wurde, wie im Vorjahr, vor allem an den untersuchten Eschen beobachtet. Wie das häufige Auftreten von Kurventyp I bei den Bäumen auf Fläche I und II andeutet, kam der Safffluß in der Austriebsphase nur selten ganz zum Erliegen. Im Gegensatz zum Vorjahr trat Kurventyp I auch bei den untersuchten *Acer*-Bäumen häufiger auf und war in der Austriebsphase vor allem an A4 zu beobachten. Der prozentuale Anteil der in die Nachtstunden verlagerten Saffflußmenge blieb bei dieser Art jedoch gering. Er betrug für A4 im Maximum 4.3 % (12 Mai), gegenüber 19.0 % bei F1 am gleichen Tag. Auf die Meßflächen bezogen betrug der Anteil während der Vegetationsperiode 2000 im Mittel 7.3 % (Fläche I), 5.4 % (Fläche II) und 0.9 % (Fläche III). Er war damit auf allen Flächen geringer als im Jahr 1999, wobei aber die unvollständige Datenbasis des Jahres 2000 berücksichtigt werden muß. Dies muß auch bei der Berechnung der mittleren Bestandestranspirationen bedacht werden. Sie lagen mit 2.57 mm d⁻¹ (Fläche I) und 1.71 mm d⁻¹ (Fläche II) niedriger als 1999. Lediglich auf Fläche III wurde mit 1.88 mm d⁻¹ ein etwa höherer Wert als im Vorjahr berechnet. Der Bestandeswasserumsatz war vor allem auf Fläche I geringer als im Vorjahr. So blieb der Jahreshöchstwert von 6.78 mm d⁻¹ (21 Jul) etwa ein Drittel unter dem Wert des Vorjahres, während die Abweichung auf Fläche II mit einem Maximum von 4.12 mm d⁻¹ (02 Jul) 22 % niedriger als 1999 lag. Der Hauptanteil des Wasserumsatzes von Fläche I entfiel wie im Jahr 1999 auf F2 und F5. Aber während sich die maximal erreichte Tagessumme von F5 mit 2.74 mm d⁻¹ (21 Jul) auf der gleichen Höhe wie im Vorjahr bewegte, wurde an F2 mit 2.11 mm d⁻¹ (13 Mai) nur 47 % des Vorjahreswerts erreicht. Auf Fläche III wurde zwar mit 5.64 mm d⁻¹ (15 Mai) ein Jahresmaximum gemessen, das mit 7 % unter dem des Vorjahres lag. Der Wert lag aber um 19 % über dem für die Vegetationsperiode repräsentativeren Wert vom 03 Aug 1999.

In der Summe übertraf die von Fläche I transpierte Wassermenge die im gleichen Zeitraum verzeichnete Niederschlagssumme um etwa das Doppelte (Abb. 4.40). Die Transpiration von Fläche II übertraf zwar den mittleren Bestandesniederschlag auf der Eschenfläche, blieb aber unter der Summe des Freiflächenniederschlags. Der Ahornbestand auf Fläche III blieb in seiner Transpirationsleistung unter der Summe des mittleren Bestandesniederschlags. Die höchste monatliche Bestandestranspiration wurde dabei im Juli verzeichnet (Tab. 4.12). Auch im August waren die Werte auf allen untersuchten Flächen sehr hoch. Während der niederschlagsreicheren Vegetationsperiode des Jahres 2000 übertrafen beide Eschenflächen mit ihrer Transpirationssumme den Wert für den Bestandesniederschlag, blieben aber unter dem Freiflächenwert. Fläche III hingegen erreichte nur ca. 67 % des Bestandesniederschlags. Beim Vergleich der Daten muß jedoch berücksichtigt werden, daß ein größerer Teil der Tagessummen im Jahr 2000 aus dem Modell für des Xylemsaftflusses hergeleitet wurde (s.a. Kap 4.4.13), während dies im Jahr 1999 nur für wenige Tage notwendig war. Dies erschwert auch eine Beurteilung der aus den Meßdaten errechneten Monatssummen für dieses Jahr (Tab. 4.12).

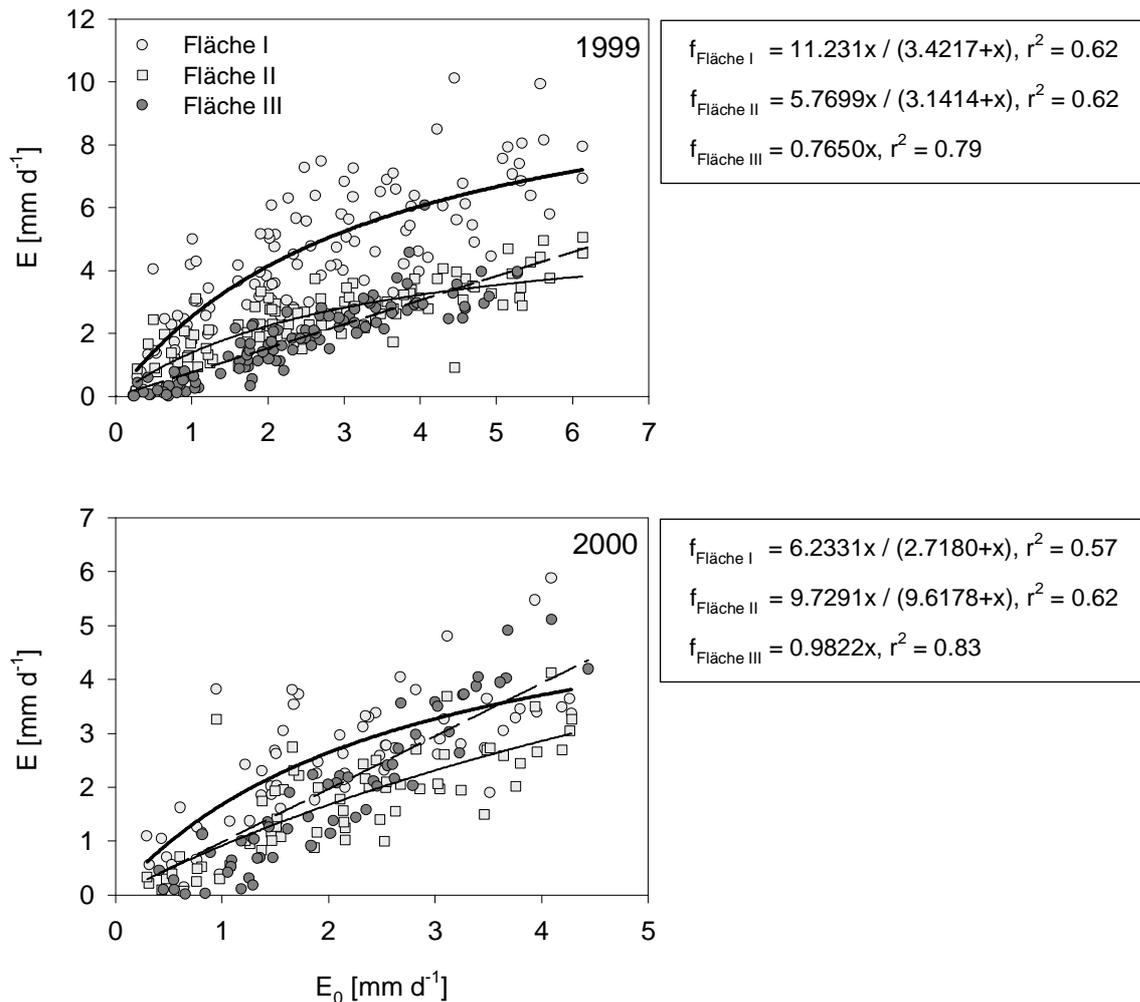


Abb. 4.41: Bestandestranspiration (E) in Bezug zur potentiellen Evapotranspiration (E_0) für die Meßflächen I-III in den Jahren 1999 und 2000. Fläche I: (—), Fläche II: (—), Fläche III: (---).

Für die Beziehung zwischen Bestandestranspiration und potentieller Evapotranspiration ergab sich nur für die mit Bergahorn bestandene Fläche III eine lineare Abhängigkeit (Abb. 4.41). Für die mit Eschen bestandenen Flächen I und II war die Summe der Abweichungsquadrate bei der Wahl einer hyperbolischen Ausgleichsfunktionen mit einer Variablen deutlich geringer. Der Anstieg der Bestandestranspiration erfolgte hier bei höherem Evaporationspotential nicht-proportional zu E_0 . Im Jahr 1999 überstieg die Bestandestranspiration von Fläche I E_0 deutlich. Das Jahresmaximum von E_0 lag mit 6.13 mm d^{-1} (28 Jul) um fast 40 % niedriger als die für den Bestand gefundenen Extremwerte. Aus der Ausgleichsfunktion für Fläche I ergibt sich mit 7.2 mm d^{-1} eine Überschreitung von 17.5 %. Demgegenüber lagen die Werte für Fläche II und Fläche III deutlich niedriger. Für den Maximalwert von E_0 ergibt sich mit der Ausgleichsfunktion für Fläche II ein Wert von 3.8 mm d^{-1} (62 %), für Fläche III ein Wert von 4.7 mm d^{-1} . Für letztere ist die Relation von E zu E_0 aufgrund der linearen Abhängigkeit

zwischen beiden Größen über den gesamten Wertebereich konstant (76.5 %). Für einen mittleren Wert für E_0 von 3.0 mm d⁻¹ ergab sich für E von Fläche I ein Wert von 5.2 mm d⁻¹ (174 %) und für Fläche II ein Wert von 2.8 mm d⁻¹ (93 %). Unterhalb einer potentiellen Evapotranspiration von 2.63 mm d⁻¹ ergaben sich auch für Fläche II Bestandestranspirationen, die oberhalb des Werts von E_0 lagen. Die Summe der in Abb. 4.41 enthaltenen Datenpunkte ergab für Esche und Bergahorn im Jahr 1999 einen Wert für E_0 von 294 mm bzw. 253 mm. Für die untersuchten Meßflächen ergaben sich Summen der Transpiration von 494 mm (Fläche I), 267 mm (Fläche II) und 187 mm (Fläche III) und ein dementsprechendes E/E_0 -Verhältnis von 1.68 (Fläche I), 0.91 (Fläche II) und 0.74 (Fläche III).

Anders stellte sich die Situation im Jahr 2000 dar. Aufgrund fehlender Daten für den Monat Juni lag der ermittelte Maximalwert für E_0 mit 4.3 mm d⁻¹ (26 Aug) niedriger als im Vorjahr. Aufgrund der ermittelten Ausgleichsfunktionen ergab sich für diesen Wert eine Transpirationsleistung für Fläche I von 3.8 mm d⁻¹ (89 %), für Fläche II von 3.0 mm (69 %) und für Fläche III von 4.2 mm d⁻¹ (98 %). Demzufolge zeigte die ahornbestandene Fläche in diesem Jahr bei hohem Evaporationspotential die höchsten Transpirationsraten. Für einen Wert für E_0 von 3.0 mm d⁻¹ ergab sich für E von Fläche I ein Wert von 3.5 mm d⁻¹ (109 %) und für Fläche II ein Wert von 2.5 mm d⁻¹ (82 %). Aufgrund der hyperbolischen Ausgleichfunktion wurden für Fläche I bei Werten von $E_0 < 3.52$ mm d⁻¹ Transpirationsraten errechnet, die oberhalb des Werts von E_0 lagen. Für Fläche II lag dieser Wert bei $E_0 < 2.18$ mm d⁻¹. Die Summe der in Abb. 4.41 enthaltenen Datenpunkte ergab für Esche und Bergahorn im Jahr 2000 einen Wert für E_0 von 138 mm bzw. 118 mm. Für die untersuchten Meßflächen ergaben sich Summen der Transpiration von 164 mm (Fläche I), 110 mm (Fläche II) und 107 mm (Fläche III) und ein dementsprechendes E/E_0 -Verhältnis von 1.19 (Fläche I), 0.79 (Fläche II) und 0.91 (Fläche III).

Im Jahr 2001 wurden die Xylemsaftflußmessungen an einzelnen ausgewählten Bäumen durchgeführt. Ein Grundflächenbezug der Meßwerte wurde daher nicht hergestellt (Abb. 4.42). Bei *Acer* bewegten sich die höchsten gemessenen Tagessummen in einem Bereich von 69.8 kg d⁻¹ (A11) bis 107.6 kg d⁻¹ (A22). Mit Ausnahme von A11, wo der Höchstwert bereits am 12 Mai verzeichnet wurde, erreichten alle Bäume ihr Maximum am 05 Jul. Bei den in diesem Jahr untersuchten Bergahorn-Bäumen kam fortdauernder nächtlicher Saftfluß häufiger vor als bei den in den beiden Jahren zuvor untersuchten Exemplaren, wie das Auftreten von Kurventyp I signalisiert. Die dabei auftretenden Raten waren jedoch gering, so daß der Anteil des nächtlichen Saftflusses im Mittel zwischen 2.1 % (A22) und 2.9 % (A11) der Gesamtsumme betrug. Die untersuchten Eschen hingegen waren sehr unterschiedlich in Bezug auf Basisparameter wie Basal- oder Blattfläche. Dementsprechend erreichte die Transpiration im Maximum Tagessummen von 48.0 kg d⁻¹ (F1) bis 594.8 kg d⁻¹ (E21). Bei den meisten der untersuchten Bäume wurde die höchsten Transpirationsraten im Mai und Juni gemessen, bei F3 im Juli und bei F21 erst

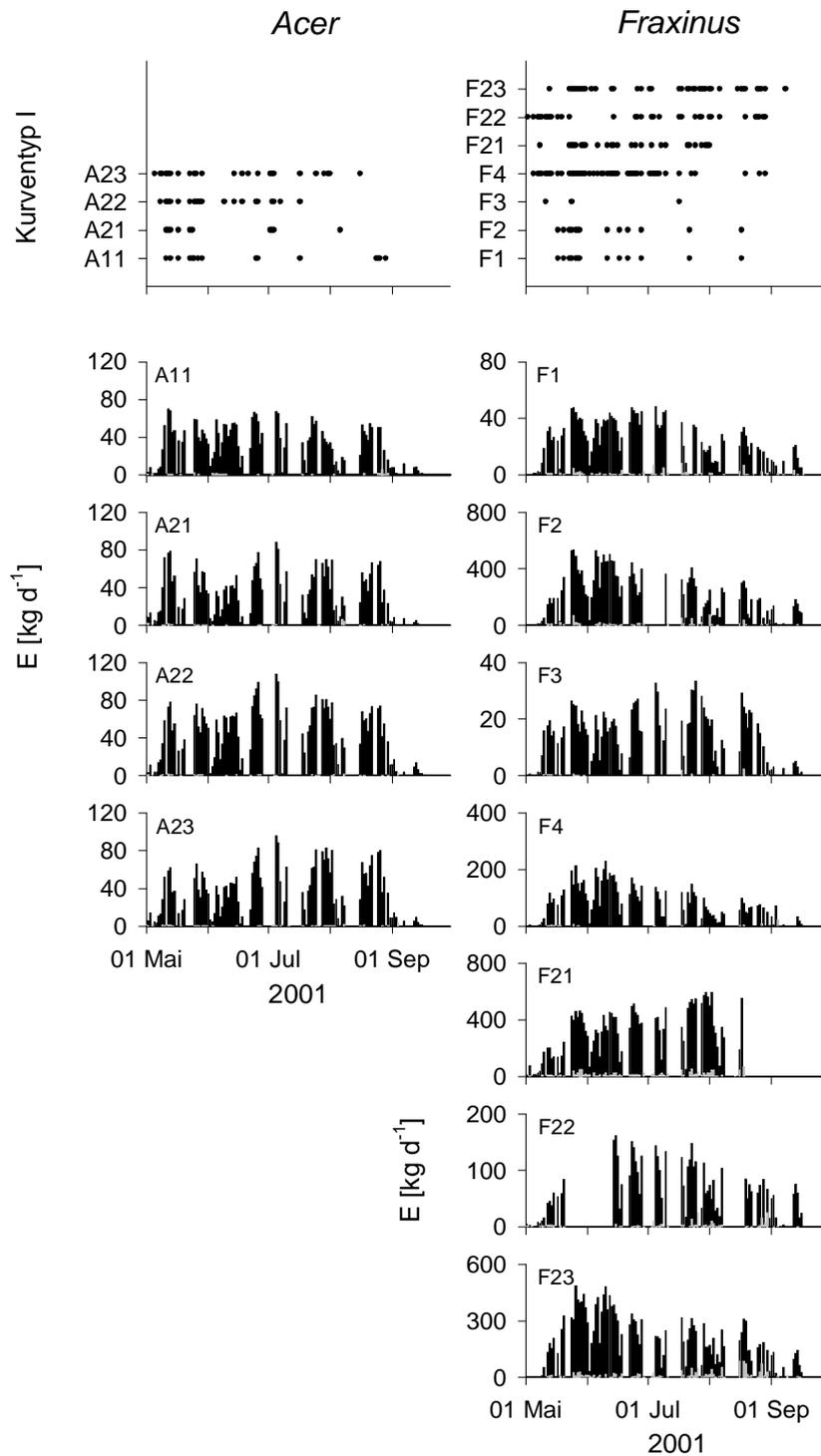


Abb. 4.42: Tagessumme der Transpiration der untersuchten Bäume im Jahr 2001. Zu Kurventyp I s.a. Abb. 4.18b.. Hellgrau: Safffluß von 2200h – 0400h OZ.

Ende August. Eine Fortdauer des Saffflusses in der Nacht wurde mit Ausnahme von *F3* bei allen untersuchten Bäumen häufig gefunden (Kurventyp I). Der Anteil des nächtlichen Saffflusses an der Gesamtsumme betrug im Mittel zwischen 5.0 % (*F4*) und 6.6 % (*F2*).

4.4.13 Modell

Das hier verwendete Modell leitet den Xylemsaftfluß von Bergahorn und Esche aus den für die Transpiration wichtigsten Mikroklimaparametern (R_s , T , VPD , BdF) her. Es beruht auf der Annahme, daß maximale Saftflußraten nur unter optimalen klimatischen Bedingungen möglich sind. Diese werden durch die Einhüllenden definiert (Abb. 4.23a,b; Abb. 4.43; Gleichungen in Tab. 4.13), die als Funktion die höchsten gemessenen Saftflußraten in Bezug zur jeweiligen Klimagröße beschreiben. Unter suboptimalen Bedingungen eines oder mehrerer Parameter kann der Maximalwert nicht erreicht werden. Da Bäume unterschiedlicher Größe in die Berechnungen einbezogen werden sollten, wurde die baumspezifische maximale Saftflußrate in der jeweiligen Meßsaison als Bezugsgröße verwendet. Alle gemessenen Raten wurden daher in [% max.] ausgedrückt. Bei früheren Anwendungen dieses Modellansatzes (STÖHR UND LÖSCH 2004) wurde jedoch festgestellt, daß die Modellrechnungen den tatsächlichen Saftfluß erheblich überschätzten. Offenbar stellten die gemessenen Maximalwerte singuläre Ereignisse dar, die oft weit über dem Durchschnitt der sonstigen Meßergebnisse lagen.

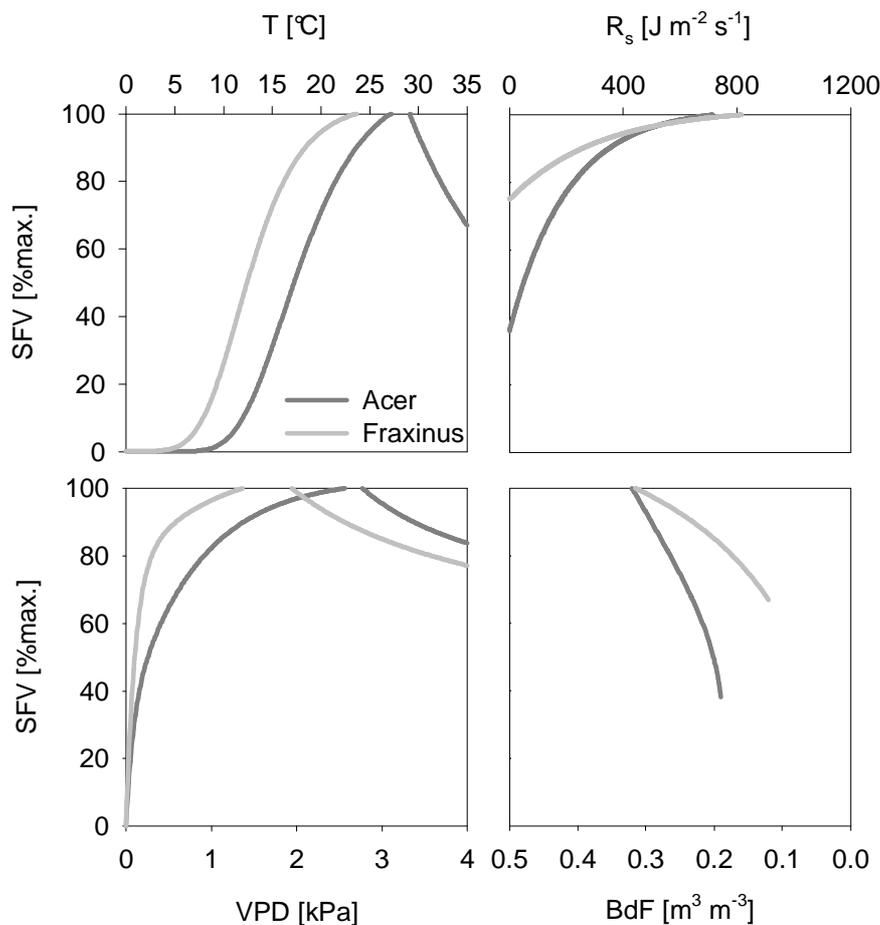


Abb. 4.43: Die Einhüllenden der Saftflußgeschwindigkeit (SFV) in Bezug zu den Klimaparametern Lufttemperatur (T), Globalstrahlung (R_s) und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) von *Acer* und *Fraxinus* (s.a. Abb. 4.23a,b; zu Formeln s.a. Tab. 4.13).

Tab. 4.13: Gleichungen der Einhüllenden-Funktionen (s.a. Abb. 4.23ab, Abb. 4.43) des Xylemsaftflusses in Relation zu den Mikroklimaparametern Globalstrahlung (R_s), Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD), Lufttemperatur (T) und Wassergehalt des Oberbodens (BdF).

Art	Parameter (x)	Funktion	
<i>Acer</i>	R_s	$f(x) = 36 + 66 \cdot [1 - \exp(-4.9 \cdot 10^{-3} \cdot x)]$	für $0 \leq x \leq 713 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
	VPD	$f(x) = 32.17 \cdot [1 - \exp(-12.48 \cdot x)] + 70.85 \cdot [1 - \exp(-1.23 \cdot x)]$	für $0 \leq x \leq 2.56 \text{ kPa}$
		$f(x) = 66.5 + 210 \cdot x^{-1.8}$	für $2.78 \text{ kPa} \leq x$
	T	$f(x) = 110.04 \cdot [1 + \exp(-(x + 6.32) \cdot 4.69^{-1})]^{-120.56}$	für $x \leq 27.1 \text{ }^\circ\text{C}$
$f(x) = 150 \cdot 10^3 \cdot x^{-2.17}$		für $29.1 \text{ }^\circ\text{C} \leq x$	
BdF	$f(x) = [(-2.29 \cdot x) \cdot (-0.17 + x)^{-1}] + 327.52 \cdot x$	für $0.185 \leq x \leq 0.320 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	
<i>Fraxinus</i>	R_s	$f(x) = 75 + 27 \cdot [1 - \exp(-3.2 \cdot 10^{-3} \cdot x)]$	für $0 \leq x \leq 813 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
	VPD	$f(x) = 75.47 \cdot [1 - \exp(-9.53 \cdot x)] + 31.93 \cdot [1 - \exp(-1.07 \cdot x)]$	für $0 \leq x \leq 1.36 \text{ kPa}$
		$f(x) = 39 + 94 \cdot x^{-0.65}$	für $1.95 \text{ kPa} \leq x$
	T	$f(x) = 103.09 \cdot [1 + \exp(-(x + 4.99) \cdot 3.48^{-1})]^{-6.48}$	für $x \leq 23.6 \text{ }^\circ\text{C}$
BdF	$f(x) = (-143.48 \cdot x) \cdot (-0.14 + x)^{-1}$	für $0.120 \leq x \leq 0.315 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	

Daher wurden für einen Baum jeder Art (*F11*, *A10*), dessen Meßdaten nicht in die Ableitung der Einhüllenden einfließen, die Tagessummen der real gemessenen Daten und des Modells gebildet und in Beziehung zueinander gesetzt. Aus der linearen Regression ergab sich, daß bei *A10* die gemessenen Daten im Mittel 81.2 % unter den berechneten Werten lagen. Für *F11* ergab sich nur eine leichte Überschätzung der Meßwerte von etwa 5 %. Im Fall des Bergahorns wurde daher ein Faktor von 0.812 in die Modellrechnung einbezogen. Die errechnete maximale Safflußgeschwindigkeit kann demzufolge nur 81.2 % der gemessenen erreichen. Bei der Esche wurde aufgrund der geringen Abweichung auf die Einführung dieses Faktors verzichtet.

Zur weiteren Parametrisierung des Modells wurden die Einhüllenden herangezogen, wie sie aus der Auftragung der gemessenen Safflußgeschwindigkeiten in Bezug zu den parallel erhobenen Klimaparametern gewonnen wurden (Abb. 4.23a, b). Abb. 4.43 zeigt die Funktionen für Esche und

Bergahorn noch einmal im Überblick. Die dazugehörigen Funktionen sind in Tab. 5.2 zusammengefaßt. Die Einhüllenden definieren demzufolge die Limitierung der Saftflußgeschwindigkeit, wie sie allein durch den betreffenden Klimafaktor bedingt wird. Für die Eschen ergab sich die modellierte Saftflußgeschwindigkeit (SFV_{mod}) aus

$$SFV_{\text{mod}} = 100 \cdot \frac{f_1^A(R_s)}{100} \cdot \frac{f_{1,2}^A(T)}{100} \cdot \frac{f_{1,2}^A(VPD)}{100} \cdot \frac{f_1^A(BdF)}{100} \quad (33)$$

Für die Bergahorn-Bäume wurde SFV_{mod} aus

$$SFV_{\text{mod}} = 100 \cdot 0.812 \cdot \frac{f_1^F(R_s)}{100} \cdot \frac{f_1^F(T)}{100} \cdot \frac{f_{1,2}^F(VPD)}{100} \cdot \frac{f_1^F(BdF)}{100} \quad (34)$$

berechnet.

Um die Tauglichkeit des Modellansatzes zu überprüfen, wurden zunächst die ermittelten Saftflußraten mit den gemessenen Werten aus dem Jahr 1999 verglichen. Berücksichtigt wurden nur die an geraden julianischen Tagen erhobenen Daten. Es wurde ein auf drei Faktoren (R_s , T , VPD) gestützter Modellansatz benutzt. Die Bodenfeuchte wurde nicht in die Kalkulation einbezogen. Für beide Arten wurde das beste Resultat erzielt, wenn zwischen den modellierten Raten und den Meßwerten ein Zeitversatz von zwei Meßintervallen (= 30 min) eingehalten wurde. Für den überwiegenden Teil der untersuchten Bergahorn-Bäume ergab sich im Mittel eine gute Übereinstimmung zwischen modellierten und gemessenen Werten (Abb. 4.44). Die berechneten Regressionsgeraden weisen oft nur geringe Abweichungen von der Winkelhalbierenden auf. Die größte Übereinstimmung wurde von A5 und A3 erreicht. Lediglich bei A7 kam es zu einer deutlichen Überschätzung der Meßwerte durch das Modell. Bei A11 unterschätzte das Modell die gemessenen Werte besonders im Bereich hoher Saftflußraten. Der Versatz der Regressionsgeraden vom Nullpunkt ist bei den meisten Bäumen gering. Lediglich bei A4 wird ein etwas höherer Wert ermittelt. Die Streuung der Meßwerte ist allerdings zum Teil beträchtlich. Die berechneten Korrelationskoeffizienten der Datenpunkte mit der Regressionsgeraden liegen zwischen 0.66 (A7) und 0.91 (A6, A8). Bei den meisten Bäumen werden Werte von von 0.80 – 0.88 erreicht. Ganz anders stellt sich das Ergebnis für die untersuchten Eschen dar (Abb. 4.45). Während sich die Streuung der Meßwerte um die Regressionsgeraden in einem zum Bergahorn vergleichbaren Rahmen bewegt ($0.65 < r^2 < 0.91$), weisen die Ausgleichsfunktionen bei einigen Bäumen große Abweichungen von der Winkelhalbierenden auf (z. B. F9, F10). Die größte Übereinstimmung von modellierten und gemessenen Werten wurde für F4 und F11 erzielt. Bei einigen Bäumen weisen die

Regressionsgeraden einen deutlichen positiven Versatz vom Nullpunkt auf (z. B. *F1*, *F2*, *F5*). Aus den herrschenden klimatischen Verhältnissen ließ sich dem Modell zur Folge kein Safffluß ableiten, obwohl zum gleichen Zeitpunkt bereits relativ hohe Raten an den Bäumen gemessen wurden.

Auch im Vergleich der Tagesbilanzen ergeben sich für *Acer* die größeren Übereinstimmungen zwischen dem Modell und den aus den Meßdaten abgeleiteten Werten (Abb. 4.46). Auch in diesem Fall wurde das 3-Faktoren-Modell zu Grunde gelegt. Die Abweichung der Ausgleichsfunktion von der Winkelhalbierenden war allerdings bei den meisten Bäumen größer als beim Vergleich der Saffflußraten. Die größten Abweichungen wurden bei *A10* und *A11* festgestellt. Bei den anderen untersuchten Bäumen waren die Abweichungen geringer. Mit Ausnahme von *A7* unterschätzte das Modell die gemessenen Werte leicht. Bei *A7* hingegen kam es zu einer deutlichen Überschätzung. Die beste Übereinstimmung wurde für *A5* festgestellt. Die errechneten Korrelationskoeffizienten lagen mit Werten von 0.61 – 0.89 etwas niedriger als im Vergleich der Saffflußraten. Bei den untersuchten Eschen wurde eine vergleichbar gute Übereinstimmung von Modell und Meßdaten nur bei Bäumen mit verhältnismäßig geringen Transpirationsleistungen erzielt (*F6*, *F7*). Bei den anderen Bäumen kommt es zu zum Teil großen Abweichungen (z.B. *F4*, *F10*). Bei allen Bäumen wird ein mehr oder weniger deutlicher positiver Versatz der Regressionsgeraden beobachtet, der z. B. bei *F2* 21 % und bei *F10* 35 % des gemessenen Höchstwerts beträgt. Die Streuung der Datenpunkte ist zum Teil beträchtlich. Bei *F10* beispielsweise besteht nur eine sehr geringe Korrelation zwischen Datenpunkten und Ausgleichsfunktion ($r^2 = 0.37$). Für die anderen Bäume liegt r^2 zwischen 0.54 (*F2*) und 0.85 (*F7*).

Modellierte Saffflußraten basierend auf dem 3-Faktoren-Ansatz wurden auch für die Vegetationsperiode des Jahres 2000 berechnet. Im Gegensatz zum Vorjahr wurden alle zur Verfügung stehenden Meßtage in die Auswertung einbezogen. Die gemessenen und modellierten Raten wurden auf den Maximalwert des betreffenden Baumes in dieser Meßsaison bezogen. Für den Bergahorn ergab sich bei allen untersuchten Bäumen eine im Vergleich zum Vorjahr geringere Korrelation zwischen den Datenpunkten und der Ausgleichsfunktion (Abb. 4.48). Die Werte für r^2 lagen zwischen 0.56 (*A2*) und 0.76 (*A3*, *A6*, *A8*). Für die meisten Bäume wurde jedoch eine gute Übereinstimmung zwischen der Regressionsgeraden und der Winkelhalbierenden erzielt. Bei *A3*, *A7* und *A8* verlaufen die Funktionen nahezu deckungsgleich. Die größte Abweichung wurde für *A2* festgestellt. Hier blieben die gemessenen Raten weit hinter den Modellberechnungen zurück. Der Versatz der Regressionsgeraden vom Nullpunkt war wie im Vorjahr gering. Er betrug im Maximum 0.25 kg h^{-1} (*A5*), was etwa 5.5 % des Jahreshöchstwerts entspricht. Für die Esche überschätzte das Modell im Jahr 2000 die gemessenen Saffflußraten bei fast allen untersuchten Bäumen (Abb. 4.49). Lediglich bei *F2* und *F9* war die Divergenz zwischen die Regressionsgerade und Winkelhalbierender verhältnismäßig gering. Die größte

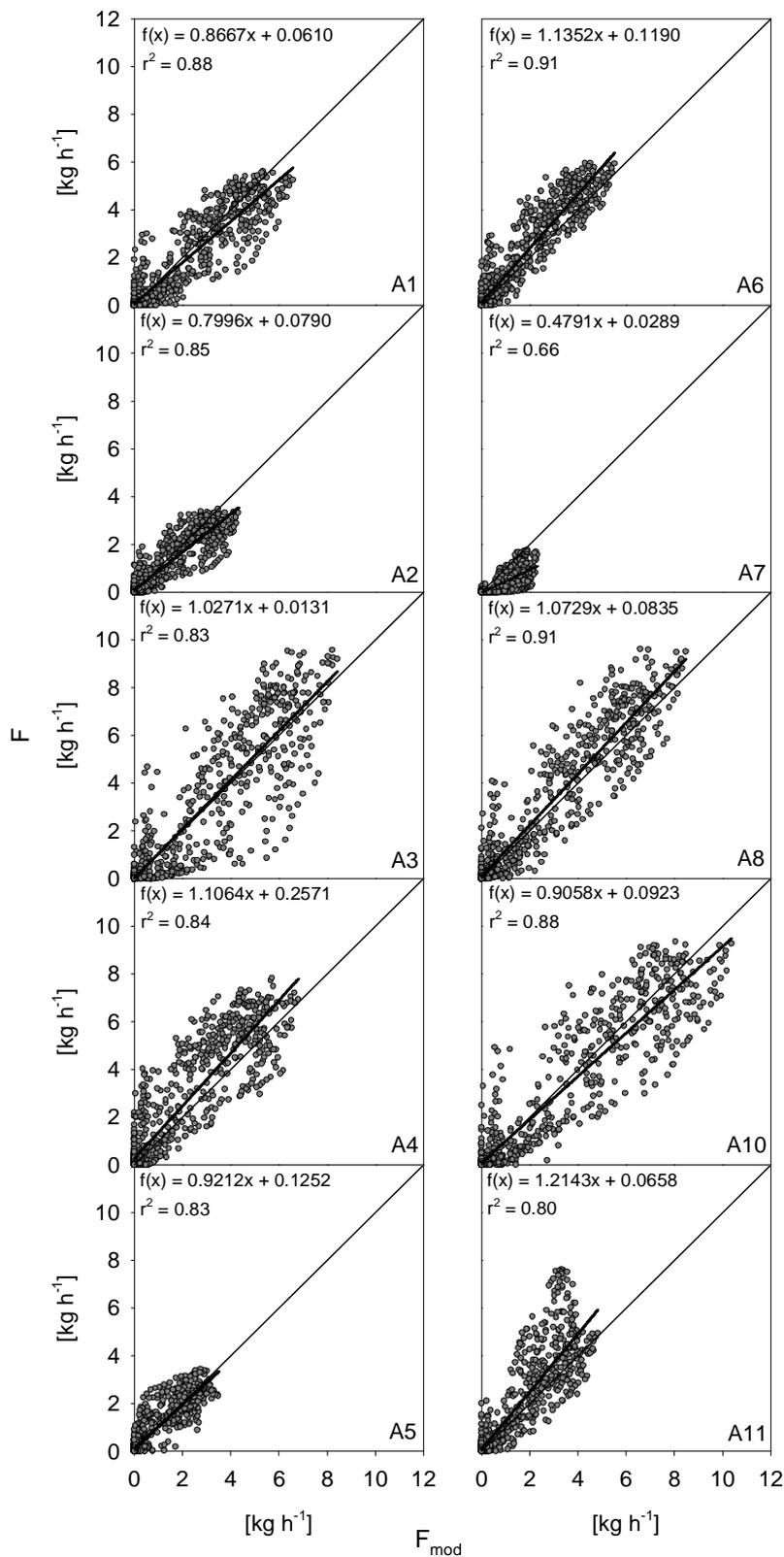


Abb. 4.44: An Acer (A1 – A11) gemessene Xylemsaftflußraten (F) in Relation zu modellierten Werten (F_{mod} ; 3-Faktoren-Modell mit R_s , VPD , T) für die geraden Meßtage der Vegetationsperiode 1999.

Differenz wurde für $F3$ und $F6$ verzeichnet. Hier betragen die gemessenen Raten im Mittel 57 % bzw. 36 % der aus den Klimadaten abgeleiteten Werte. Der Versatz der Regressionsgeraden vom Ursprung war, anders als im Vorjahr, gering. Der höchste Wert von 1.60 kg h^{-1} ($F9$) entspricht einem Anteil von

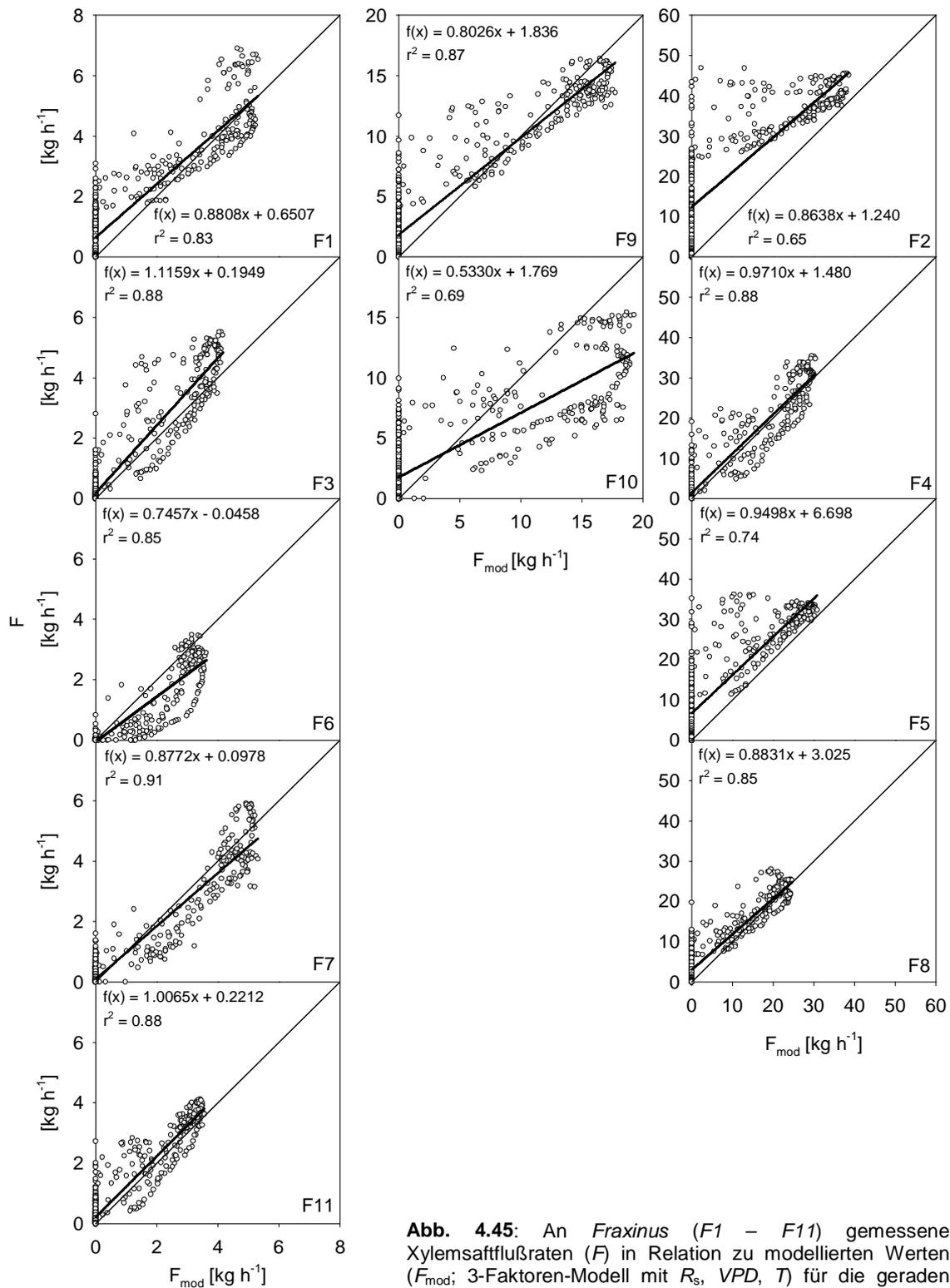


Abb. 4.45: An *Fraxinus* (F1 – F11) gemessene Xylemsaftflußraten (F) in Relation zu modellierten Werten (F_{mod} ; 3-Faktoren-Modell mit R_s , VPD , T) für die geraden Meßtage der Vegetationsperiode 1999.

etwa 3 % vom Maximalwert. Die Korrelation der Datenpunkte mit der Ausgleichfunktion war in dieser Vegetationsperiode höher als bei den untersuchten Bergahorn-Bäumen. Die Korrelationskoeffizienten erreichten Werte von 0.56 (F6) bis 0.87 (F8). Die modellierten Tagesbilanzen der Vegetationsperiode

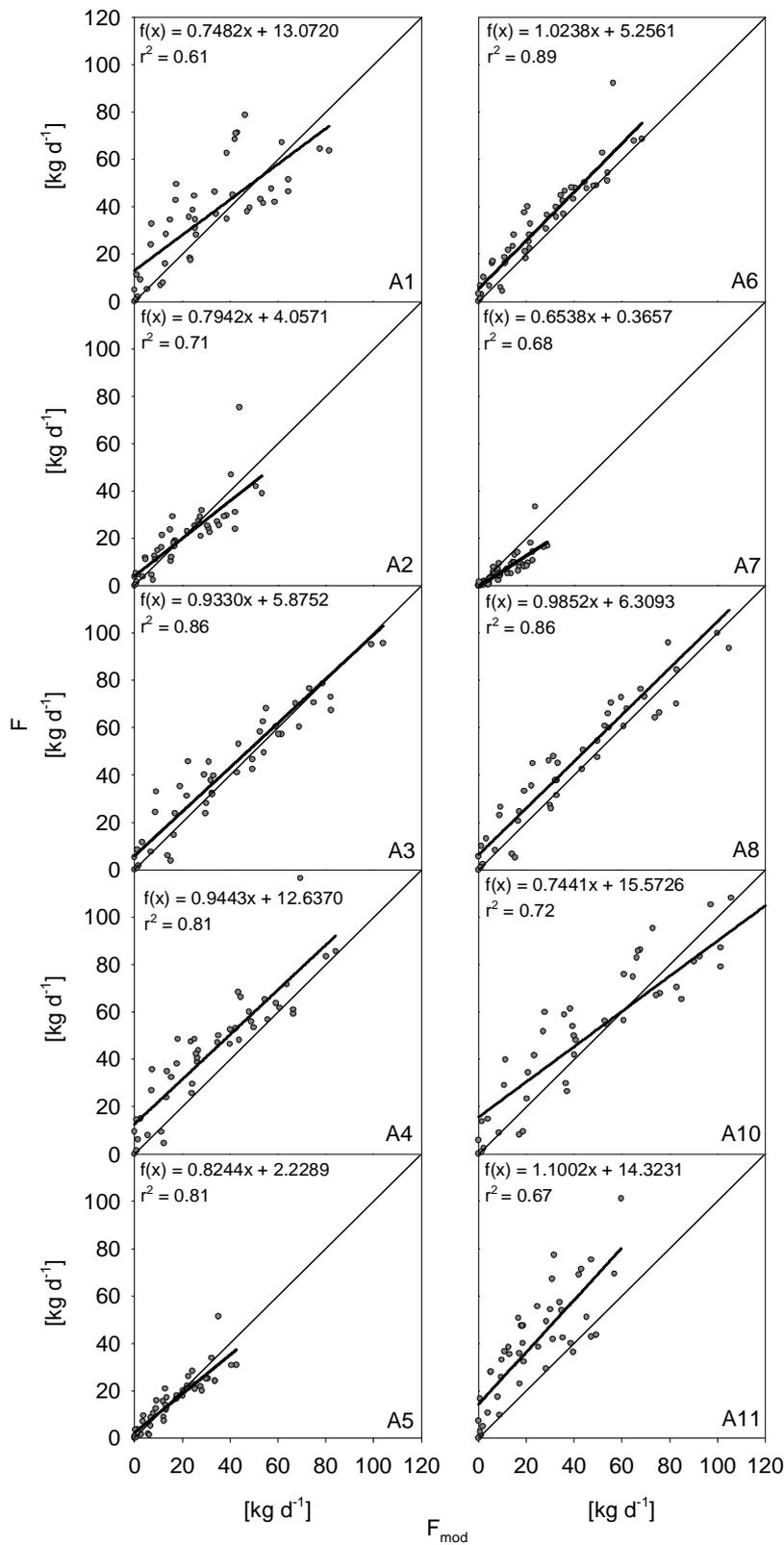


Abb. 4.46: An *Acer* (A1 – A11) gemessene Tagessummen des Xylemsaftflusses (F) in Relation zu modellierten Werten (F_{mod} ; 3-Faktoren-Modell mit R_s , VPD , T) für die geraden Meßtage der Vegetationsperiode 1999.

2000 stimmten bei den meisten der untersuchten *Acer*-Bäume gut mit den gemessenen Daten überein (Abb. 4.50). Zu größeren Abweichungen kam es nur bei A2, wo die Tagessummen im Mittel nur 13 % der prognostizierten Werte erreichten, und bei A4, wo es besonders im Bereich hoher Werte zu einer

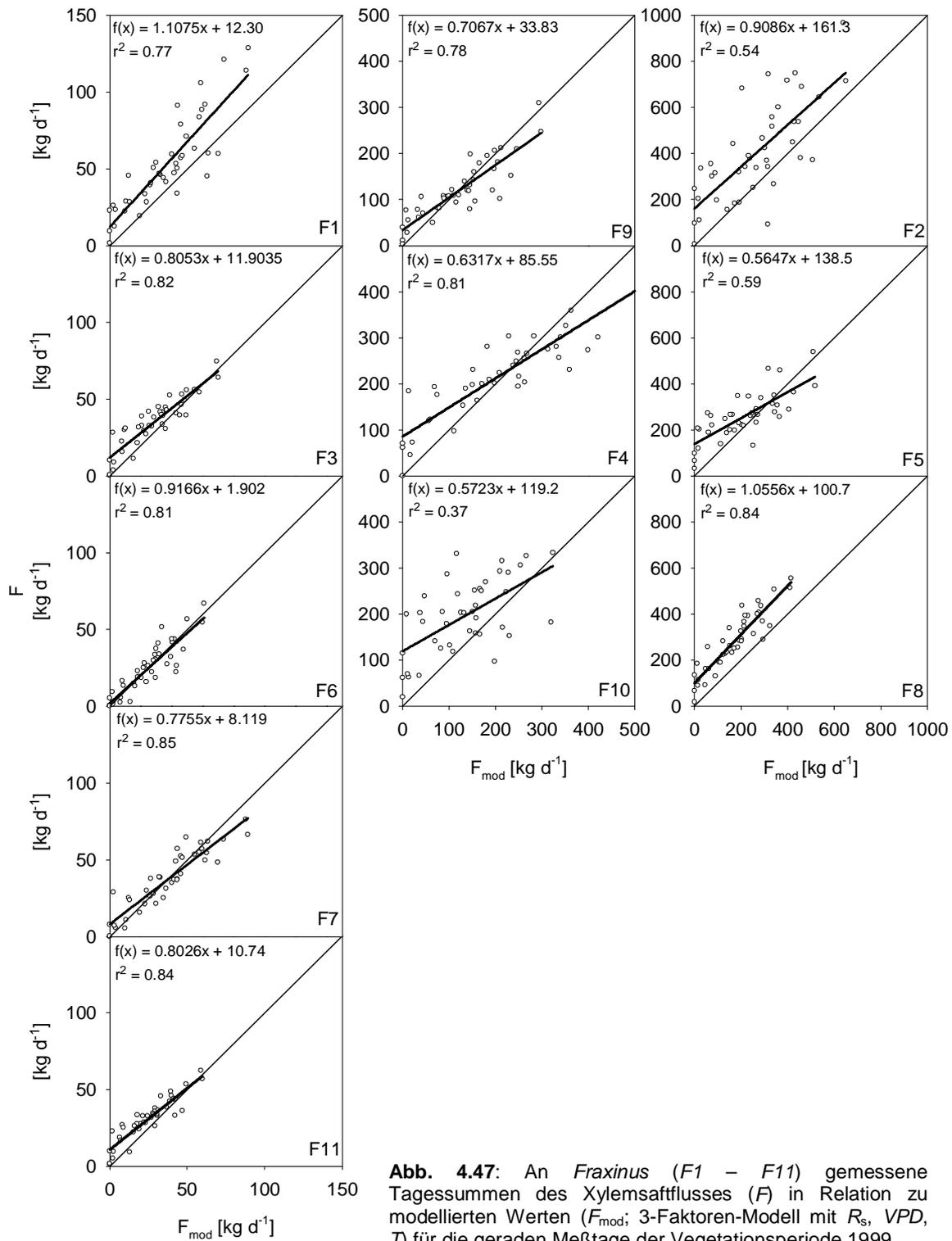


Abb. 4.47: An *Fraxinus* (F1 – F11) gemessene Tagessummen des Xylemsaftflusses (F) in Relation zu modellierten Werten (F_{mod}; 3-Faktoren-Modell mit R_s, VPD, T) für die geraden Meßtage der Vegetationsperiode 1999.

deutlichen Unterschätzung der Meßergebnisse kam. Von A2 abgesehen, wo die Korrelation der Datenpunkte mit der Ausgleichsfunktion sehr gering war ($r^2 = 0.30$), lagen die Korrelationskoeffizienten zwischen 0.76 (A5) und 0.85 (A3, A7). Bei den untersuchten Eschen hingegen waren die Werte deutlich

niedriger (Abb. 4.51). So wurde bei *F9* und *F4* nur eine sehr schwache Korrelation zwischen Datenpunkten und der Ausgleichsfunktion gefunden ($r^2 = 0.28$ bzw. $r^2 = 0.36$). Bei den anderen Bäumen lagen die Werte zwischen 0.43 (*F1*, *F3*) und 0.68 (*F7*). Die Modellwerte überschätzten die gemessenen Saftflußmengen z. T. deutlich. Bei *F3* beispielsweise lagen die gemessenen Tagessummen im Mittel bei 33 % der aus den Klimadaten abgeleiteten Werte. Ein Versatz der Regressionsgeraden vom Ursprung war bei fast allen Bäumen vorhanden. Sowohl extreme positive Werte (124.4 kg d⁻¹, *F2*) als auch negative Werte (-76.72 kg d⁻¹, *F8*) wurden verzeichnet. Bäume wie z. B. *F1*, die nur einen geringen Versatz aufwiesen, blieben die Ausnahme.

Der Einfluß der verschiedenen Klimaparameter auf die Modellfunktion wurde zunächst im Vergleich der modellierten Werte mit den gemessenen Daten für die Monate der Vegetationsperioden 1999 und 2000 untersucht (Tab. 4.14). Angegeben sind die Korrelationskoeffizienten für verschiedenen Typen des Modells (*M1* – *M4*) mit den gemessenen Daten von Fläche I und Fläche III sowie mit den benachbart wachsenden Einzelbäumen *F1* und *A11*. Am Beispiel vom Juni 1999 zeigt sich, daß die Globalstrahlung allein (Modelltyp *M1*) für über 60 % der Variation im Datensatz der verglichenen Flächen und Einzelbäume verantwortlich war. Wurden weitere Klimaparameter wie *VPD* (Modelltyp *M2*) und Temperatur (Modelltyp *M3*) hinzugefügt, so ließen sich bis zu 88 % (Fläche I) bzw. 79 % (Fläche III) der Variation im Datensatz erklären. Der Bodenwassergehalt als vierter in das Modell integrierter Umweltparameter (Modelltyp *M4*) vermag die Genauigkeit des Modells in diesem Monat nicht weiter zu steigern. Selbst während der ausgeprägten Trockenphase im August dieses Jahres kommt es auf Fläche I nur zu einer marginalen Verbesserung, wenn der Parameter integriert wird. Auf Fläche III führt dies sogar zu einer deutlichen Minderung der Genauigkeit. R^2 sank von 0.80 (*M3*) auf 0.54 (*M4*). Bei den Einzelbäumen konnte vor allem bei *F1* eine deutliche Steigerung der Korrelation festgestellt werden, während für *A11* lediglich die Genauigkeit von *M2* erreicht wurde. Bei letzterem lagen die Werte im August für alle getesteten Modelltypen. Im folgenden Jahr wurde auch die Austriebsphase der Bäume im Mai mit in die Auswertungen einbezogen. Hier zeigt sich, daß ein Modellansatz, der ausschließlich mit der Globalstrahlung parametrisiert wurde, nur für einen sehr geringen Teil der Variation im Xylemsaftfluß verantwortlich zeichnete. Wurden *VPD* und Temperatur integriert, konnten r^2 -Werte von 0.88 (*A11*) erreicht werden. Auch für die mit Bergahorn bestandene Fläche III wurde mit 0.73 ein hoher Wert ermittelt, während die Werte für Fläche I und *F1* deutlich niedriger lagen. Dies könnte seine Ursache in dem später stattfindenden Austrieb von *Fraxinus* gegenüber *Acer* haben. Im weiteren Jahresgang fällt die Korrelation zwischen Modell und Meßdaten deutlich niedriger aus als im Vorjahr. So werden für August und September 2000 nur für *A11* hohe r^2 -Werte erreicht (0.84 bzw. 0.71 für *M4*). Für *F1* und vor allem für die untersuchten Flächen war die Korrelation sehr gering. Die Koeffizienten lagen zum Teil unter 0.50. Die Integration des Bodenwassergehalts in das Modell führte in keinem Fall zu

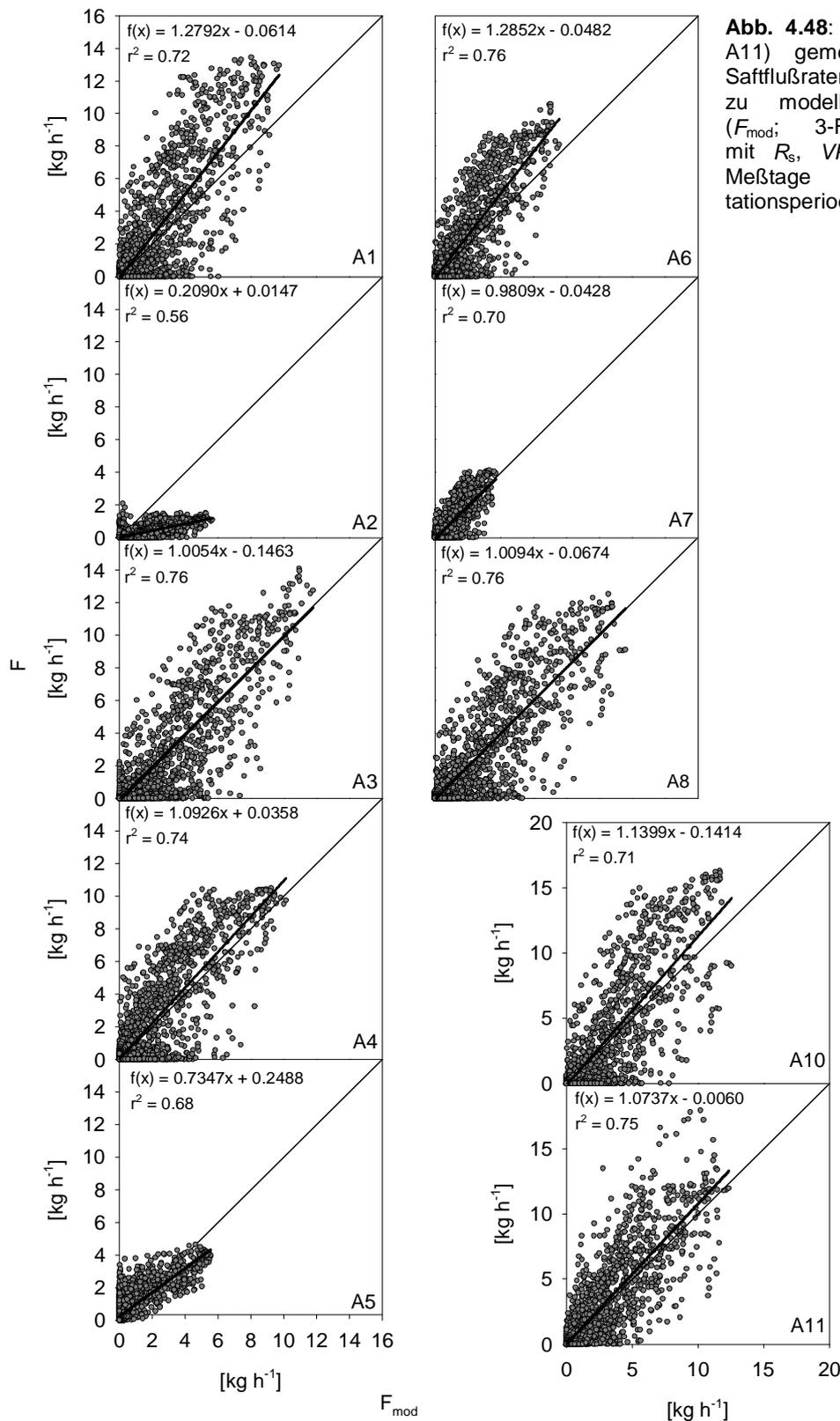


Abb. 4.48: An *Acer* (A1 – A11) gemessene Xylemsaftflußraten (F) in Relation zu modellierten Werten (F_{mod} ; 3-Faktoren-Modell mit R_s , VPD , T) für die Meßtage der Vegetationsperiode 2000.

einer Verbesserung der Ergebnisse. Hier steht allerdings zu berücksichtigen, daß, vermutlich aufgrund der im Vergleich zu 1999 anderen Art der Installation der *TDR*-Sensoren, keine so niedrigen Bodenwassergehalte wie 1999 gemessen wurden. Auf diesen jedoch basiert das Modell.

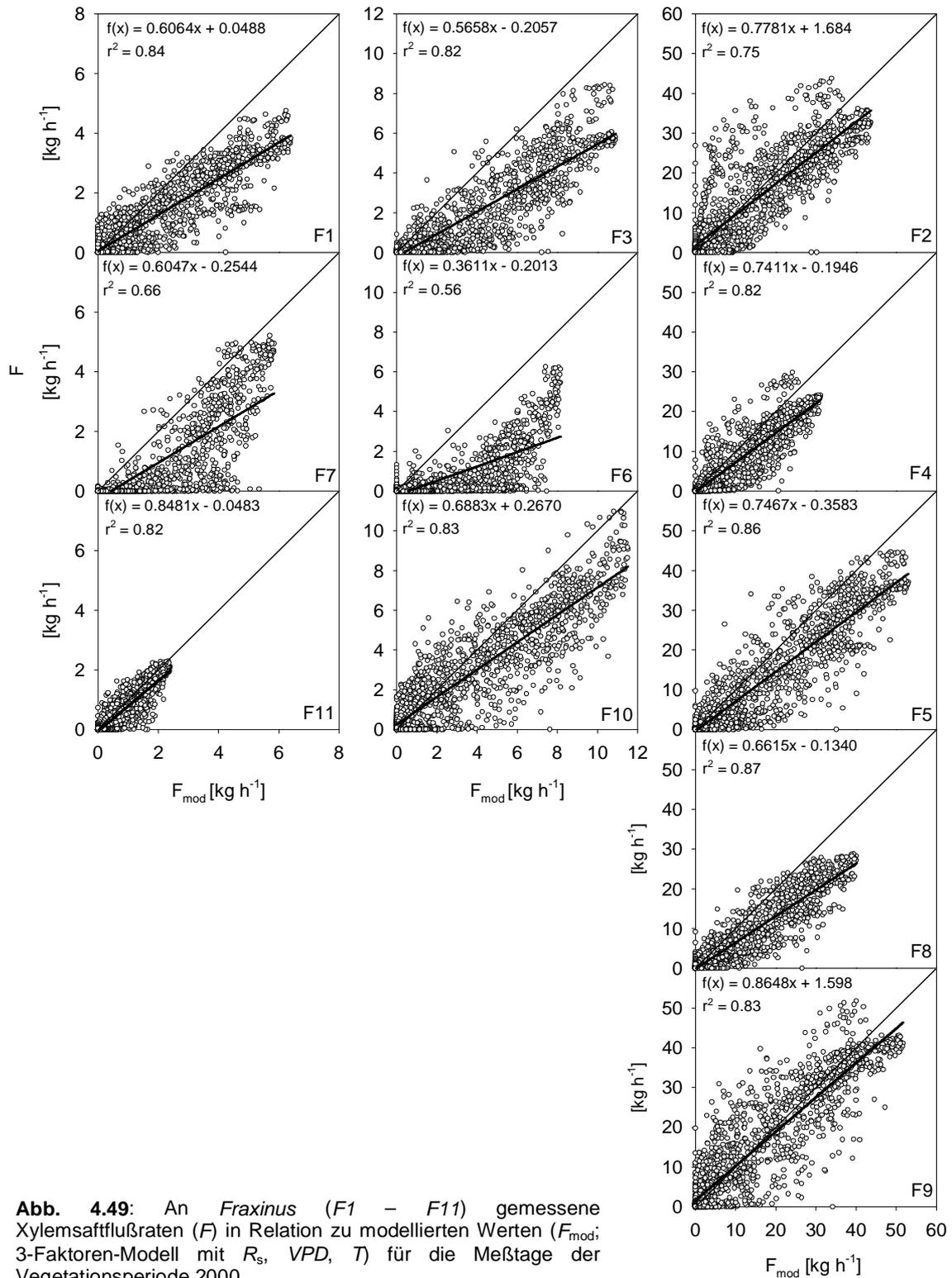


Abb. 4.49: An *Fraxinus* (F1 – F11) gemessene Xylemsaftflußraten (F) in Relation zu modellierten Werten (F_{mod}; 3-Faktoren-Modell mit R_s, VPD, T) für die Meßtage der Vegetationsperiode 2000.

Die relative Bedeutung (r_l) der einzelnen in die Modellberechnungen eingehenden Klimaparameter wurde exemplarisch für die benachbart wachsenden Bäumen F1 und A11 berechnet (Tab. 4.15). Dazu wurde Modelltyp M4 mit den Daten der Freiflächenklimastation und den Bodenwassergehaltsdaten von

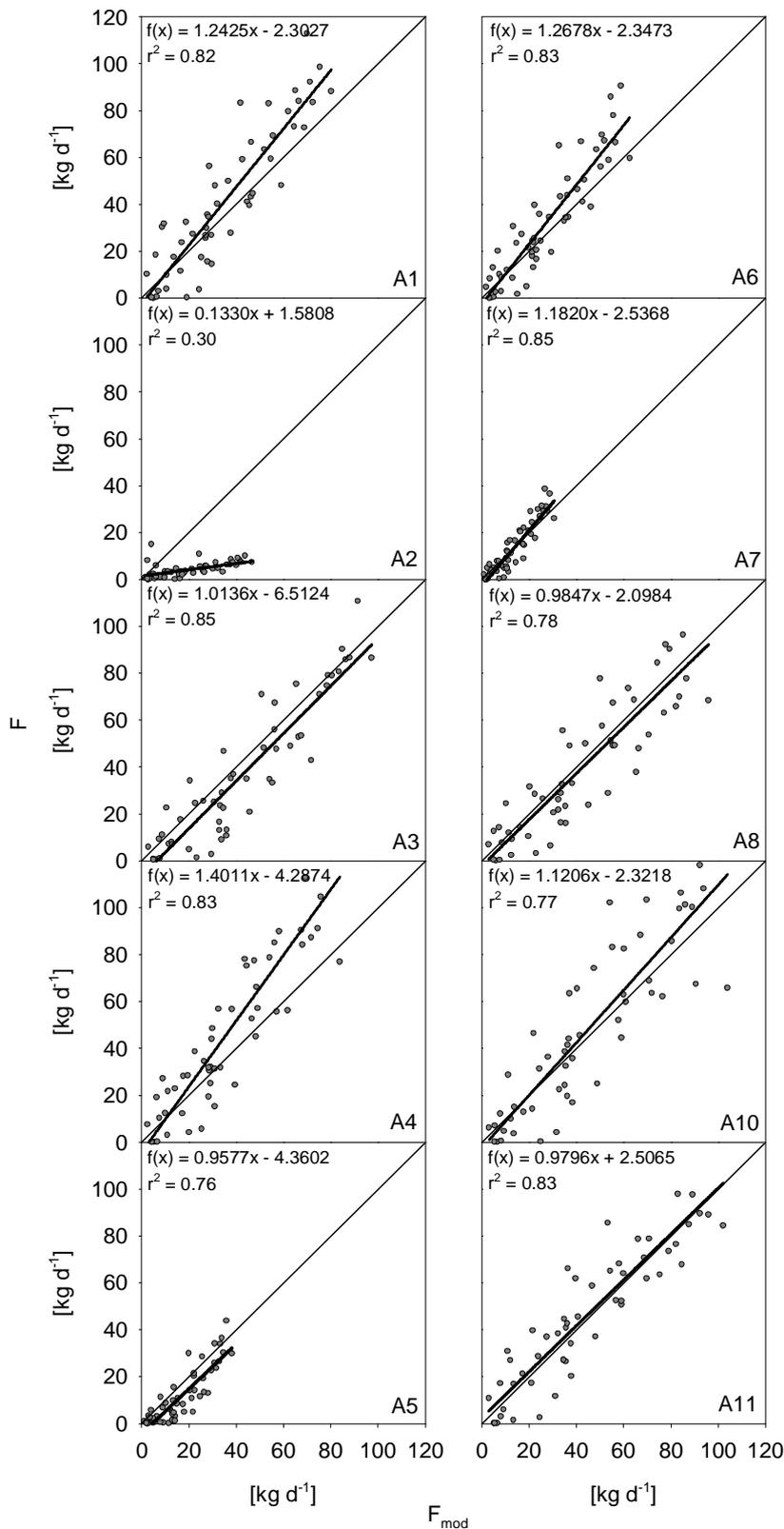


Abb. 4.50: An *Acer* (A1 – A11) gemessene Tagessummen des Xylemsaftflusses (F) in Relation zu modellierten Werten (F_{mod} ; 3-Faktoren-Modell mit R_s , VPD , T) für die Meßtage der Vegetationsperiode 2000.

Meßfläche I parametrisiert. Im Jahr 1999 wirkte sich vor allem das VPD limitierend auf die Modellberechnungen aus, wobei der Wert bei $F1$ etwas höher lag als bei $A11$. Der Einfluß von Temperatur und Globalstrahlung war dagegen erheblich geringer. Besonders bei $F1$ wirkte sich T kaum

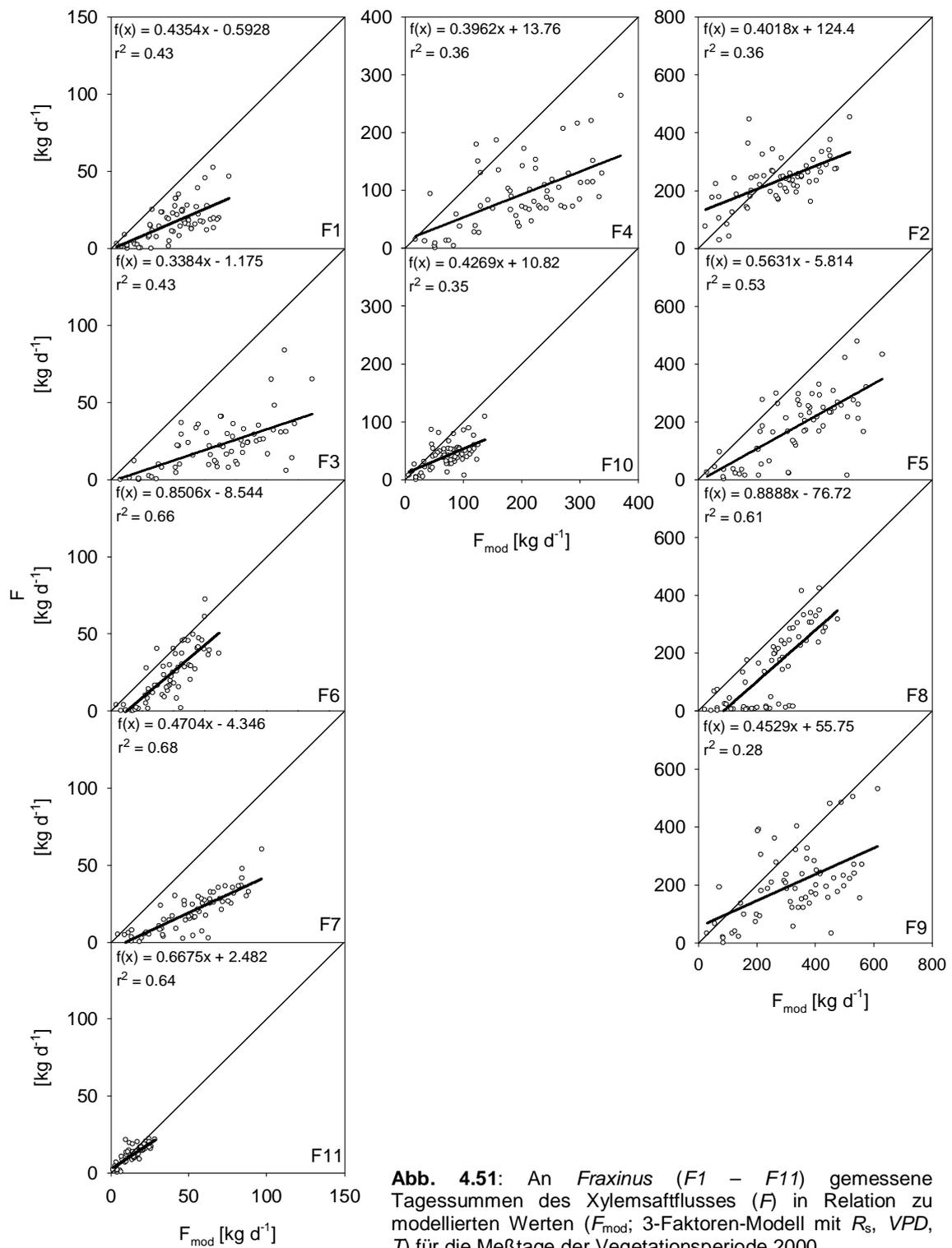


Abb. 4.51: An *Fraxinus* (F1 – F11) gemessene Tagessummen des Xylemsaftflusses (F) in Relation zu modellierten Werten (F_{mod}; 3-Faktoren-Modell mit R_s, VPD, T) für die Meßtage der Vegetationsperiode 2000.

limitierend auf die Kalkulation von M4 aus. Bei A11 hingegen war R_s von geringerer Bedeutung. Die Bedeutung des Bodenwassergehalts war im Zeitraum vor der ersten Trockenperiode bei beiden Bäumen gering. Während der Trockenphasen lag der Wert jedoch besonders bei A11 sehr hoch. Im

Tab. 4.14: Korrelationskoeffizienten (r^2) der Übereinstimmung von gemessenen Saftflußdaten mit verschiedenen Typen des Modells ($M1 - M4$) für Fläche I und Fläche III sowie für die Einzelbäume $F1$ und $A11$. In das Modell einbezogene Klimadaten: $M1 = R_s$, $M2 = R_s VPD$, $M3 = R_s VPD T$, $M4 = R_s VPD T BdF$

Jahr/Monat	Modell Typ				Modell Typ			
	M1	M2	M3	M4	M1	M2	M3	M4
	Fläche I				Fläche III			
1999								
Mai	-	-	-	-	-	-	-	-
Jun	0.64	0.87	0.88	0.88	0.62	0.74	0.79	0.78
Jul	0.51	0.78	0.76	0.76	0.56	0.69	0.70	0.57
Aug	0.50	0.66	0.64	0.66	0.38	0.71	0.80	0.54
Sep	0.61	0.74	0.73	0.74	0.59	0.83	0.82	0.79
2000								
Mai	0.01	0.50	0.56	0.56	0.01	0.43	0.73	0.70
Jun	-	-	-	-	-	-	-	-
Jul	0.58	0.79	0.80	0.80	0.36	0.52	0.57	0.57
Aug	0.45	0.55	0.53	0.54	0.49	0.62	0.66	0.66
Sep	0.39	0.47	0.47	0.48	0.18	0.31	0.34	0.34
	Fraxinus F1				Acer A11			
1999								
Mai	-	-	-	-	-	-	-	-
Jun	0.67	0.82	0.84	0.87	0.64	0.87	0.88	0.88
Jul	0.75	0.86	0.83	0.86	0.51	0.78	0.76	0.76
Aug	0.55	0.76	0.68	0.86	0.50	0.66	0.64	0.66
Sep	0.72	0.88	0.83	0.88	0.61	0.74	0.73	0.74
2000								
Mai	0.03	0.50	0.63	0.64	0.01	0.58	0.88	0.86
Jun	-	-	-	-	-	-	-	-
Jul	0.54	0.81	0.80	0.80	0.52	0.70	0.70	0.70
Aug	0.37	0.50	0.45	0.47	0.70	0.81	0.84	0.84
Sep	0.32	0.49	0.48	0.49	0.53	0.66	0.71	0.71

Jahr 2000 spielte die *BdF* hingegen keine bedeutende Rolle bei der Modellberechnung. Wie bereits zuvor angedeutet, läßt sich dies vermutlich auf die Art der Sensorinstallation zurückführen. Da rI die relative Bedeutung des betrachteten Parameters in Relation zu den anderen in die Berechnungen eingehenden Faktoren beschreibt, änderten sich auch die rI -Werte der anderen Größen im Vergleich

Tab. 4.15: Relative Bedeutung (r) der Klimaparameter bei der Modellberechnung (Typ $M4$) am Beispiel von $F1$ und $A11$ für die Vegetationsperioden 1999 und 2000. Zugrunde gelegt wurden die Klimadaten der Freiflächenklimastation (Globalstrahlung R_s , Lufttemperatur T , Wassersättigungsdefizit der Luft VPD) und die Bodenwassergehaltsdaten (BdF) von Meßfläche I.

Zeitraum	<i>Fraxinus F1</i>				<i>Acer A11</i>			
	R_s	VPD	T	BdF	R_s	VPD	T	BdF
1999								
22 Mai – 30 Sep	0.22	0.42	0.13	0.22	0.15	0.35	0.24	0.25
22 Mai – 23 Jul	0.28	0.39	0.18	0.15	0.17	0.38	0.30	0.16
23 Jul – 06 Aug (Trockenphase I)	0.22	0.23	0.03	0.51	0.11	0.19	0.11	0.60
27 Aug – 16 Sep (Trockenphase II)	0.22	0.34	0.09	0.35	0.13	0.30	0.20	0.37
2000								
01 Mai – 30 Sep	0.43	0.27	0.27	0.03	0.38	0.26	0.34	0.03
01 Mai – 31 Jul	0.38	0.30	0.31	0.02	0.31	0.29	0.38	0.02
01 Aug – 15 Aug (Trockenphase)	0.33	0.24	0.34	0.09	0.17	0.31	0.45	0.08

zum Vorjahr deutlich. Unabhängig davon läßt sich jedoch feststellen, daß sich im Jahr 2000 die Globalstrahlung stärker limitierend auf die Modellberechnungen auswirkte als das VPD . Die Lufttemperatur wirkte sich vor allem während der Trockenphase limitierend auf die Modellberechnungen aus.

Abb. 4.52 zeigt die Berechnungen des mit R_s , T , VPD und BdF parametrisierten Modells im Vergleich mit den gemessenen Saffflußraten von $F1$ und $A11$ für vier ausgewählte Tage im Jahr 1999. Der 11 Jul repräsentiert dabei einen sommerlichen Strahlungstag. Der 25 Jul markiert den Beginn einer Trockenphase, die sich bis zum 31 Jul verstärkte. Am 10 Aug hatte sich der Bodenwassergehalt in der Folge von Niederschlägen an den Vortagen bereits wieder erholt. Der Himmel blieb größtenteils bedeckt mit gelegentlichen Aufheiterungen. Für den 11 Jul errechnete das Modell bei beiden Bäumen einen Transpirationsverlauf, der den gemessenen Werten sehr nahe kam. Bei $F1$ wurde der starke Anstieg der modellierten Raten in den Stunden vor Sonnenaufgang durch einen Anstieg des VPD ausgelöst. Der Wert von r für diesen Faktor sank demzufolge, weil damit eine Limitierung der Modellkalkulationen

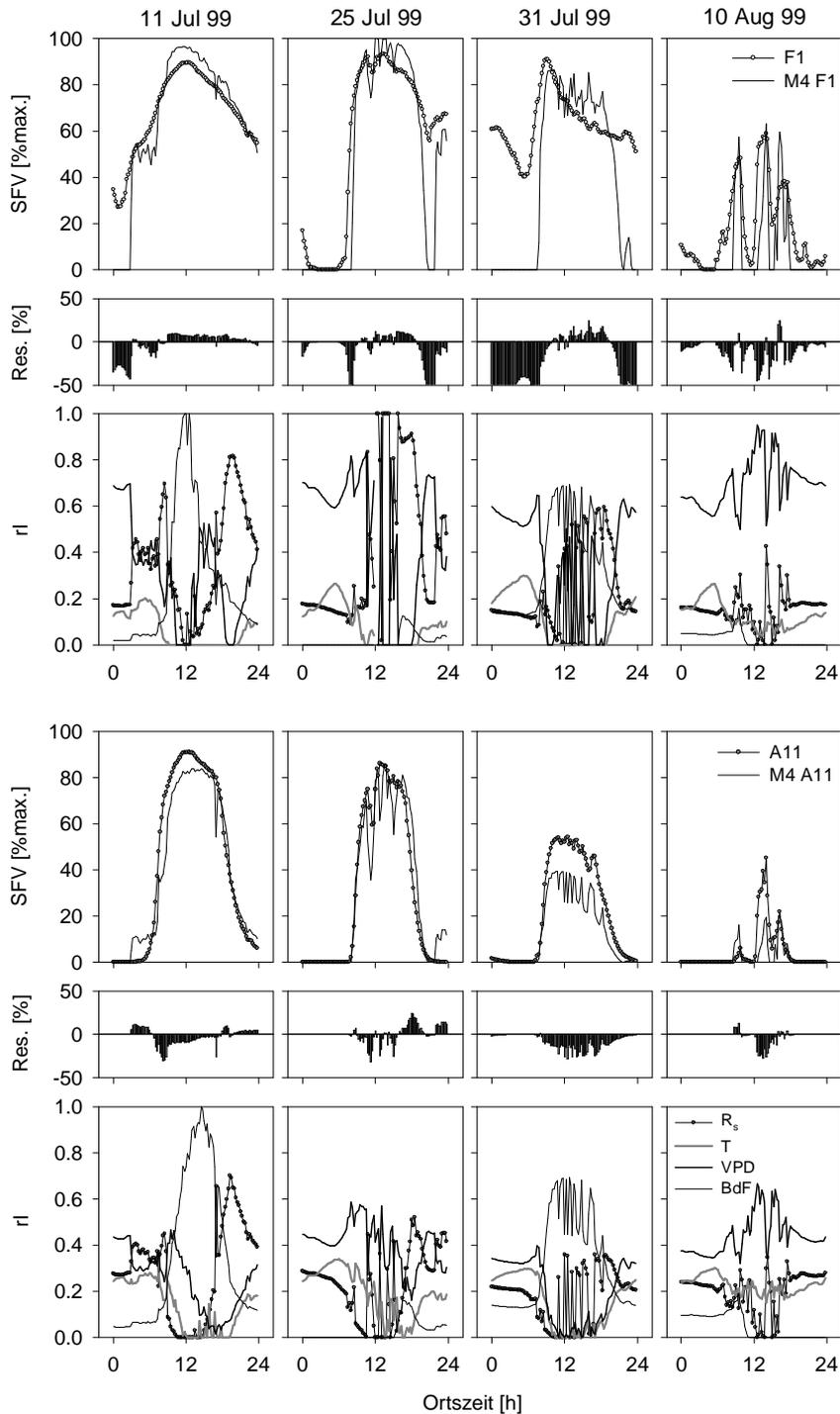


Abb. 4.52: Modellierte und gemessene Xylemsaftflußgeschwindigkeit (SFV) von *F1* und *A11* an vier Meßtagen im Jahr 1999. Ebenfalls dargestellt sind die Residuen zwischen Modell und Meßdaten sowie die relative Bedeutung (*rI*) der in die Modellrechnung einbezogenen Klimafaktoren.

entfiel. Während bei *F1* zu diesem Zeitpunkt auch steigende Safflußraten gemessen wurden, die sich in etwa auf der Höhe der Prognose bewegten, wurde bei *A11* erst mit Beginn der Lichtperiode eine Safflußrate verzeichnet, obschon das Modell auch hier eine, allerdings im vergleich mit *F1* deutlich

niedrigere, Saftflußrate berechnet hatte. Im Tagesgang wurden die Modellkurven dann vorwiegend vom Bodenfeuchteparameter limitiert, während alle anderen Klimaparameter sich im Optimumsbereich bewegten. An diesem Tag setzte sich der Xylemsaftstrom bei beiden Bäumen bis in die Nacht hinein fort. Auch das Modell folgt diesem Kurvenverlauf. Limitierend wirken neben dem schwindenden Licht ein nur zögernder Rückgang des *VPD*. Bedingt durch die unterschiedlichen Funktionen, die für die beiden Arten in Bezug auf das Wassersättigungsdefizit gefunden wurden (s.a. Abb. 4.43), konnte die Modellfunktion den gemessenen Werten bei beiden Bäumen gut folgen. Insgesamt überschätzte das Modell den Xylemsaftfluß bei *F1* an diesem Tag leicht. Die Residuen lagen während der Lichtperiode im Mittel bei 3.5 %. Bei *A11* kam es zu einer Unterschätzung der Raten. Hier lagen die Residuen im Mittel bei 6.1 % mit einem kurzzeitigen Maximum von 25.7 % am späten Nachmittag. An den anderen untersuchten Tagen werden die Grenzen des verwendeten Modellansatzes sichtbar. So reagiert das Modell bei beiden Arten deutlicher auf sich ändernde Klimabedingungen als die gemessenen Raten. Am 25. Jul beispielsweise führte eine wechselnde Bewölkungssituation zu sich rasch ändernden Lichtverhältnissen. Die Saftflußraten der betrachteten Bäume reagierten darauf jedoch deutlich träger als das Modell. Während ein Anstieg des *VPD* in der Nacht vom 25. Jul auf den 26. Jul zwar bei *F1* zu einer annähernd korrekten Berechnung der tatsächlichen Raten führte, wurde an *A11* in dieser Zeit kein Saftfluß gemessen. Während der Trockenphase erwies sich der Modellansatz vor allem bei *F1* als untauglich, den beobachteten typischen Kurvenverlauf mit Maximalwerten am Beginn der Lichtperiode und einem kontinuierlichen Abfall der Raten über den Tag hin nachzuvollziehen (31. Jul). Zwar wurde der erreichte Höchstwert durch das Modell korrekt wiedergegeben, aber die in der Folge gemessenen Raten überschätzten die gemessenen Werte deutlich. Aufgrund wassergesättigter Luft während der Nachtstunden wurde zu diesem Zeitpunkt kein Saftstrom errechnet, obgleich tatsächlich hohe Raten gemessen wurden. Bei *A11* stimmten Modell und Meßdaten an diesem Tag im Kurvenverlauf gut überein. Das Modell unterschätzte die gemessenen Werte jedoch deutlich (Residuen bis 28.4 %). Am weitgehend wolkenbedeckten 10. Aug. wurden für *F1* aus den Klimaparameter zwar korrekte Extremwerte berechnet. Die vor allem durch das *VPD* limitierte Modellfunktion sank jedoch immer wieder auf den Nullwert zurück, obwohl auch in Zeitabschnitten mit Wolkendeckung Saftflußraten gemessen wurden. Bei *A11* blieben vor allem die modellierten Extremwerte hinter den Meßwerten zurück.

4.5 BLATTGASWECHSEL

Die Transpirationsleistung der Blätter von Bergahorn und Esche wurde auf der lichtexponierten Seite von *A11* und *F4* gemessen. Die Bäume wuchsen in enger Nachbarschaft am Rand von Meßfläche I. Abb. 4.53 zeigt den zeitlichen Verlauf der gemessenen ökophysiologischen und mikroklimatischen

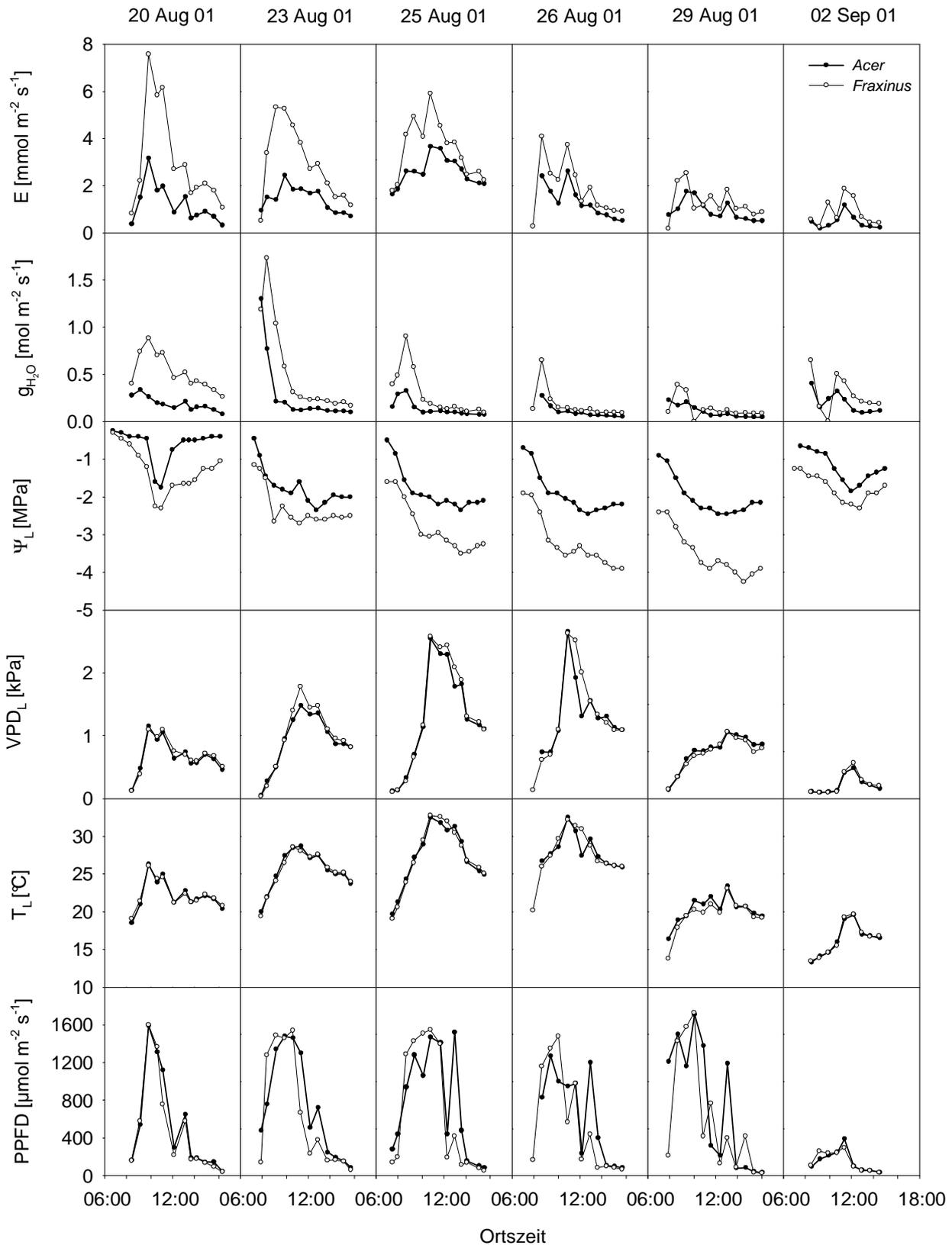


Abb. 4.53: Zeitlicher Verlauf von Transpiration (E) und stomatärer Leitfähigkeit für Wasser (g_{H_2O}), gemessen mit dem *Li-1600* an Blättern von *F4* und *A11* während einer Trockenphase im Jahr 2001. Ebenfalls dargestellt sind der zeitliche Verlauf des Blattwasserpotential (Ψ_L), des Wassersättigungsdefizits zwischen Blatt und Umgebungsluft (VPD_L), der Blattertemperatur (T_L) und der photosynthetisch aktiven Photonenflußdichte ($PPFD$).

Parameter während einer Trockenphase im Jahr 2001. An den ausgewählten Tagen erreichte die photosynthetisch aktive Photonenflußdichte an den Blättern im Maximum $1730 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*F4*, 29 Aug), die Blattertemperatur stieg bei Tag bis auf $32.5 \text{ }^\circ\text{C}$ (*A11*, 26 Aug) und das *VPD* zwischen dem Blattinnern und der Außenluft erreichte einen Höchstwert von 2.66 kPa (*A11*, 26 Aug). An *F4* wurde die höchste Transpirationsrate am Morgen des 20 Aug gemessen. Sie lag mit $7.58 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ um das 2.4-fache über dem etwa zeitgleich an *A11* gemessenen Wert ($3.16 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Die stomatäre Leitfähigkeit betrug zu diesem Zeitpunkt $0.89 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*F4*) bzw. $0.26 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*A11*). Die Höchstwerte wurden bei beiden Bäumen am frühen Morgen des 23 Aug gemessen: $1.73 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*F4*), $1.30 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*A11*). Innerhalb der nächsten zwei Stunden ging die Leitfähigkeit zunächst deutlich auf $0.26 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*F4*) bzw. $0.13 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*A11*). Bis zum frühen Abend verringerte sich die Leitfähigkeit weiter bis auf $0.17 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*F4*) bzw. $0.10 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*A11*). Hohe Leitfähigkeiten am Morgen wurden auch an den folgenden Tagen gemessen. Im Zuge der Trockenphase nahmen die Höchstwerte jedoch ab. So wurden am Morgen des 29 Aug nur noch $0.39 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*F4*) bzw. $0.23 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*A11*) erreicht. Die Werte gingen am Spätnachmittag auf $0.09 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*F4*) bzw. $0.05 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*A11*) zurück. Die Extremwerte der Transpiration nahmen ebenfalls deutlich ab und lagen auf dem Höhepunkt der Trockenphase am 29 Aug bei $2.54 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*F4*) bzw. $1.75 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*A11*). Deutliche Unterschiede zwischen den untersuchten Bäumen bestanden im Verhalten des Blattwasserpotentials während der Trockenphase. Zu Beginn am 20 Aug trat nach dem Erreichen des Tagesminimums um die Mittagszeit, das beim Bergahorn etwas oberhalb und bei der Esche etwas unterhalb von -2 MPa lag, eine Erholung der Werte ein. Beim Bergahorn wurde am frühen Abend bereits der Ausgangswert vom Morgen erreicht, während die Werte bei der Esche noch deutlich darunter lagen. Bei der Esche sanken die Tagesminima in den folgenden Tagen deutlich ab und erreichten am 29 Aug mit -4.25 MPa den niedrigsten Wert. Ein Anstieg der Werte noch während der Lichtperiode blieb weitgehend aus. Dieses Muster wurde grundsätzlich auch bei *A11* gefunden, jedoch sanken die Blattwasserpotentiale nur selten unter -2 MPa . Der niedrigste Wert wurde am 26 Aug mit -2.45 MPa gemessen. Auch die Ausgangswerte am Morgen sanken kaum und lagen am 29 Aug bei -0.9 MPa , während an *F4* zur gleichen Zeit bereits -2.4 MPa gemessen wurden. Auch nach dem Ende der Trockenphase Anfang September lagen die Wasserpotentialwerte von *F4* noch etwas niedriger als die von *A11*, mit einem Tagesminimum von -2.3 MPa aber deutlich über den Extrema zum Höhepunkt der Trockenheit. Bei der Esche wurden die höchsten Transpirationsraten bei einem *VPD* von etwa 1 kPa gemessen (Abb. 4.54). Lagen die Werte darüber, gingen die maximal erreichten Raten deutlich zurück. Auch die stomatäre Leitfähigkeit nahm bei Überschreiten dieses Werts deutlich ab. Beim Bergahorn hingegen wurden auch bei *VPD*-Werten von 2.5 kPa noch Transpirationsraten gemessen, die mit $2.70 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nur 15 % unter den gemessenen Höchstwerten lagen. Maximale stomatäre Leitfähigkeiten

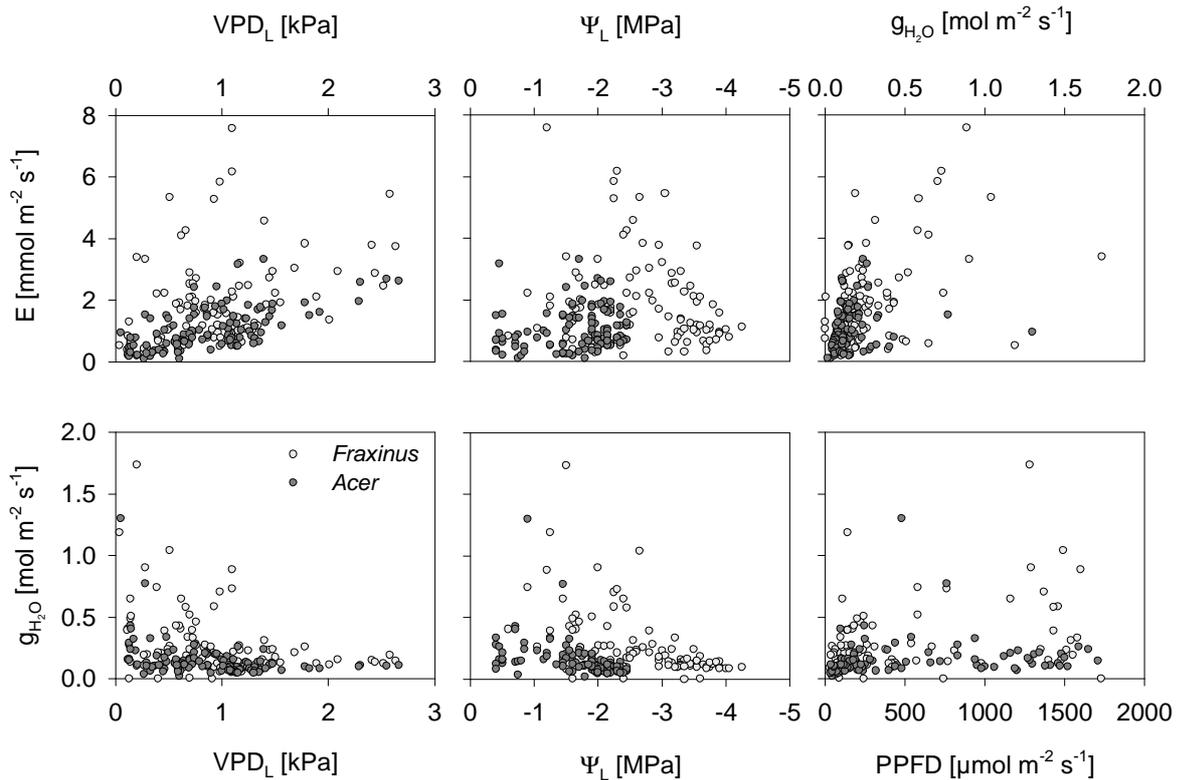


Abb. 4.54: Transpirationsrate (E) und stomatare Leitfähigkeit für Wasser (g_{H_2O}), gemessen mit dem *Li-1600*-Porometer an Blättern von *F4* und *A11*, in Relation zum Wassersättigungsdefizit zwischen Blatt und Umgebungsluft (VPD_L), Blattwasserpotential (Ψ_L) und photosynthetisch aktive Photonenflußdichte ($PPFD$).

wurden, wie bei *Fraxinus*, bei sehr geringen Wassersättigungsdefiziten gemessen, jedoch wurde bereits bei einem VPD von 0.5 kPa nur maximal ein Drittel des Höchstwerts erreicht. Auch in Bezug zum Blattwasserpotential verhielten sich E und g bei den beiden Arten unterschiedlich. Während bei der Esche maximale Transpirationsraten bei einem Ψ_L zwischen -3 MPa und -4 MPa verzeichnet wurden, blieben die erreichten Höchstwerte beim Bergahorn bei weniger als -2 MPa. Höchstwerte wurden hier bei -0.15 bis -2 MPa gemessen. Ähnlich verhielt sich g . Bei der Esche gingen die erreichten Maximalwerte unterhalb von $\Psi_L = -2$ MPa stetig zurück. Beim Bergahorn lag dieser Schwellenwert schon bei ca. -1.5 MPa. Der weitere Rückgang bei noch niedrigeren Blattwasserpotentialen war dann jedoch gering. In Bezug zur Lichtintensität wurden bei *Acer* die höchsten stomatare Leitfähigkeiten bei $PPFD$ -Werten von $500 - 550 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen. Die Werte stellen jedoch Ausnahmen dar. Maximale Werte von $0.3 - 0.4 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ wurden über einen weiten $PPFD$ -Bereich von ca. $200 - 1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ registriert. Bei *Fraxinus* konnten in etwa im selben Bereich hohe stomatare Leitfähigkeiten gemessen werden. Die erreichten Werte lagen allerdings, mit Ausnahme der Extremwerte, zwischen $0.6 - 1 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und damit deutlich höher als bei *Acer*. Hohe Transpirationsraten konnten bei der Esche sowohl bei geringen Leitfähigkeiten von $0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ als auch bei höheren Werten gemessen werden. Beim Bergahorn ergab sich hingegen ein Optimum bei $g = 0.3 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bei der Untersuchung des

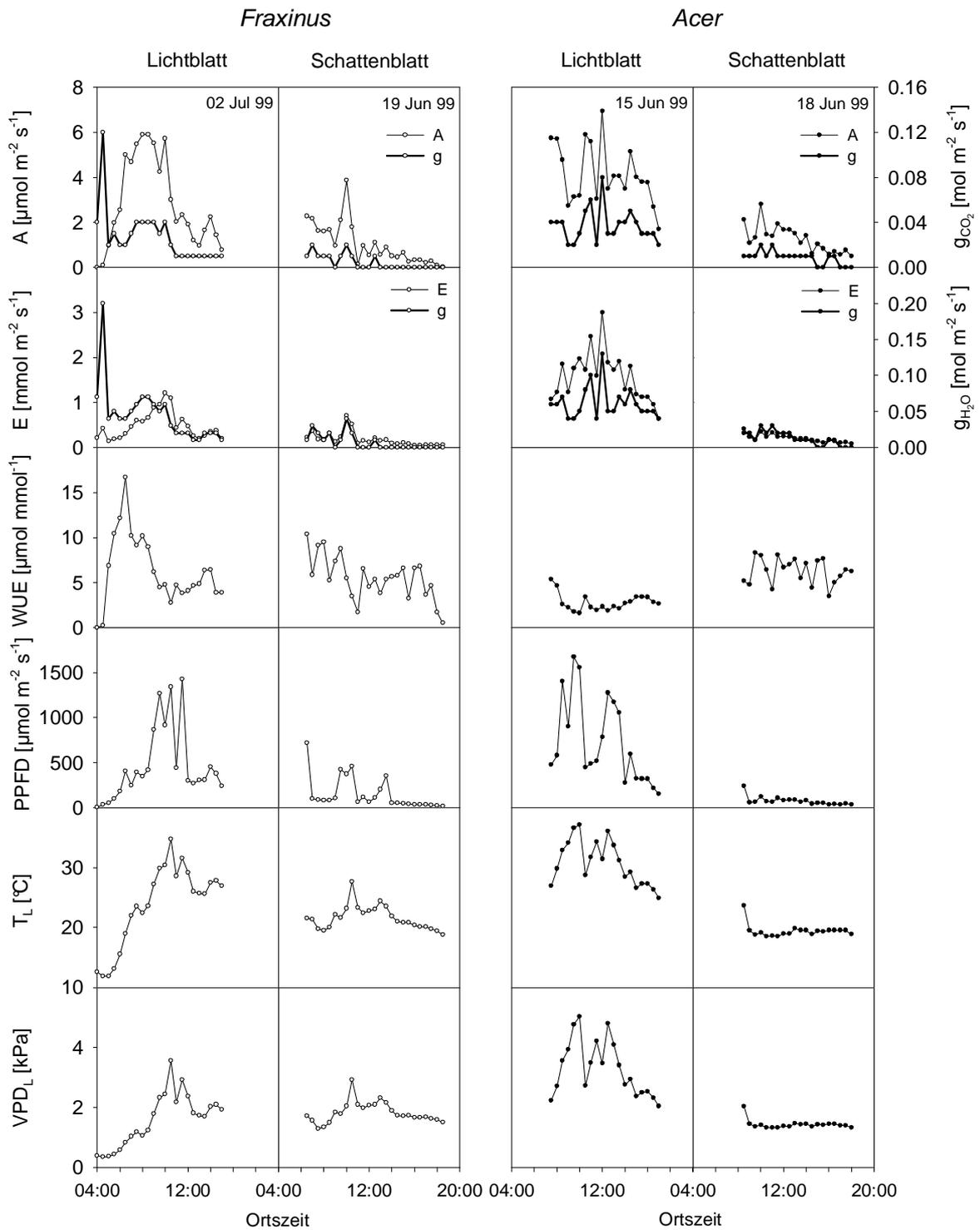


Abb. 4.55: Zeitlicher Verlauf von Netto-CO₂-Austauschrate (A), Transpirationsrate (E), stomatärer Leitfähigkeit (g) und water use efficiency (WUE), gemessen mit dem LCA4-Porometer an je einem Licht- und einem Schattenblatt von *Fraxinus* und *Acer*. Ebenfalls dargestellt sind der zeitliche Verlauf der Klimaparameter photosynthetisch aktive Photonenflußdichte (PPFD), Blattemperatur (T_L) und das Wassersättigungsdefizit zwischen Blatt und Umgebungsluft (VPD_L).

photosynthetischen Gaswechsels wurde zwischen sonnen- und schattensexponierten Blättern unterschieden. Abb. 4.55 zeigt beispielhafte Tagesgänge der gemessenen Parameter für die verschiedenen Expositionstypen. Die mikroklimatischen Parameter am 02 Jul 99 und am 15 Jun 99

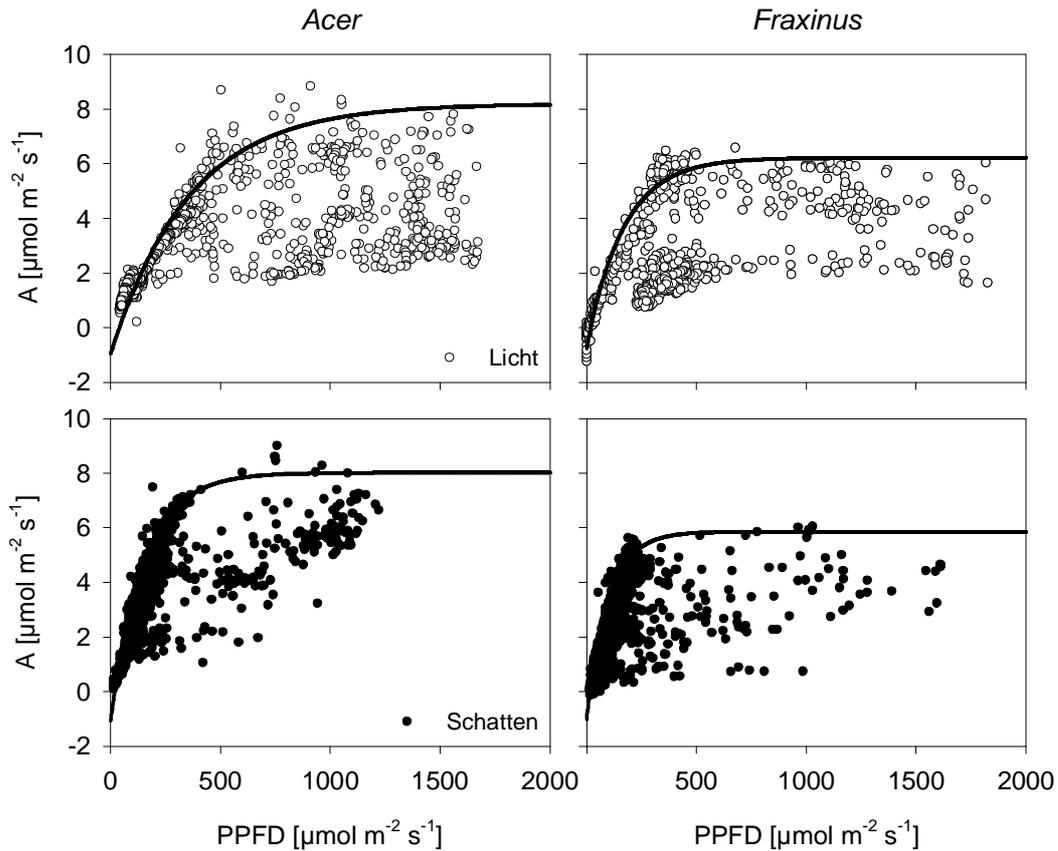
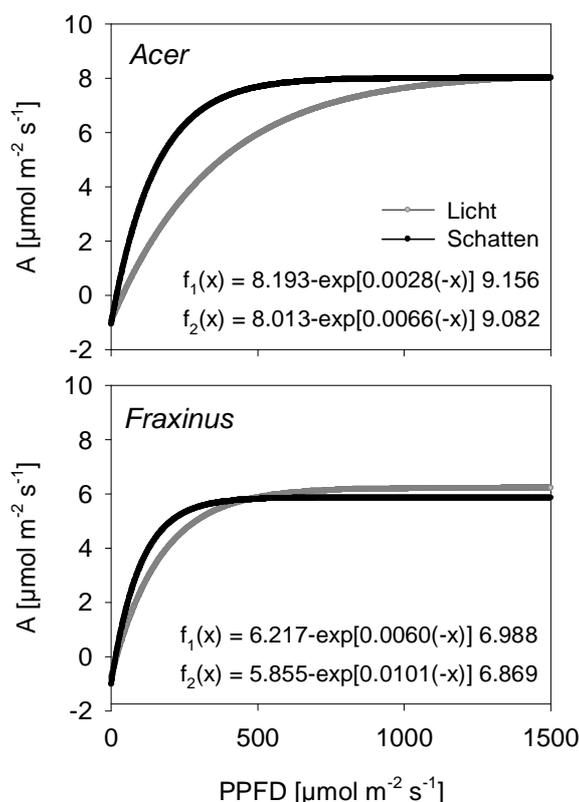


Abb. 4.56: Netto- CO_2 -Austauschrate (A), gemessen mit dem $LCA4$ -Porometer an Licht- und Schattenblättern von *Acer* und *Fraxinus*, in Relation zur photosynthetisch aktiven Photonenflußdichte ($PPFD$). Dargestellt sind die Daten aus jeweils drei Tagesgängen. Zu den Lichtkurven s.a. Abb. 4.57 und Tab. 4.16.

(Messung an Lichtblättern) waren dabei vergleichbar. An beiden Meßtagen wurden hohe Lichtintensitäten ($PPFD_{\max}$: $1426 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bzw. $1672 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und hohe Blattertemperaturen gemessen. Bei *Fraxinus* lag die Höchsttemperatur bei $34.8 \text{ }^\circ\text{C}$, bei *Acer* wurden $37.1 \text{ }^\circ\text{C}$ erreicht. VPD_L stieg dabei auf Werte bis 3.6 kPa bzw. 5.0 kPa . Bei der Esche stieg die Photosyntheserate bereits am Vormittag auf Werte bis $5.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Das Maximum der Transpirationsrate wurde nach einem stetigen Anstieg um die Mittagszeit erreicht ($1.21 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Zu diesem Zeitpunkt betrug die stomatäre Leitfähigkeit für Wasser mit $0.06 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nur etwa ein Drittel des kurzzeitig am Morgen gemessenen Werts. Im Vergleich dazu wurden beim Bergahorn am 15 Jun 99 etwas höhere Photosyntheseraten gemessen ($A_{\max} = 7.95 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Die Transpirationsraten lagen allerdings erheblich höher als bei *Fraxinus* und erreichten maximal $3.0 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen. Auch $g_{\text{H}_2\text{O}}$ lag mit einem Höchstwert von $0.13 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ über dem Wert, der zur Mittagszeit an der Esche gemessen wurde, aber deutlich tiefer als deren Maximalwert. Aufgrund der höheren Transpirationswerte des Bergahorn war die *water use efficiency* gering und erreichte im Maximum Werte von $5.37 \mu\text{mol mmol}^{-1}$. Bei der Esche hingegen wurde bei geringen Transpirationsraten am Morgen bei gleichzeitig hohen Photosynthesewerten eine *WUE* von $16.7 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ erreicht. Im Schatten stieg A bei der Esche am

19 Jun auf einen Wert von $3.88 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($PPFD$: $373 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). E und $g_{\text{H}_2\text{O}}$ erreichten Maximalwerte von $0.71 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bzw. $0.04 \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die *water use efficiency* betrug zu diesem Zeitpunkt $5.46 \mu\text{mol mmol}^{-1}$, erreichte aber am Morgen Werte bis zu $9.47 \mu\text{mol mmol}^{-1}$. An einem schattensexponierten *Acer*-Blatt wurde am 18 Jun 99 bei sehr geringen Lichtintensitäten ($PPFD = 120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ein A_{max} von $2.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht. Parallel dazu wurde eine Transpirationsrate von $0.35 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen. Die Stomata blieben weitgehend geschlossen. Die Leitfähigkeit erreichte im Maximum $0.20 \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die WUE war jedoch war im Vergleich zum dargestellten Lichtblatt höher und erreichte Werte bis zu $8.1 \mu\text{mol mmol}^{-1}$.

Aus der Auftragung der Netto- CO_2 -Austauschrate in Abhängigkeit von der $PPFD$ kann geschlossen werden, daß sich bei *Acer* die beiden Expositionstypen deutlich voneinander unterschieden, während die Unterschiede bei *Fraxinus* gering waren (Abb. 4.56, Abb. 4.57, Tab. 4.16). Aus den zusammengesetzten Lichtkurven ergab sich beim Bergahorn ein A_{max} , das mit Werten um $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$



	<i>Acer</i>		<i>Fraxinus</i>	
	Licht	Schatt.	Licht	Schatt.
A_{max} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	8.193	8.013	6.217	5.855
I_s [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	862.0	367.9	403.3	243.8
I_c [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	39.7	19.0	19.5	15.8
R_D [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	-0.96	-1.07	-0.77	-1.01
Φ_{CO_2} [mol mol^{-1}]	0.023	0.053	0.037	0.059

Abb. 4.57: Lichtkurven von licht- (f_1) bzw. schattensexponierten (f_2) Blättern von *Acer* und *Fraxinus* (s.a. Abb. 4.56).

Tab. 4.16: Übersicht über die aus den Lichtkurven abgeleiteten Parameter maximale Netto- CO_2 -Austauschrate (A_{max}), Strahlungsintensität bei maximaler Photosyntheseleistung (I_s), Lichtkompensationspunkt (I_c), Dunkelatmung (R_D) und apparenter Quantenertrag (Φ_{CO_2}).

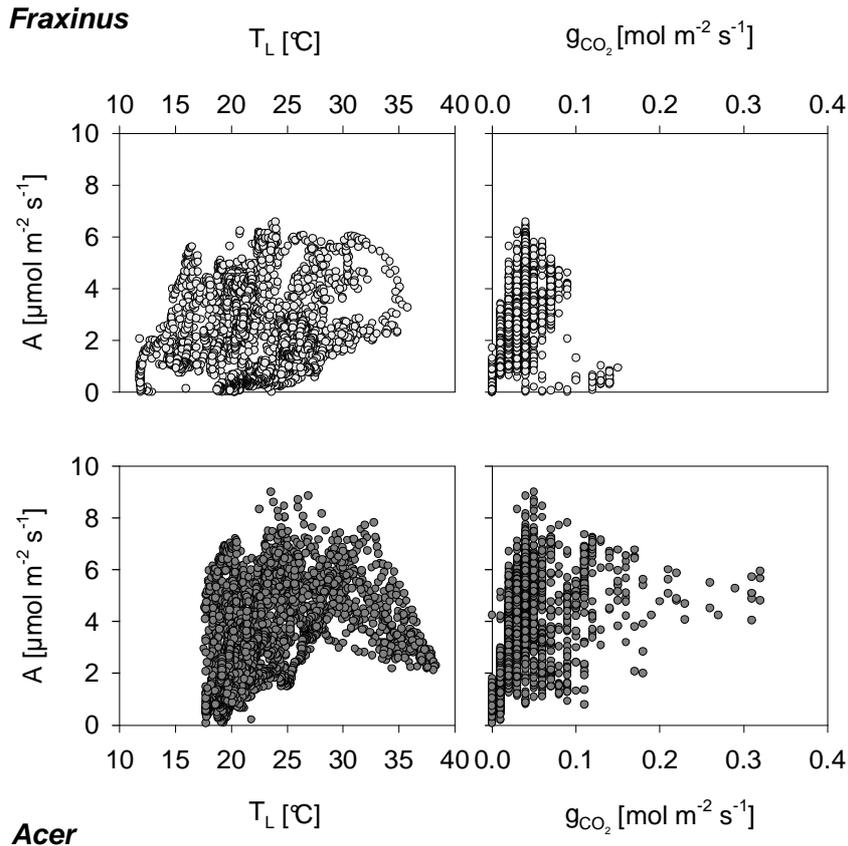


Abb. 4.58: Netto-CO₂-Austauschrate (A), gemessen mit dem LCA4-Porometer an Blättern von *Fraxinus* und *Acer*, in Relation zur Blatttemperatur (T_L) und der stomatären Leitfähigkeit für CO₂ (g_{CO₂}). Dargestellt sind die Daten aus jeweils sechs Tagesgängen.

¹ bei beiden Expositionstypen etwa auf gleicher Höhe lag (Tab. 4.16). Bedingt durch den flacheren Anstieg der Kurve bei den lichtexponierten Blättern erreichten sie den Sättigungsbereich jedoch erst bei einer 2.3-fach höheren *PPFD* als die schattenexponierten Blätter. Auch der Lichtkompensationspunkt lag mit einem Wert von 40 μmol m⁻² s⁻¹ etwa doppelt so hoch wie bei den Schattenblättern, bei einem um etwa die Hälfte niedrigeren Quantenertrag. Die Dunkelatmung hingegen unterschied sich kaum und lag bei beiden Blatttypen bei ca. 1 μmol m⁻² s⁻¹. Der Anstieg der Lichtkurve im linearen Teil war auch bei den lichtexponierten Eschenblättern weniger steil als bei den Schattenblättern. Aber auch die Lichtblätter erreichten den Sättigungsbereich bereits bei einer vergleichsweise geringen Lichtintensität von etwa 400 μmol m⁻² s⁻¹, weniger als die Hälfte des Wertes, der für die lichtexponierten Blätter des Bergahorns bestimmt wurde. Der Quantenertrag lag bei den Schattenblättern etwas höher, und auch die Dunkelatmung wies im Vergleich etwas höhere Werte auf. Die maximale Photosyntheseleistung und auch die Lage des Lichtkompensationspunkts wiesen jedoch kaum Unterschiede zwischen den Expositionstypen auf.

Im Verhältnis von Photosynthese und Blatttemperatur ergab sich für *Fraxinus* ein breiter Optimumsbereich von 15 bis fast 30 °C (Abb. 4.58). Beim Bergahorn wurden die Höchstwerte in einem Bereich von 23 – 27 °C gemessen. Bei Temperaturen über 33 °C gingen hier die erreichten Höchstwerte stark zurück. In Bezug auf die stomatäre Leitfähigkeit wurden die höchsten

Photosyntheseraten bei vergleichsweise geringen Werten von g_{CO_2} gemessen. Bei *Fraxinus* lag das Optimum bei $0.04 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Bei *Acer* lag der Wert mit $0.05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nur etwas höher.

4.6 AKUSTISCHE EMPFINDLICHKEITSKURVEN

Die Daten, die einer akustischen Empfindlichkeitskurve zu Grunde liegen, wurden an abgetrennten Ästen beider Arten unter Laborbedingungen ermittelt. Parallel zu den Ultraschallsignalen kavitierender Gefäße wurde mit zwei Stammhygrometern das Wasserpotential des austrocknenden Astes aufgenommen. Bereits im Versuchablauf traten deutliche Unterschiede zwischen den beiden Arten auf. Abb. 4.59 gibt beispielhaft einen typischen zeitlichen Verlauf von Stammwasserpotential und akustischen Emissionen wieder, wie er ähnlich auch bei den anderen drei durchgeführten Versuchen beobachtet wurde. Bei *Fraxinus* sank das Stammwasserpotential innerhalb der ersten zwei Versuchstage von Werten nahe der Sättigung bis auf -4.39 MPa (TCP1) bzw. -5.18 MPa (TCP2) ab.

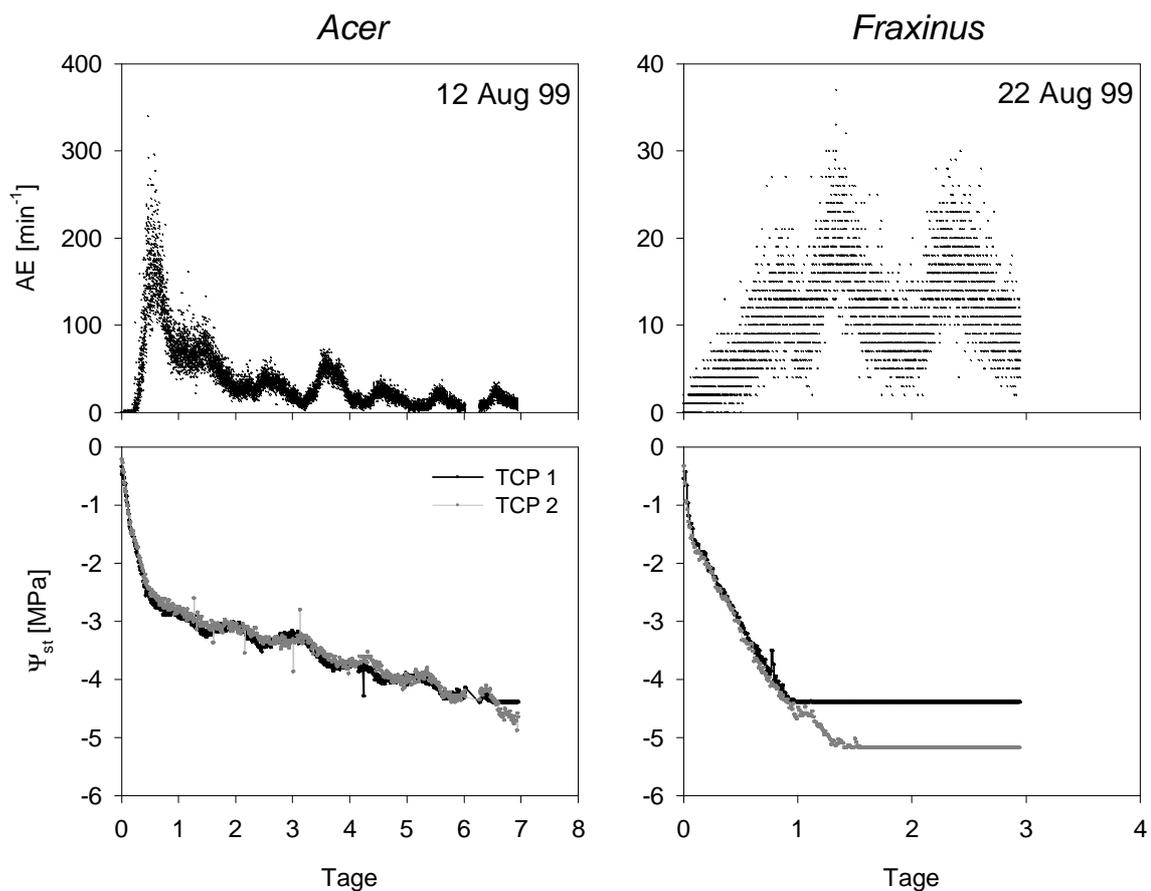


Abb. 4.59: Zeitlicher Verlauf von Ultraschallemission (AE) und Stamm-Wasserpotential (Ψ_{st}) während des Austrocknungsprozesses eines abgetrennten Astes von *Acer* und *Fraxinus*. Das Datum markiert den Beginn der Messungen. TCP1, TCP2: Stammhygrometer.

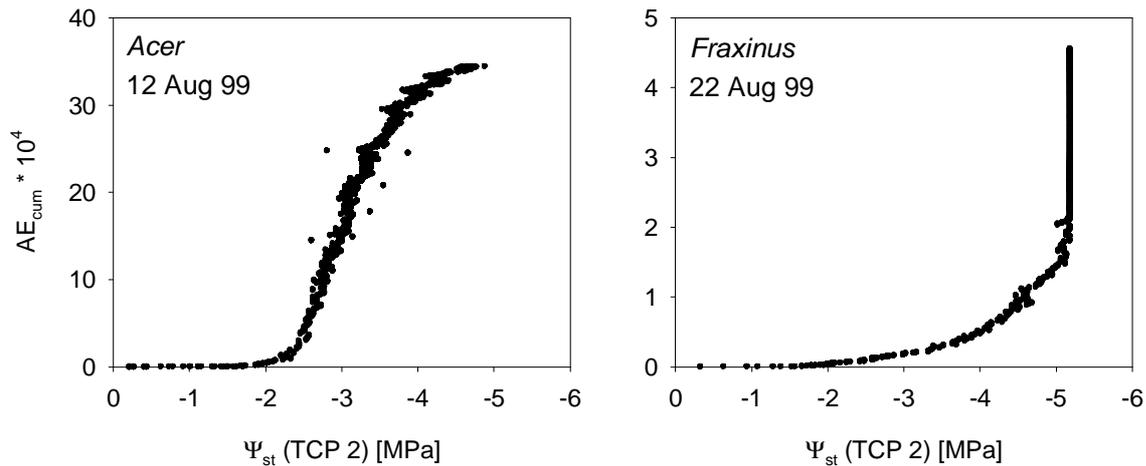


Abb. 4.60: Beispiel einer akustischen Empfindlichkeitskurve von *Acer* und *Fraxinus*. Aufgetragen ist die Summe der aufgezeichneten Ultraschallsignale (AE_{cum}) in Relation zum Stamm-Wasserpotential (Ψ_{st}), gemessen von Stammhygrometer *TCP2*. Das Datum markiert den Beginn der Messungen (s.a. Abb. 4.59).

Letztere sind als Endwerte technisch bedingt und markieren die erreichbaren Minimalwerte des betreffenden Stammhygrometers. Parallel zur raschen Austrocknung stiegen die pro Minute empfangenen Ultraschallsignale stark an und erreichten am zweiten Versuchstag einen Maximalwert von 37 AE min^{-1} .

Anders verlief der Austrocknungsprozeß beim Bergahorn. Wie bei *Fraxinus* sank auch bei *Acer* das Stammwasserpotential in den ersten Stunden stark ab (Abb. 4.59, 12 Aug 99). Ab einem Wert von ca. -2.7 MPa verlangsamte sich der Prozeß jedoch, so daß der technisch bedingte Minimalwert während der Versuchsdauer von fast sieben Tagen nur von *TCP1* erreicht wurde. Die akustischen Emissionen erreichten ihr Maximum bereits am ersten Versuchstag. Der Wert lag mit 340 AE min^{-1} fast 10-fach höher als bei der Esche. Dieser deutliche Unterschied in den minütlichen Raten drückt sich auch in erreichten Gesamtsumme der akustischen Signale aus, wie sie für die jeweiligen Versuchsdurchgänge ermittelt wurden (AE_{cum} , Tab. 4.17). Während bei *Acer* jeweils mehrere Hunderttausend Ereignisse gemessen wurden, belief sich die Summe bei *Fraxinus* auf maximal 76000. Der Versuch vom 13 Aug 99 (Tab. 4.17) stellt mit einer sehr geringen Gesamtsumme eine Ausnahme dar, dessen weitere Resultate daher keine Berücksichtigung fanden. Sowohl Wasserpotentialwerte als auch Ultraschallemissionen wiesen im Versuchsverlauf eine deutliche diurnale Rhythmik auf (Abb. 4.59). Die höchsten Abnahmeraten von Ψ_{st} , begleitet von erhöhten akustischen Emissionen, wurden jeweils während der Lichtperiode gemessen. Da nicht bei Temperaturkonstanz gearbeitet wurde, dürfte die Ursache in einer Erwärmung des Laborraums während des Tages zu suchen sein, einhergehend mit einem Anstieg des *VPD*. Die jeweils geringe, aber deutliche Erholung der Wasserpotentialwerte in der Nacht dürfte auf stamminterne Wasserverlagerungen zurückzuführen sein.

Tab. 4.17: Ergebnis der akustischen Empfindlichkeitsmessungen. Angegeben sind neben der Versuchsdauer die Gesamtsumme der Ultraschallsignale (AE_{sum}) und das Stamm-Wasserpotential, bei dem das die erste Ultraschallsignal gemessen wurde (Ψ_{AE1}) bzw. 10 % von AE_{sum} erreicht wurden (Ψ_{AE2}).

Art	Zeitraum	Dauer [d]	AE_{sum}	Ψ_{AE1} [MPa]	Ψ_{AE2} [MPa]
<i>Acer</i>	23.07 - 29.07.99	5.90	761144	-1.45	-1.94
	30.07 - 04.08.99	5.03	357699	-1.14	-2.03
	06.08 - 13.08.99	6.96	344728	-0.62	-2.28
	27.08 - 02.09.99	6.27	347490	-0.39	-2.33
<i>Fraxinus</i>	13.08 - 16.08.99	2.98	1008	-0.54	-0.54
	16.08 - 19.08.99	2.99	75997	-0.29	-1.87
	22.08 - 25.08.99	2.95	45698	-0.33	-1.79

Die eingesetzten Stammhygrometer kamen, abgesehen vom meßtechnisch erreichbaren Minimalwert, zu vergleichbaren Ergebnissen. Die weiteren Auswertungen wurden daher mit den Daten von *TCP2* durchgeführt, weil dieses Gerät einen breiteren Wertebereich abdeckte.

Abb. 4.60 zeigt die akustischen Kurven – die Auftragung der aufsummierten akustischen Signale in Relation zum herrschenden Stammwasserpotential –, wie sie aus den in Abb. 4.59 dargestellten Daten abgeleitet wurden. Zur Bestimmung der Kavitationsschwelle wurden zwei Werte errechnet. Ψ_{AE1} bezeichnet den Wert des Stammwasserpotentials, bei dem die ersten akustischen Signale gemessen wurden. Bei Ψ_{AE2} hingegen wurden 10 % der Gesamtsumme der akustischen Ereignisse erreicht. Während Ψ_{AE1} bei beiden Arten starken Schwankungen unterlag (Tab. 4.17) und überdies erste Signale bereits nahe dem Sättigungswasserpotential gemessen wurden, wird Ψ_{AE2} als aussagekräftigerer Wert betrachtet. Er lag bei den untersuchten *Acer*-Ästen im Übergangsbereich von einem zunächst langsamen linearen Anstieg der akustischen Signale mit sinkendem Wasserpotential hin zu einer exponentiellen Erhöhung der Werte (Abb. 4.60). Bei *Fraxinus* markierte der Wert den ersten deutlichen Anstieg der akustischen Emissionen. Beim Bergahorn war ein Anstieg von Ψ_{AE2} vom ersten Versuch im Jul 99 (-1.94 MPa) bis zum letzten Durchgang Ende August (-2.33 MPa) zu beobachten. Bei der Beurteilung des Ergebnisses muß jedoch berücksichtigt werden, daß die verwendeten Äste von verschiedenen Individuen stammten. Bei der Esche lagen die Werte mit -1.79 MPa bzw. -1.87 MPa

etwas niedriger als beim Bergahorn. Der Versuch vom 13 Aug fand aufgrund seiner sehr geringen Emissionsumme keine Berücksichtigung.

4.7 DRUCK-VOLUMEN-ANALYSE

Die im Rahmen der Druck-Volumen-Analyse gewonnenen Daten wurden zunächst in der Art des Richter-Plot-II aufgetragen. Abb. 4.61 zeigt dies am Beispiel des 08 Jun 00 für je ein Blatt der beiden untersuchten Bäume. Die Abnahme der Kehrwerte des Blatt-Wasserpotentials erfolgte zunächst exponentiell mit dem Rückgang des Wassergehalts und ging nach Unterschreiten des Turgornullpunkts

Tab. 4.18: Ergebnis der Druck-Volumen-Analyse. Aufgeführt sind der Mittelwert und die Standardabweichung (in Klammern) des osmotischen Potentials bei Wassersättigung (Π_{WS}) und am Turgornullpunkt (Π_{TNP}) sowie der relative Wassergehalt am Turgornullpunkt (RWC_{TNP}) und der durchschnittliche Elastizitätsmodul (ϵ) von ($N = 6$) untersuchten Blättern zu verschiedenen Zeitpunkten während der Vegetationsperiode 2000.

	Datum	Π_{WS} [MPa]	Π_{TNP} [MPa]	RWC_{TNP}	ϵ [MPa]
<i>Fraxinus</i>	08 Jun 00	-1.60 (0.27)	-1.94 (0.31)	0.89 (0.02)	9.2 (1.93)
	03 Jul 00	-1.64 (0.15)	-2.10 (0.22)	0.83 (0.03)	7.2 (1.93)
	02 Aug 00	-2.04 (0.38)	-2.40 (0.43)	0.88 (0.03)	12.1 (3.6)
	06 Sep 00	-2.45 (0.11)	-2.87 (0.09)	0.82 (0.05)	8.4 (3.37)
<i>Acer</i>	08 Jun 00	-1.28 (0.08)	-1.58 (0.12)	0.87 (0.03)	7.9 (2.15)
	03 Jul 00	-1.46 (0.05)	-1.84 (0.06)	0.84 (0.04)	6.7 (2.22)
	02 Aug 00	-1.32 (0.09)	-1.80 (0.07)	0.82 (0.01)	5.3 (0.53)
	06 Sep 00	-1.39 (0.10)	-1.76 (0.17)	0.84 (0.04)	6.7 (1.50)

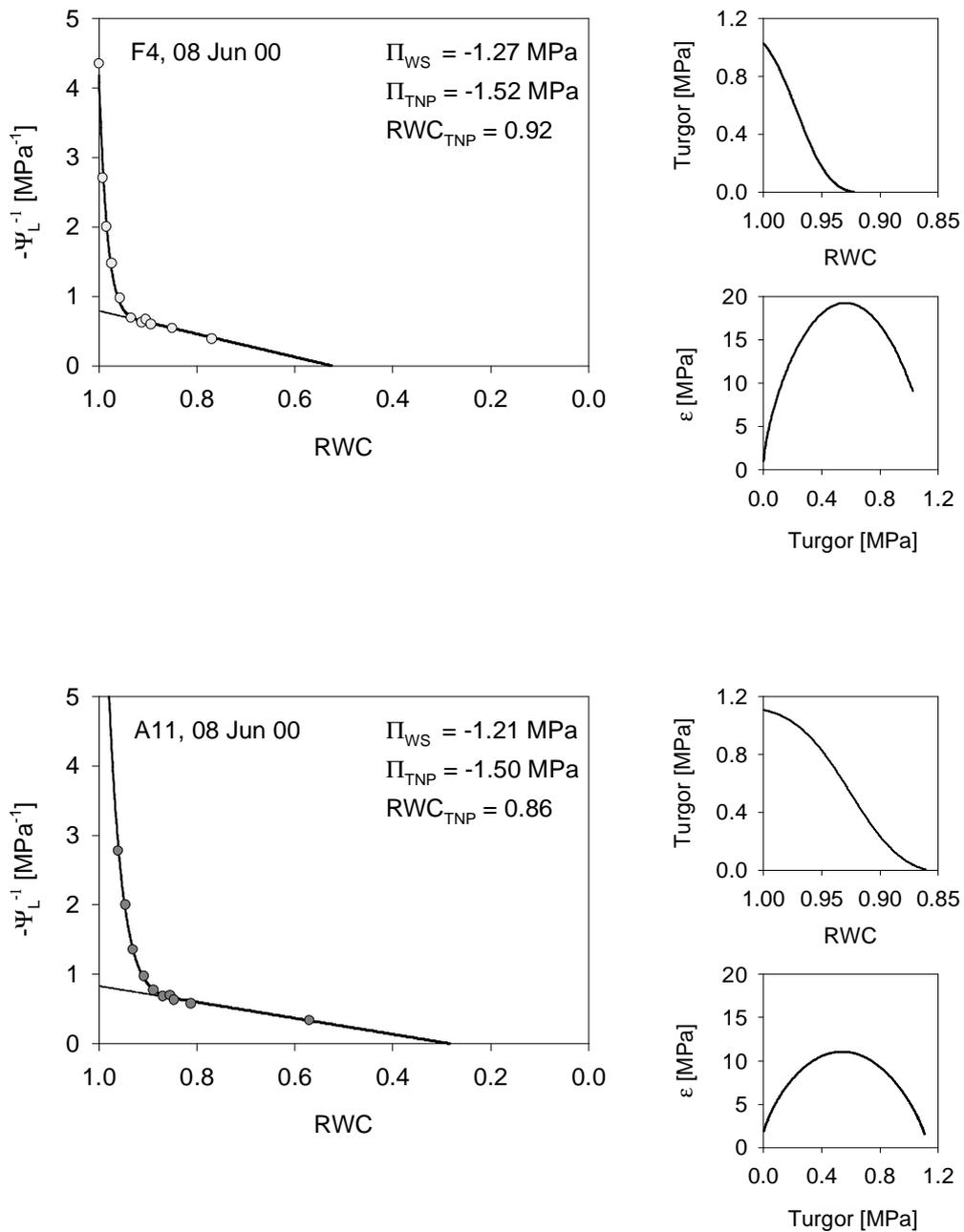


Abb. 4.61: Beispiel einer Druck-Volumen-Kurve, erstellt an einem Blatt von *F4* bzw. *A11* am 08 Jun 00. Dargestellt ist der Kehrwert des Blatt-Wasserpotentials (Ψ_L) in Relation zum relativen Wassergehalt (*RWC*). Ebenfalls angegeben sind das osmotische Potential bei Wassersättigung (Π_{WS}) und am Turgornullpunkt (Π_{TNP}) sowie der relative Wassergehalt am Turgornullpunkt (RWC_{TNP}). Die kleinen Diagramme zeigen den Turgor in Relation zum relativen Wassergehalt und den mittlere Elastizitätsmodul (ϵ) in Relation zum Turgor.

in eine lineare Abhängigkeit vom Wassergehalt über. Anhand dieser Auftragung wurden die Funktionen ermittelt, die den Verlauf der Kurve im linearen wie im exponentiellen Teil beschrieben. Aus diesen wurden die Kenngrößen Π_{WS} , Π_{TNP} , RWC_{TNP} und ϵ ermittelt. Am Beispiel der in Abb. 4.61 dargestellten Blätter ergaben sich nur bei ϵ deutliche Unterschiede. Bei *F4* wurden hierbei fast 19 MPa erreicht,

während bei *A11* der Wert bei 12 MPa lag. In der Auftragung von ε in Relation zum Turgorpotential wurde bei allen im Laufe des Jahres untersuchten Blättern der in Abb. 4.61 dargestellte Optimumsverlauf gefunden. Für Π_{WS} und Π_{TNP} wurden bei beiden Blättern ähnliche Werte im Bereich von -1.25 MPa bzw. -1.50 MPa gemessen. RWC_{TNP} lag bei *F4* etwas höher als bei *A11*. Während die Unterschiede zwischen den Bäumen im Vergleich der einzelnen untersuchten Blätter gering sein konnten, ergaben sich im Mittel über die Vegetationsperiode deutliche Unterschiede (Tab. 4.18). So stieg bei *F4* der osmotische Wert bei Wassersättigung von 1.60 ± 0.27 MPa im Juni auf 2.45 ± 0.11 MPa im September. Bei *A11* war eine solche Steigerung nicht zu beobachten. Auch lagen die Werte mit 1.28 – 1.46 MPa niedriger als bei *F4*. Der höchste Wert wurde dabei im Juli gemessen. Im August und September lagen die Werte geringfügig niedriger. Bei *F4* wurde im Lauf der Vegetationsperiode ein Anstieg des Elastizitätsmoduls festgestellt. Hier wurde der Maximalwert mit 12.1 ± 3.6 MPa im August gemessen. Im September lag der Wert wieder deutlich tiefer. Bei *A11* hingegen wurde im August der niedrigste Wert verzeichnet. Mit Werten bis 7.9 ± 2.15 MPa lag ε insgesamt etwas niedriger als bei *F4*. Die berechneten relativen Wassergehalte am Turgornullpunkt hingegen unterschieden sich kaum zwischen den untersuchten Bäumen. Die Mittelwerte lagen in einem Bereich von 0.82 – 0.89.

5 Diskussion

5.1 MESSMETHODIK

In der vorliegenden Studie wurden zwei unterschiedliche Systeme zur Messung der Xylemsaftflußraten im Stamm der Bäume eingesetzt. Beide nutzen die hohe spezifische Wärmekapazität des Wassers, um aus dem Abtransport der zugeführten Energie auf die Strömungsgeschwindigkeit der sich in den Leitbahnen bewegenden Flüssigkeit zu schließen. Ein auf *heat balance* basierender Meßansatz wie das Dynagage®-System mißt den Fluß dabei integrierend in einem Stammsegment. Es ist daher solchen Methoden vorzuziehen, die, wie das TDP-System oder die Hitzepulsmethode, den Saftfluß nur in einem Punkt des Stammquerschnitts erfassen können (HATTON ET AL. 1995). Es läßt sich sinnvoll jedoch nur an Bäumen mit relativ geringem Stammdurchmesser einsetzen, weil eine gleichmäßige Durchwärmung des Stammsegments Bedingung für eine korrekte Messung ist (SAKURATANI 1981, BAKER UND VAN BAVEL 1987). Bei größeren Bäumen wird daher oft auf punktuell messende Verfahren zurückgegriffen. Die Berechnung einer Massenflußrate setzt dabei, neben der präzisen Messung der Saftflußgeschwindigkeit durch den Sensor, die Bestimmung der saftflußleitenden Fläche sowie der Variabilität des Saftflusses im Stammquerschnitt voraus.

Im Folgenden sollen die angewendeten Methoden zur Bestimmung der in die Hochrechnung eingehenden Variablen diskutiert werden. Zuvor muß jedoch auf die aus der Messung mit Graniersensoren erhaltenen Kurvenverläufe näher eingegangen werden. In Nächten, wo aufgrund der klimatischen Verhältnisse (kein oder nur ein geringes *VPD*, Niederschläge) keine Transpiration und somit kein Saftstrom zu erwarten war, wurde gemäß der der Graniermessung zugrunde liegenden Theorie eine Plateaubildung der dT -Kurve erwartet. Statt dessen zeigte sich häufig ein Kurvenverlauf mit einem Maximum in den ersten Nachtstunden und einer darauf folgenden stetigen Abnahme (Kurventyp II, Abb. 4.18c). Bei Beginn der Lichtperiode am nächsten Morgen stiegen die Werte kurzzeitig an, um danach deutlich abzusinken, wie es während der Lichtperiode zu erwarten war. Bei der Berechnung der Saftflußraten, die auf der Differenz von dT zu dT_{\max} beruht, ergaben sich daher auch in Nächten mit wasserdampfgesättigter Atmosphäre und Niederschlägen deutliche Saftflußraten. Wird ein Saftfluß in Richtung auf die beheizte Nadel ausgeschlossen, so ließe sich der beobachtete Kurvenverlauf auch durch eine Wärmeübertragung von der beheizten auf die unbeheizte Nadel erklären. Die Folge wären niedrigere Werte für dT und mithin ein scheinbarer Saftfluß. Während trockenes Holz aufgrund der luftgefüllten Leitgefäße als guter Wärmeisolator gilt, muß dies nicht in gleicher Weise auch für das lebende, wassergefüllte Gewebe gelten. Hinzu kommt, daß der Abstand der Sensornadeln in vergleichbaren Studien mindestens 10 cm betrug (GRANIER 1987, KÖSTNER ET AL. 1992). Bei dem in der vorliegenden Studie eingesetzten Sensortypen belief sich der Abstand hingegen

nur auf 3 cm. Für die These von einer Wärmeübertragung auf die untere Nadel spricht auch der kurze Anstieg von dT bei Transpirationsbeginn am Morgen. Durch den sich in Richtung des Kronenraums bewegenden Xylemsaft wird die Wärmeübertragung beendet und dT steigt an, weil sich die untere Nadel nun abkühlt. Erreicht der vergleichsweise kalte Saftstrom etwas später die obere Nadel, kommt es zu einem deutlichen Absinken von dT . Ob die Wärmeübertragung während der Nachtstunden auch mit einem umgekehrten Saftstrom in Richtung der Wurzel verbunden ist, wie er für einige Wüstenpflanzen beschrieben wurde (HULTINE ET AL. 2003ab, SMITH ET AL. 1999), kann aus den vorliegenden Daten nicht entnommen werden. Im Gegensatz zur Hitzpulstechnik (MARSHALL 1958) erlaubt der Granier-Ansatz keinerlei Rückschluß auf die Richtung des Saftflusses. Da jedoch in den betreffenden Nächten zumeist eine stetige Abnahme von dT zu beobachten war, was dementsprechend einer Zunahme des umgekehrten Saftstroms im Laufe der Nacht entsprechen würde, erscheint dies unwahrscheinlich. Würde die Abnahme von dT durch einen Saftstrom Richtung Wurzel verursacht, würde man während der Nacht eine konstante oder abnehmende Rate erwarten, nicht jedoch eine Zunahme.

Der weiteren Auswertung lag daher die Annahme zugrunde, daß Kurventyp II den Rückgang des Saftflusses auf den Nullwert repräsentiert. In diesem Fall ist auch die Aussage von BURGESS ET AL. (2000a) in Frage zu stellen, wonach man mit dem *TDP*-System alleine den Nullwert des Saftflusses nicht bestimmen kann. Die Annahme machte eine Nachbearbeitung der entsprechenden dT -Kurven erforderlich. Dieses auf den Kurvenverläufen basierende Auswerteverfahren bedeutete einerseits einen erheblichen rechnerischen Mehraufwand, ermöglichte aber andererseits die Unterscheidung auch von anderen Kurvenverläufen. So wurde der bei *Fraxinus* häufig auftretende Typ I (Abb. 4.18b) in der Folge mit einem anhaltenden Saftstrom während der Dunkelphase erklärt. Typ III (Abb. 4.18d) hingegen trat auf, wenn während der Dunkelphase ein geringes Wassersättigungsdefizit der Luft auftrat. Aufgrund des Standorts war dies jedoch auch während der Sommermonate nur selten der Fall. Änderungen von dT_{max} , wie sie vermutlich aufgrund von Änderungen der Stammtemperatur während der Vegetationsperiode auftraten (Abb. 4.18a), wurden herausgerechnet, indem ein linearer Trend der Erwärmung bzw. Abkühlung im betreffenden Zeitraum zugrunde gelegt wurde. Aufgrund des vergleichsweise geringen Einflusses dieser Annahme auf das Ergebnis erscheint diese Vereinfachung gerechtfertigt.

Ähnliche Komplikationen mit der eingesetzten Meßmethode, die ein Nachbearbeitungsverfahren wie das oben dargestellte notwendig machte, sind aus der Literatur bislang nicht bekannt. Der Einfluß von äußeren Temperaturgradienten auf die Messung ist allerdings dokumentiert. Sie betreffen mit Ausnahme der Hitzepulstechnik, die als vergleichsweise robust in dieser Hinsicht gilt (BURGESS ET AL.

2000a, DO UND ROCHETEAU 2002a), auch andere Methoden, deren Meßprinzip auf der Applikation von Wärme beruhen. Probleme verursachen dabei vor allem Temperaturunterschiede, wie sie durch die Erwärmung des Bodens und des Stammes durch die Sonneneinstrahlung verursacht werden. So wurden bei Messungen an *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brennan (DO UND ROCHETEAU 2002ab) in der Sahelzone Temperaturdifferenzen von über 1 °C zwischen den beiden Sensornadeln gemessen, obwohl die obere Nadel zu diesem Zeitpunkt nicht beheizt wurde. Allerdings erreichten sowohl die Lufttemperatur als auch die Globalstrahlung an diesem Standort sehr hohe Werte. Bei den eigenen Messungen traten bei unbeheizter oberer Sensornadel dT -Werte auf, die deutlich unter 0.13 °C lagen, ein Wert, der bei vergleichbarer Lage von dT_{\max} (10°C) und niedrigen Saffflußraten (0.5 l dm⁻² BA h⁻¹) einer Abweichung von 10 % vom Realwert entsprechen würde und keiner weiteren Fehlerkorrektur bedarf (DO UND ROCHETEAU 2002a). Bei höheren Saffflußraten, wie sie an Esche und Bergahorn in der Regel gemessen wurden, läge der Wert sogar noch höher. Vorteilhaft wirkte sich in diesem Fall neben den günstigeren klimatischen Bedingungen in Mitteleuropa, den weitgehend beschatteten Stämmen der untersuchten Bäume und der zusätzlich angebrachten Isolierung der einzelnen Sensoren auch der geringe Abstand zwischen den Sensornadeln aus. Auf eine Korrektur der Daten um diesen Fehler, wie sie mit unterschiedlichen methodischen Ansätzen von DO UND ROCHETEAU 2002b, CABIBEL UND DO 1991, BRAUN UND SCHMID 1999a oder GOULDEN UND FIELD 1994 vorgeschlagen wurden, konnte daher verzichtet werden.

Die Frage, wie genau die eingesetzten Sensoren die Saffflußgeschwindigkeit am Ort ihrer Installation erfassen, ist im Fall der untersuchten Arten eng mit der sehr unterschiedlichen Holzstruktur und der Tiefe des saffflußleitenden Gewebes verbunden. Der Holzaufbau der Esche definiert nach BRAUN (1963, 1970) einen eigenen Bautyp (*Fraxinus-excelsior*-Typ) mit cyclopor angeordneten Gefäßen in einem homogenen Grundgewebe aus toten Holzfasern. Die Durchmesser der großlumigen Frühjahrsgefäße, wie sie anhand von lichtmikroskopischen Untersuchungen (Abb. 4.2a) ermittelt wurden, lagen im Mittel und im Maximalwert etwas höher als von HUBER UND ROUSCHAL (1954) für diese Art beschrieben (200 µm bzw. 260 µm). Der Bergahorn hingegen gehört zu den zerstreutporigen Laubgehölzen. Die mikroporen Gefäße sind vollkommen von paratrachealen Scheiden aus lebenden Holzfasern umgeben und in ein Grundgewebe aus toten Holzfasern eingebettet (BRAUN 1970). Der hydroaktive Teil des Xylemgewebes ließ sich bei beiden Arten gut durch Färbung mit basischer *Fuchsin*-Lösung ermitteln. Andere gebräuchliche Verfahren versagten bei beiden Arten. So ließen sich kaum Unterschiede im Gewebewassergehalt im Stammquerschnitt finden (HATTON ET AL. 1995). Eine unterschiedliche Färbung von Kern- und Splintholz (NADEZHDINA ET AL. 2002) ist von der Esche zwar bekannt. Allerdings verkernt die Art erst spät in ihrer Entwicklung, wobei das Splintholz nicht identisch ist mit dem hydroaktiven Teil des Holzkörpers. Mit der Färbemethode hingegen ließ sich zeigen, daß

sich der Safffluß bei *Fraxinus* ausschließlich auf den aktuellen Jahrring begrenzte, während er beim Bergahorn je nach Größe des Baumes bis zu 5 cm in das Xylemgewebe hineinreichte. Aus den entnommenen Holzbohrkernen konnte bei beiden Arten auf eine geringe Variabilität der Tiefe im Stammquerschnitt geschlossen werden.

Die Meßgenauigkeit der *TDP*-Sensoren an so verschiedenen Holztypen wurde in einem Methodenvergleich mit dem Dynagage®-System überprüft. Die große Übereinstimmung in den Ergebnisse, die dabei beim Bergahorn erzielt wurde, zeigt, daß auch Messungen mit Sensortypen, die nur über eine Meßstelle pro Sensornadel verfügen (*single-point*-Sensoren), zu befriedigenden Resultaten führen können. Unterschiede der Saffflußraten im Radialprofil, wie sie inzwischen für einige Gehölzarten beschrieben wurden (SWANSON 1967, ČERMÁK ET AL. 1992, LU ET AL. 2000, NADEZHDINA ET AL. 2002) und wie sie demnach auch für *Acer* zu vermuten sind, wirkten sich offenbar nicht nachteilig auf die Messungen aus. Der Vergleich eines *single-point*-Sensors mit der *heat-field-deformation*-Methode (NADEZHDINA UND ČERMÁK 1998, 2000), bei der mit beträchtlichen Anzahl von Temperaturmeßpunkten das Wärmeverteilungsmuster um eine stabförmige Wärmequelle bei wechselnden Saffflußraten erfaßt wird, an vier verschiedenen Baumarten (*Pinus sylvestris* L., *Populus canescens* L., *Prunus serotina* Ehrh., *Rhododendron ponticum* L.) ergab, daß nur bei der Messung an zwei diskreten Punkten im Radialprofil, die je nach artspezifischem Verteilungsmuster des Saffflusses, dem Alter des Baumes und der Position am Stamm in unterschiedlicher Tiefe lagen, eine korrekte Messung der Saffflußraten möglich war (NADEZHDINA ET AL. 2002). Bei einer anderen Positionierung des Sensors traten je nach Baumart Überschätzungen bis zu 300 % und Unterschätzungen bis zu 100 % der tatsächlichen Werte auf. In der Studie von wurden jedoch Sensoren verwendet, die die Temperaturverhältnisse für einen engbegrenzten Xylembereich um die Meßstelle wiedergaben. Der methodische Ansatz von Granier geht jedoch davon aus, daß die Temperaturmeßstelle das Geschehen über die Gesamtlänge der Sensornadel reflektiert und mithin eine gute Integration der unterschiedlichen Saffflußraten über die gesamte Strecke gegeben ist (GRANIER ET AL. 1994, LU 1997). Offenbar traf dies bei den eigenen Messungen am Bergahorn zu.

Anders stellte sich die Situation bei *Fraxinus* dar. Die Beschränkung des Saffflusses auf den aktuellen Jahrring hatte zu Folge, daß sich bei der Saffflußmessung ein erheblicher Teil der Sensornadel im nicht-leitenden Gewebe befand. Besonders hoch war dieser Anteil bei Verwendung von 30-mm-Sensoren. Diesen Anteil zu quantifizieren und die Saffflußraten gemäß CLEARWATER ET AL. 1999 zu berechnen, brachte kein befriedigendes Ergebnis (Abb. 4.19bc). Es wurde daher gemäß der Empfehlung von SMITH UND ALLEN (1996) eine Kalibrierung der Sensoren durchgeführt, die aber auf dem Ansatz von CLEARWATER ET AL. (1999) fußten. Trotz der unterschiedlicher Werte für *a* in den Kalibrierfunktionen von

TDP10 und *TDP30* wurden in der Folge *SFV*-Werte in vergleichbarer Höhe gemessen. Beim Einsatz an den untersuchten Bäumen wurde von der Annahme ausgegangen, daß sich die Verhältnisse bei *F0* und den erwachsenen Bäumen ähneln. Wie die Berechnungen zur theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit des Holzes ergaben (Kap. 4.1), dürfte der weitaus größte Teil des Wassertransports innerhalb der weitlumigen Frühjahrsgefäße stattfinden. Deren Anteil an der Sensorlänge war bei allen untersuchten Eschen gering, so daß ein konstanter Wert für *a* gerechtfertigt erscheint. Dennoch bleibt die Berechnungsgrundlage der Massenflußrate bei der Esche unbefriedigend. So ließ sich die exponentielle Relation zwischen *TDP30*- und Dynagage®-Daten im hohen Wertebereich nicht als Kalibrierfunktion nutzen. Außerdem mußte ein weiterer Faktor in die Berechnungsformel eingefügt werden, der der Tatsache Rechnung trägt, daß bei der Verwendung einer Kalibrierfunktion, die Frühjahr erstellt wurde, nicht mit der vollen Jahrringbreite am Ende der Vegetationsperiode gerechnet werden kann. Der Wert von 35 % der Jahrringbreite stellt aber möglicherweise nur eine Annäherung an die tatsächlichen Verhältnisse dar. Aufgrund der Asymmetrie zwischen Früh- und Spätholzgefäßen beim Wassertransport könnte der Wert auch durchaus geringer sein. Das Problem wird dadurch verschärft, daß der Größe der saftflußleitenden Fläche aufgrund ihrer ohnehin geringen Ausdehnung und der hohen Saftflußgeschwindigkeit große Bedeutung zukommt. Auch kleine Änderungen des Werts wirken sich bereits auf die berechneten Massenflußraten aus. Um eine weitere Absicherung der Resultate zu erreichen, wurde versucht, ein *cut-tree*-Experiment durchzuführen (LANDSBERG ET AL. 1976, OLBRICH 1991, VERTESSY ET AL. 1997). Dabei wird das hydroaktive Xylem eines voll belaubten Baumes durch einen Rundumschnitt von der Wurzel getrennt und die Wasserversorgung statt dessen extern über ein Reservoir sichergestellt. Die Methode ermöglicht eine sehr präzise Messung der Wasseraufnahme des transpirierenden Baumes. Wird gleichzeitig der Xylemsaftfluß im Stammbereich oberhalb des Schnitts gemessen, kann die Methode auch zur Kalibrierung der Saftflußmeßmethode eingesetzt werden. Die beiden durchgeführten Versuche scheiterten jedoch, weil der Transpirationsstrom bereits kurze Zeit nach der Abtrennung des Xylems von der Wurzel zum Erliegen kam. Die Ursache konnte nicht eindeutig geklärt werden. Wahrscheinlich ist eine Verstopfung der Gefäße durch eindringendes Schnittmehl.

Während der Vegetationsperioden 1999 und 2000 wurde mit der Minimalzahl von einem Sensor pro Baum gemessen, um mit dem verfügbaren Instrumentarium eine hinreichend große Anzahl von Baumindividuen beproben zu können. Die Variation des Saftflusses innerhalb des Stammquerschnitts wurde im Jahr 2001 mit je vier Sensoren an jeweils drei Bäumen der beiden Arten untersucht. Einen anderen Ansatz wählten VERTESSY ET AL. (1995, 1997) bei ihrer Untersuchung an *Eucalyptus regnans* F. Muell. und *Acacia dealbata* Link. Durchgehende Messungen mit vier bis fünf Sensoren wurden dort nur an einem Baum je Art durchgeführt. Sie dienten zur Untersuchung der Asymmetrie der

Saffflußverteilung und als Referenz zu den anderen untersuchten Bäume, wo diskontinuierliche Messungen mit nur einem Sensor durchgeführt wurden. Von diesem Ansatz wurde bei den eigenen Untersuchungen Abstand genommen, weil die Auswahl eines Referenzbaums einen in seiner Struktur weitgehend homogenen Bestand voraussetzt. Eine solche Homogenität ist jedoch bei Schluchtwäldern prinzipiell nicht gegeben. Vor allem der Eschenbestand wies eine große Variabilität in Exposition, Stammdurchmesser und Blattfläche auf, die die Auswahl eines Referenzbaums erschwerten hätten.

5.2 XYLEMSAFTFLUß

Aufgrund der großen Differenzen zwischen den beiden untersuchten Arten bei der Flächenausdehnung des saftflußleitenden Gewebes war zu erwarten, daß bei mengenmäßig gleichem Transpirationsstrom die Saffflußgeschwindigkeit bei *Fraxinus* sehr viel höher sein müßte als bei *Acer*. Die aus den Messungen gewonnenen Daten bestätigten diese Vermutung. Im Mittel übertrafen die Werte der Esche die des Bergahorns um etwa das 100-fache. Der an *Fraxinus* gemessene Höchstwert fiel dabei in den Rahmen dessen, was in anderen Studien an cycloporen Gehölzen gefunden wurde (4 – 60 m h⁻¹, LÖSCH 2001). Bei *Acer* lag der Maximalwert jedoch unter den Literaturwerten für zerstreut-mikropore sommergrüne Falllaubbaumarten (1 – 6 m, LÖSCH 2001). Die Bandbreite der erreichten Maxima war jedoch besonders bei der Esche sehr hoch und bewegte sich bei einigen Bäumen (z. B. *F6*, *F11*) im unteren Bereich der zu erwartenden Werte.

Individuenspezifische Unterschiede dieser Art waren insbesondere bei der Esche erwartet worden. Die in die Untersuchung einbezogenen Bäume reichte von Individuen mit geringer *DBH* und beschattetem Stand wie z. B. *F6* und *F11* bis zu verhältnismäßig großen, exponiert stehenden Individuen mit größerer Basalfläche und vor allem auch größerer Blattfläche (z. B. *F2*, *F5*, *F8*). Einem höheren Transpirationsbedarf kann einerseits durch eine Vergrößerung der saftflußleitenden Fläche Rechnung getragen werden. Diese ist jedoch gerade bei *Fraxinus* relativ klein und erhöht sich annähernd linear mit der Basalfläche (Abb. 4.4c). Eine höhere Flexibilität hingegen besteht in Bezug auf die Geschwindigkeit, mit der der Xylemsaft an den Ort der Transpiration geleitet wird. Theoretische Berechnungen der hydraulischen Leitfähigkeit des *Fraxinus*-Xylems nach HAGEN-POISEUILLE ergaben Werte, die von den untersuchten Bäumen nicht annähernd ausgeschöpft wurden. So würde am Beispiel der Berechnungen in Kap. 4.1 ein Wert für *G* von $0.557 \cdot 10^{-3} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ bei einem Druckabfall von 1 MPa, einer Astlänge von 1 m und einer saftflußleitenden Fläche von 43.3 cm² eine Saffflußgeschwindigkeit von 463 m h⁻¹ erlauben. Untersuchungen an einzelnen Tracheen von *F. americana*, deren Holzaufbau eine große Ähnlichkeit mit dem von *F. excelsior* aufweist, zeigten, daß sich diese gemäß dem HAGEN-POISEUILLE'schen Gesetz verhielten (ZWIENIECKI ET AL. 2001). Studien an anderen Arten hingegen belegen, daß die theoretisch

berechneten Leitfähigkeiten die experimentell gefundenen Werte überschätzen können (GIORDANO ET AL. 1978, TYREE UND ZIMMERMANN 1971). Vermutlich begünstigen die einfache Struktur der Siebplatten bei *F. americana* ein annähernd ideales Strömungsverhalten innerhalb der Tracheen (ZWIENIECKI ET AL. 2001). Unterschiede im transpiratorischen Bedarf, wie sie etwa durch die Größe der Blattfläche oder durch den Standort der Eschen bedingt sind, drücken sich daher in unterschiedlichen Safflußgeschwindigkeiten aus, wobei eine Limitierung aufgrund der überaus hohen Leitfähigkeit der Gefäße kaum gegeben sein dürfte. Auch bei *Acer* wird die sich aus den theoretischen Berechnungen zur Leitfähigkeit des hydroaktiven Gewebes ergebende mögliche Safflußgeschwindigkeit von 67 m h^{-1} nicht annähernd erreicht. Von A2 abgesehen, wo im gesamten Untersuchungszeitraum vergleichsweise geringe Safflußgeschwindigkeiten gemessen wurden, war die Bandbreite der gemessenen Maximalwerte deutlich geringer als bei der Esche. Eine Ursache könnte in der Größe der saffflußleitenden Fläche beim Bergahorn liegen, die einen wesentlich größeren Anteil am Holzkörper einnimmt als bei *Fraxinus* (Abb. 4.4c) und daher die Bedeutung der Geschwindigkeit beim Zustandekommen einer hohen Massenflußrate mindert. Des weiteren dürfte aber auch der Standort der untersuchten Bäume im Bestandesinnern und die einheitliche Kronenstruktur für einen ähnlichen transpiratorischen Bedarf der untersuchten Bäume gesorgt haben.

Unterschiede in der Safflußgeschwindigkeit zwischen den Individuen waren daher vor allem bei *Fraxinus* erwartet worden. Da die *TDP*-Sensoren zu Beginn der jeweiligen Vegetationsperiode an einer anderen Stelle am Stamm neu installiert wurden, sollten aus diesem Grund auch Abweichungen im Vergleich der Meßperioden zu beobachten sein. Diese sollten sich im Bereich der Werte bewegen, wie sie für beide Arten aus den Untersuchungen zur Safflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt ermittelt wurden (Tab. 4.11). Diesen Messungen kommt besondere Bedeutung zu, weil Langzeitmessungen des Xylemsafflusses mit nur einem Sensor pro Baum durchgeführt wurden. Für beide Arten waren Abweichungen der SFV_{\max} vom Mittelwert in der Größenordnung von maximal $\pm 9.5 \%$ berechnet worden. Die Abweichungen der Mittelwerte aller gemessenen Safflußgeschwindigkeiten lag mit maximal $\pm 17 \%$ etwas höher. HATTON ET AL. (1995) berechneten einen Variationskoeffizienten von $\pm 32 \%$ für vier in Zufallsverteilung an *Eucalyptus populnea* F.J. Muell. installierte Sensoren. Hier wurden jedoch nicht Maximal- oder Mittelwerte der *SFV* miteinander verglichen, sondern Werte, die an einem zuvor festgelegten Zeitpunkt an einem bestimmten Tag gemessen wurden. Zudem wurde mit der Hitzepulstechnik gearbeitet, die keine integrative Messung über die gesamte Tiefe des saffflußleitenden Gewebes (d. h. der Länge der Nadel bei *TDP*-Sensoren) ermöglicht, sondern lediglich eine Messung an einem diskreten Punkt. Die Variation der *SFV* im Radialprofil muß daher ebenfalls berücksichtigt werden. Mit der gleichen Meßmethode und einer ähnlichen Herangehensweise fanden VERTESSY ET AL. (1997) ebenfalls hohe Variationskoeffizienten (ca. $\pm 25 \%$ bei vier Sensoren) in einem asymmetrisch

gewachsenen *Eucalyptus regnans* F.J. Muell. In einem symmetrisch gewachsenen Baum hingegen lag der entsprechende Wert bei nur etwa 5 %. Die Untersuchungen an *Fraxinus* und *Acer* wurden ebenfalls an symmetrisch gewachsenen Exemplaren durchgeführt.

Die Standardabweichungen zugrunde gelegt, sollten die maximalen Saffflußgeschwindigkeiten von Saison zu Saison bei der Esche um nicht mehr als 19 % (F_{21}) und beim Bergahorn um nicht mehr als 22 % (A_{22}) voneinander abweichen. Vergleicht man die Vegetationsperioden 1999 und 2000 miteinander, so weichen bei *Acer* nur die Werte von A_{11} stärker voneinander ab. Hier lag die maximale Saffflußgeschwindigkeit im Jahr 2000 62 % oberhalb des Vorjahr gemessenen Werts. Bei den anderen untersuchten Bäumen lagen die Abweichungen mit 2 – 15 % im Rahmen der Erwartungen. Bei *Fraxinus* hingegen überstieg die Differenz der ermittelten Werte bei vier der untersuchten Bäume die erwartete Schwankungsbreite: F_{10} (23 %), F_5 (27 %), F_7 (42 %), F_3 (119 %). Bei den anderen Bäumen lagen die Abweichungen mit 4 – 18 % im Rahmen der Erwartungen. Bei F_1 wurde 2001 im Vergleich zu 1999 eine nur etwa halb so hohe Maximalgeschwindigkeit erzielt, während die Abweichung im Jahr 2000 nur 4 % betrug. Die stark schwankenden Saffflußgeschwindigkeiten schlugen sich auch in den entsprechenden Massenflußraten nieder. So wurde bei F_3 wurde daher im Jahr 2000 eine im Vergleich zum Vorjahr annähernd doppelt so hohe maximale Massenflußrate errechnet (Tab. 4.10). Bei diesem Baum wurde im Jahr 2001 nach dem extrem hohen Wert im Jahr 2000 eine Wert für SVF_{\max} ermittelt, der um 38 % unter dem Wert des Jahres 1999 lag. Die Daten legen den Schluß nahe, daß die zur Untersuchung der Saffflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt ausgewählten Bäume nicht repräsentativ für den Bestand waren und die Schwankungsbreite innerhalb des Stammquerschnitts bei der Esche möglicherweise größer ist, als aus den vorliegenden Daten entnommen werden kann. Schluchtwälder weisen eine bestandestypische Heterogenität auf, die über diejenige eines Altersklassen-Fichtenforstes oder eines Buchenhallenwaldes weit hinausgeht, was die Auswahl repräsentativer Einzelbäume erheblich erschwert. Ein ergänzender Vergleich der mittleren Saffflußgeschwindigkeiten muß entfallen, da aufgrund der fehlenden Daten für den Monat Juni 2000 keine einheitliche Datenbasis für beide Meßperioden vorliegt. So lagen die Mittelwerte im Jahr 2000 bei allen untersuchten Bäumen niedriger als im Vorjahr, obwohl die erreichten Maximalgeschwindigkeiten die des Vorjahres zum Teil übertrafen. Optimale Transpirationsbedingungen mit hohen Saffflußgeschwindigkeiten wurden offenbar auch zu anderen Zeiten während der Vegetationsperiode verzeichnet, während der fehlende Monat bei der Mittelwertbildung deutlicher zu Buche schlug.

Die extrem hohen Saffflußraten von F_2 im Jahr 1999, die in einer maximalen Tagessumme von über $950 \text{ kg m}^{-2} \text{ LA d}^{-1}$ gipfelte, waren jedoch nicht auf eine überproportional hohe Saffflußgeschwindigkeit zurückzuführen. Sowohl die Werte von SFV_{\max} als auch von F_{\max} blieben im Vergleich der Meßperioden

im erwarteten Rahmen. Die Ursache lag vielmehr in einer im Vergleich zum Jahr 2000 höheren mittleren Safflußgeschwindigkeit, die sich bei annähernd gleicher SA in einer höheren mittleren Safflußrate und somit auch in höheren Tagessummen des Safflusses niederschlug. Der Wert von 967 kg d^{-1} liegt allerdings weit über den an den anderen Eschen vergleichbarer Größe erzielten Raten. Es sind nur wenige Studien bekannt, wo ein ähnlich hoher Wasserumsatz eines Einzelbaums gemessen wurde. Mit Hilfe radioaktiver Isotope ermittelten JORDAN UND KLINE (1977) an *Eperua purpurea* Beth. in Amazonien eine maximale Tagessumme von 1180 kg d^{-1} . In den in Tab. 5.1 aufgelisteten Arbeiten wurden mit Baumpotometern, Lysimeterwagen oder auf Wärmeapplikation basierenden Meßmethoden Wasserumsätze bis maximal 675 kg d^{-1} gemessen (*Liriodendron tulipifera* L., WULLSCHLEGER UND KING 2000). Bezieht man den Wert von *F2* allerdings auf die beträchtliche Blattfläche des Baumes, so fällt der errechnete Wert von $1.7 \text{ kg m}^{-2} \text{ LA d}^{-1}$ in den oberen Bereich der Werteskala, wie sie für die untersuchten Eschen für das Jahr 1999 ermittelt wurden und bleibt auch unterhalb des im Jahr 2000 gemessenen Maximums ($2.4 \text{ kg m}^{-2} \text{ LA d}^{-1}$). Da kein anderer Baum vergleichbarer Größe ähnliche Xylemsafflußraten aufzuweisen hatte wie *F2* im Jahr 1999, liegt allerdings die Vermutung nahe, daß bei der Installation des Sensors ein Stammsegment gewählt wurde, dessen Massenflußraten nicht repräsentativ für den Stammquerschnitt insgesamt waren. Diese Einschätzung ist auch von Bedeutung bei der Betrachtung der Bestandestranspiration (Kap. 5.6).

Hohe Wasserumsätze wurden auch an einigen anderen der untersuchten Eschen beobachtet. So übertreffen die gemessenen maximalen Tagessummen von *F8* und *F5* mit Werten von über 400 kg d^{-1} bzw. 500 kg d^{-1} die Angaben aus der Literatur zum Teil deutlich (Tab. 5.1). Sinnvoll sind solche Angaben jedoch nur dann, wenn auch die Größe des untersuchten Objekts einbezogen wird. Naheliegend ist hier der Bezug auf die vorhandene Blattfläche. Es zeigt sich, daß die deutlichen Unterschiede im Wasserumsatz zwischen den beiden im Neandertal untersuchten Arten fast ausschließlich auf die im Vergleich zur Esche sehr viel kleineren Blattflächen der untersuchten Ahornbäume zurückzuführen waren. Denn die maximalen Wasserumsätze des Bergahorns von $1.3 \text{ kg m}^{-2} \text{ LA d}^{-1}$ im Jahr 1999 und $1.6 \text{ kg m}^{-2} \text{ LA d}^{-1}$ im Jahr 2000 lagen nur etwas niedriger als die bei der Esche erreichten Werte ($1.8 \text{ kg m}^{-2} \text{ LA d}^{-1}$ bzw. $2.4 \text{ kg m}^{-2} \text{ LA d}^{-1}$). Die von STÖHR UND LÖSCH (2004) an jungwüchsigen Eschen ermittelt Raten von $3.4 \text{ kg m}^{-2} \text{ LA d}^{-1}$ wurden von den erwachsenen Bäumen somit nicht erreicht. Die Blattfläche einer Jungesche kann aufgrund der lockeren Kronenstruktur mit dem Sitz der Blätter an der Triebspitze weit ausladender Äste fast komplett lichtexponiert sein, während bei erwachsenen Bäumen ein Teil der Blattfläche beschattet wird. Die an den Jungeschen gemessene Maximalrate von 962 g h^{-1} entsprach dabei einer Transpirationsrate von $7.42 \text{ mmol m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$ und erreichte damit annähernd die Werte lichtexponierter Blätter von *F4*, wie sie durch Untersuchungen des Blattgaswechsels ermittelt wurden (Abb. 4.53). Sie lagen damit im Wertebereich dessen, was von

Tab. 5.1: Maximaler täglicher Xylemsaftfluß (F , kg d⁻¹), gemessen mit Baumpotometern, Lysimeterwaagen oder mit auf Wärmeapplikation basierenden Methoden, gemäß Literaturangaben. Ebenfalls angegeben sind Stammhöhe (h , m) und -durchmesser (d , cm), Blattfläche (LA , m²), saftflußleitende Fläche (SA , cm²) sowie die blattflächenbezogene Xylemsaftflußrate (F_{LA} , kg m⁻² d⁻¹). aus: WULLSCHLEGER ET AL. 1998, ergänzt.

Art	h	d	LA	SA	F	F _{LA}	Referenz
Europa							
<i>Betula alba</i>	-	-	-	-	70	-	ČERMÁK UND KUČERA 1993
	-	-	-	-	42	-	KUČERA ET AL. 1977
<i>Betula pendula</i>	10	15	11	-	54	4.9	BACKES 1996
<i>Fagus sylvatica</i>	35	54	-	-	137	-	ČERMÁK ET AL. 1993
	27	34	139	-	137	1.0	BACKES 1996
<i>Fraxinus excelsior</i>	4.5	3	2	-	6.7	3.4	STÖHR UND LÖSCH 2004
<i>Larix sp.</i>	20	-	-	-	74	-	SCHULZE ET AL. 1985
<i>Picea abies</i>	25	-	-	-	63	-	SCHULZE ET AL. 1985
	11	10	-	-	10	-	GRANIER UND CLAUSTRES 1989
	15	19	-	-	49	-	CIENCIALA ET AL. 1992
	-	-	-	-	23	-	ČERMÁK ET AL. 1995
	25	36	447	-	175	0.4	HERZOG ET AL. 1995
	17	15	-	-	66	-	KÖSTNER ET AL. 1998b
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	13	-	ROBERTS 1977
	-	-	-	-	13	-	ČERMÁK ET AL. 1995
	13	24	90	-	90	1.0	BACKES 1996
<i>Pinus pinaster</i>	20	34	-	523	161	-	GRANIER ET AL. 1990
	26	35	-	642	125	-	LOUSTAU ET AL. 1996
<i>Quercus petraea</i>	-	-	-	-	12	-	BRÉDA ET AL. 1993a
	15	9	-	-	10	-	BRÉDA ET AL. 1993b
	-	10	-	-	11	-	BRÉDA ET AL. 1995
	25	54	245	-	360	1.5	BACKES 1996
<i>Quercus robur</i>	-	-	-	-	10	-	BREDA ET AL. 1993a
	33	-	-	-	400	-	ČERMÁK ET AL. 1982
<i>Salix fragilis</i>	-	-	38	-	103	2.7	ČERMÁK ET AL. 1984
Andere Verbreitung							
<i>Abies amabilis</i>	18	40	151	-	98	0.6	MARTIN ET AL. 1997
<i>Carya illinoensis</i>	4	8	43	-	123	2.9	STEINBERG ET AL. 1990b
<i>Cyclanthera multifoliata</i>	-	-	3.5	-	1.4	0.4	FICHTNER UND SCHULZE 1990
<i>Entadopsis polystachya</i>	-	-	23.5	-	47	2.0	FICHTNER UND SCHULZE 1990
<i>Eucalyptus grandis</i>	56	41	219	371	174	0.8	OLBRICH 1991
	34	30	71	-	141	2.0	DYE 1996
<i>Eucalyptus regnans</i>	-	37	147	452	151	1.0	VERTESSY ET AL. 1995
<i>Liriodendron tulipifera</i>	36	69	-	2227	675	-	WULLSCHLEGER UND KING 2000
<i>Pinus radiata</i>	25	42	300	1089	349	1.2	TESKEY UND SHERIFF 1996
<i>Salix matsudana</i>	5	-	28	86	106	3.8	EDWARDS 1986

BESNARD UND CARLIER (1990) porometrisch an Eschen im Schwemmlandbereich der Rhône gemessen wurde ($5 - 12 \text{ mmol m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$) und deutlich über den Werten, wie sie für sommergrüne Laubbaumarten in Mitteleuropa typischerweise gefunden werden ($2.5 - 3.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$, LARCHER 2001). Die in der vorliegenden Studie aus den Xylemsaftflußdaten berechneten Transpirationsraten lagen im Maximum zwar niedriger als die auf Blattebene gemessenen Raten. *Fraxinus* lag mit Werten bis zu $5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$ (Tab. 4.10) jedoch auch hier oberhalb der von LARCHER 2001 angegebenen Werte, während die Raten beim Bergahorn in diesen Wertebereich fielen. Im Vergleich der blattflächenbezogenen maximalen Tagessummen bleiben jedoch sowohl Esche als auch Bergahorn hinter anderen Baumarten zurück. Im Vergleich mit den von BACKES (1996) untersuchten europäischen Baumarten lagen *F. excelsior* und *A. pseudoplatanus* über den Werten von *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris* und *Quercus robur*, aber deutlich unter den Werten, wie sie an *Betula pendula* gemessen wurden. Der an der Hängebirke gemessene Wert stellt zugleich den Höchstwert der in Tab. 5.1 zusammengestellten Literatur dar. Auch von außereuropäischen Baumarten oder tropischen Lianen wie *Entadopsis polystachya* L. und *Cyclanthera multifoliata* Cogn. (FICHTNER UND SCHULZE 1990) wurden vergleichbare Werte nicht erreicht.

Der Wasserhaushalt von Holzgewächsen während des Winterhalbjahres wurde bislang vor allem im Hinblick auf seine Rolle bei der Baumgrenzbildung untersucht. Das Gefrieren des Bodenwassers bei Temperaturen unter $-1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (LARCHER 1957) und das gleichzeitige Eintreten guter Transpirationsbedingungen kann zu Wasserstreß in den Gehölzen führen, weil der Wasserverlust nicht durch Aufnahme aus dem Boden ausgeglichen werden kann (TRANQUILLINI 1979). Reichen bei Nadelbäumen ein fast vollständiger Schluß der Stomata (WIESER 2000) und der stamminterne Wasserspeicher (GALL ET AL. 2002) nicht aus, den Bedarf zu decken, kann es zur Frosttrocknis kommen (LARCHER 1957). Eine Beschädigung der Rindenschicht durch vom Wind mitgeführte Gesteinsteilchen können diesen Prozeß noch beschleunigen (MARUTA 1996). Extreme Klimabedingungen wie diese wurden am Standort der vorliegenden Untersuchung jedoch nicht gemessen. So ist es unwahrscheinlich, daß die wenigen Frosttage und die vergleichsweise geringe Unterschreitung des Gefrierpunkts zu einem vollständigen Durchfrieren der Bodenwasservorräte geführt haben. Es kann vermutlich davon ausgegangen werden, daß eine Wasseraufnahme aus dem Boden den ganzen Winter hindurch möglich war. Die Safflußraten, die dabei erreicht wurden, lagen im Bereich dessen, was an Jungeschen gemessen wurde, die ihre Belaubung infolge von Wassermangel vollständig verloren hatten (STÖHR UND LÖSCH 2004). Hier wurden maximal 10 % des Saisonmaximums erreicht, während es bei den erwachsenen Bäumen (von Extremwerten abgesehen) 10 – 15 % waren. Da die Belaubung zu diesem Zeitpunkt vollständig abgeworfen worden war, muß es sich ausschließlich um Rindentranspiration handeln. Vergleichbare Untersuchungen an anderen laubabwerfenden Baumarten

sind nicht bekannt. Studien zum Wasserumsatz im Winter wurden außer an Arten der Baumgrenze nur an anderen wintergrünen Arten wie mediterranen Hartlaubgewächsen (SCHILLER ET AL. 2002) oder Eucalyptus (BENYON ET AL. 1999) durchgeführt. Beim Bergahorn wurden jedoch auch Raten gemessen, die weit über den üblichen Werten lagen und an Tagen gemessen wurden, die auf eine Frostperiode folgten. Barbara Köstner (Institut für Hydrologie und Meteorologie, TU Dresden in Tharandt; Vortrag auf der 7. Jahrestagung des Arbeitskreises „Experimentelle Ökologie“, Freising 2002) beobachtete ähnliche Kurvenverläufe bei Untersuchungen mit Graniersensoren an Fichten. Im Vergleich mit parallel erhobenen Eddy-Kovarianz-Daten kam sie zu dem Schluß, daß es sich vermutlich um methodisch bedingte Meßartefakte handelt. Die Arbeiten von O'MALLEY UND MILBURN (1983), MILBURN UND O'MALLEY (1984) und MILBURN UND ZIMMERMANN (1986) weisen jedoch noch auf einen anderen Aspekt hin. So tritt die Exudation von Blutungssaft, bekannt bei *Acer saccharum*, auch bei *A. pseudoplatanus* auf. Anders als beispielsweise bei *Betula pendula* Roth in der Austriebsphase, ist dies ursächlich nicht auf Wurzeldruck zurückzuführen. Vielmehr steht es engem Zusammenhang mit Änderungen der Temperatur. Starkes Blüten setzt eine Phase der Abkühlung voraus („conditioning“, MARVIN 1958). Bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt kommt es zu einem starken Abfall des Xylemwasserpotentials (O'MALLEY UND MILBURN 1983). Er wird möglicherweise hervorgerufen durch Eiskristallbildung in luftgefüllten, toten Holzfasern (MILBURN UND O'MALLEY 1984). Während die Eiskristalle wachsen, wird der Gasraum mehr und mehr eingeschränkt. Gleichzeitig wird flüssiges Wasser nachgezogen, was den Abfall des Wasserpotentials erklärt. MILBURN UND O'MALLEY (1984) konnten zeigen, daß der Wassergehalt in eigentlich luftgefüllten Räumen des *Acer-pseudoplatanus*-Holzes steigt, eine Zunahme des Stammdurchmessers jedoch ausbleibt. Taut das System auf, wird das zusätzlich aufgenommene Wasser unter dem Druck der komprimierten Gase abgegeben und bewirkt die Exudation. Folgt man dieser Interpretation, würden die in der vorliegenden Arbeit gemessenen Saffflußraten der Abgabe des zusätzlich aufgenommenen Wasser entsprechen. In der unbelaubten Phase würde dies vermutlich über die Rinde erfolgen. In den zitierten Studien wird der Osmolarität des Xylemsaftes bei der Entstehung des Drucks eine geringe Bedeutung zugemessen. Studien an *Acer saccharum* Marsh. zeigten jedoch, daß vor allem die Freisetzung gespeicherter Zucker in die Xylemgefäße zum Aufbau des Drucks beiträgt (SAUTER ET AL. 1973). Wie auch bei der Walnuß (*Juglans regia* L.), bei der ebenfalls hohe Xylemdrücke in Folge von Frostereignissen gefunden wurden (AMÉGLIO ET AL. 2001), handelt es sich dabei Saccharose bzw. ihre Monomere Glucose und Fructose (EWERS ET AL. 2001). Anders als bei Arten wie *Betula pendula* Roth., *Alnus glutinosa* L., *Fagus sylvatica* L. und *Quercus robur* L., wo nur in einem begrenzten Zeitraum im Frühjahr die Speicherstärke abgebaut und in das Xylem abgegeben wird (ESSIAMAH 1980), kann dieser Vorgang bei Zuckerahorn und Walnuß offenbar auch im Winter ausgelöst

werden (EWERS ET AL. 2001). Saffflußmessungen wurden jedoch in keiner der genannten Studien durchgeführt.

Wie aus dem Vergleich der Saffflußraten in der belaubten und in der unbelaubten Phase geschlossen werden kann, war die Blattfläche für mindestens 90 % der Transpirationsleistung verantwortlich. Auf einen ähnlichen Wert kamen auch Untersuchungen an jungen Eschen (STÖHR UND LÖSCH 2004). Hier konnten Raten bei voller Belaubung mit solchen verglichen werden, die nach einem trockenheitsbedingten totalen Blattverlust gemessen wurden. Die Größe sollte daher eine geeignete Bezugsgröße für den Transpirationsstrom darstellen. Im Vergleich der mittleren täglichen Saffflußrate in Relation zu vier Bezugsgrößen wies der blattflächenbezogene Wasserumsatz jedoch bei beiden untersuchten Arten die geringste Korrelation auf (Abb. 4.20, Abb. 4.21). Die höchste Übereinstimmung bestand hingegen in Relation zur saffflußleitenden Fläche. Bezugsgrößen des Xylemsaffflusses werden vor allem zur Hochrechnung der gewonnenen Daten benötigt. Neben den auch in der vorliegenden Studie untersuchten Parametern Blattfläche (HATTON ET AL. 1995), Basalfläche (TESKEY UND SHERIFF 1996), Brusthöhendurchmesser (VERTESSY ET AL. 1995, 1997) und saffflußleitende Fläche (DUNN UND CONNOR 1993) wurden in anderen Arbeiten auch die Distanz zu benachbarten Bäumen (HATTON UND VERTESSY 1990) und die Kronenprojektionsfläche (HATTON ET AL. 1995) als Bezugsgrößen getestet. Welcher Parameter als Bezugsgröße geeignet ist, hängt auch vom Alter und der Struktur des untersuchten Bestandes ab (WULLSCHLEGER ET AL. 1998). Parameter, die die Größe des Baumes beschreiben, wurden dabei generell als geeigneter befunden als solche, die die Grundfläche mit einbeziehen (HATTON ET AL. 1995). So eignete sich *DBH* sehr gut als Bezugsgröße in einem gleich alten und monotypischen Bestand von *Eucalyptus regnans* F.J. Muell. (VERTESSY ET AL. 1995). Gerade bei Parametern wie Stammdurchmesser oder Basalfläche kann jedoch schon aufgrund der eingesetzten Saffflußmeßmethode (Hitzeimpuls, *TDP*) von einer Korrelation ausgegangen werden, denn beide Größen hängen eng mit der saffflußleitenden Fläche zusammen, die wiederum in die Berechnungen zur Massenflußrate eingeht (HATTON ET AL. 1995). Es handelt sich daher um abhängige Variablen, und ihre Eignung als Bezugsgröße muß daher hinterfragt werden. Auffällig wird dieser Zusammenhang bei der Betrachtung der *Fraxinus*-Daten. Aufgrund der insgesamt kleinen *SA* bei dieser Art kommt dem Wert bei der Berechnung der Massenflußrate große Bedeutung zu. Eine gute Korrelation zwischen Safffluß und *SA* war daher zu erwarten. Die Eignung der Blattfläche als Bezugsgröße wurde bereits in anderen Studien bezweifelt. So fanden GREENWOOD ET AL. (1982) nur eine geringe Korrelation zwischen Transpiration und Blattfläche bei *Eucalyptus wandoo* unter Wasserstreß. In der Untersuchung von HATTON ET AL. (1995) ergaben sich widersprüchliche Resultate auf unterschiedlichen Meßflächen. In der eigenen Arbeit wurde die Hochrechnung der Transpiration auf Bestandesebene mit den gemessenen

Saftflußraten durchgeführt. Damit konnte eine weitere Fehlerquelle, wie sie die Wahl einer Bezugsgröße darstellt, vermieden werden.

Klimavariablen beeinflussten den Transpirationsstrom von Bergahorn und Esche unterschiedlich. Deutlich wurden die Differenzen besonders im Hinblick auf Temperatur und *VPD* (Abb. 4.43). Vergleichbare Saftflußraten wurden bei der Esche bereits bei einer 5 °C niedrigeren Lufttemperatur und eines um ca. 1.5 kPa niedrigeren *VPD* erreicht. Die Lage der Optima bei *Fraxinus* waren damit nahezu deckungsgleich mit den Werten, wie sie am Jungwuchs gemessen wurden (STÖHR UND LÖSCH 2004). In Bezug zur Globalstrahlung wurden auch bei den Jungeschen maximale Saftflußraten bei ca. 800 J m⁻² s⁻¹ erreicht. Bei niedrigeren Lichtintensitäten unterschied sich der Verlauf der Einhüllenden jedoch deutlich von den erwachsenen Bäumen. Dies ist auf die hohen nächtlichen Saftflußraten zurückzuführen, wie sie an den erwachsenen *Fraxinus*-Bäumen häufig auftraten, aber weder beim Jungwuchs noch bei den *Acer*-Bäumen in diesem Maße beobachtet wurden. Die unterschiedlichen Reaktionen von Esche und Bergahorn auf die Bodenfeuchte soll in Kap. 5.3 näher betrachtet werden. Die Auftragung der Daten suggeriert, daß es sich bei den ausgewählten Klimaparametern um unabhängige Größen handelt. Auch bei der Konstruktion des Modells wird davon ausgegangen, daß die Einhüllendenfunktionen das Optimum der abhängigen Variablen markiert, wie es allein durch die unabhängige Variable definiert wird (JARVIS 1976, WEBB 1972). Von den gewählten Parametern kann jedoch nur die Bodenfeuchte als unabhängige Größe betrachtet werden. Die Strahlung hingegen beeinflusst die Temperatur und diese wiederum beeinflusst das *VPD*. So könnte bei *Acer* die Abnahme die Saftflußrate mit höherer Temperatur auch auf die damit meist einhergehende Zunahme der Lufttrockenheit zurückzuführen sein. Dennoch kann eine getrennte Betrachtung der Klimaparameter in Bezug auf den Transpirationsstrom sinnvoll sein. Besondere Bedeutung kommt dabei der Strahlung und dem *VPD* zu. Wird der Transpirationsstrom im wesentlichen durch Änderungen in der Strahlung beeinflusst, so läßt dies auf eine geringe Kopplung der Regelung der Wasserabgabe an den Blattoberflächen an die atmosphärischen Bedingungen schließen (ALLEN UND GRIME 1995). In diesem Fall läge der von JARVIS UND MCNAUGHTON (1986) eingeführte dimensionslose Kopplungsfaktor Ω nahe bei 1. Er definiert das Verhältnis der Oberflächenleitfähigkeit, die bei Blättern vor allem durch die Öffnung der Stomata beeinflusst wird, zur atmosphärischen Leitfähigkeit. Letztere wird vor allem durch die Ausbildung einer blattnahen Grenzschicht (*boundary layer*) bzw. eines Bestandesklimas beeinflusst, die zu einer Abkoppelung des auf das Laubwerk wirkenden Mikroklimas von den meteorologischen Bedingungen der freien Atmosphäre führen kann (WULLSCHLEGER ET AL. 1998). Da das Verhältnis der Leitfähigkeiten entscheidend ist für die Größe von Ω , nicht jedoch deren absolute Werte, findet man niedrige Werte nahe 0 vor allem bei Arten mit geringer stomatärer Leitfähigkeit und kleinen Blätter mit großen Grenzschichtleitfähigkeiten wie z.B. Koniferen (LOUSTAU ET AL. 1996). Bei Laubbaumarten

werden in der Regel höhere stomatäre Leitfähigkeiten gemessen. Außerdem steigt mit zunehmender Blattgröße der Grenzschichtwiderstand unvermeidlich an (WULLSCHLEGER ET AL. 1998). Der Wert von Ω hängt allerdings auch davon ab, wie weit die Ausbildung einer Grenzschicht etwa durch Windbewegung beeinträchtigt wird. So wurden bei kronenbildenden Baumarten Amazoniens Werte für Ω von 0.78 gefunden, während der Wert für Arten im Unterwuchs nur bei 0.28 lag (ROBERTS ET AL. 1990). Für die untersuchten Bäume in der eigenen Studie kann der exakte Wert für Ω nicht ermittelt werden, da zwar porometrisch die stomatäre, nicht jedoch die Grenzflächenleitfähigkeit der Blätter und die Abschwächungen der Klimaextreme im dicht belaubten Kronenraum ermittelt wurden. Hohe stomatäre Leitfähigkeiten und großflächige Blätter lassen allerdings einen hohen Wert vermuten.

Auch die Modellberechnungen lassen gewisse Rückschlüsse zu. So wurde die modellierte Saffflußrate von Bergahorn und Esche vor der ersten Trockenphase im Jahr 1999 maßgeblich vom Wert des *VPD* limitiert (Tab. 4.15). In der strahlungsärmeren Vegetationsperiode lag der Einfluß der Strahlung gleichauf. Bei Jungeschen am gleichen Standort war der Einfluß der Strahlung auf die Modellberechnungen für den Zeitraum vor einer Trockenphase größer als der des *VPD* (STÖHR UND LÖSCH 2004). Eine veränderte Strahlungsintensität führte hier zu erheblichen Schwankungen der Saffflußraten. Bei den erwachsenen Bäumen fielen Änderungen der Saffflußrate deutlich geringer aus, obwohl die zeitgleichen Schwankungen von R_s erheblich waren (Abb. 4.25). Zusammengenommen weist dies auf eine stärkere Kopplung der Transpiration an die Atmosphärenbedingungen hin, wie sie aufgrund der exponierteren Stellung der erwachsenen Bäume gegenüber dem windgeschützten Standort des Jungwuchses auch zu erwarten war. Ein Unterschied zwischen den randständigen Eschen und den im Bestandesinnern stehenden Bergahorn-Bäumen konnte allerdings nicht festgestellt werden.

5.3 WASSERMANGEL

Reaktionen des Transpirationsstroms auf sinkende Bodenwassergehalte konnten vor allem bei den Bäumen der Eschenteilfläche beobachtet werden (*A11* und Eschen der Flächen I und II). Bei den Bäumen auf der Ahornteilfläche blieb eine solche Reaktion hingegen aus, obwohl die Wassergehalte des Oberbodens ebenfalls deutlich zurückgingen. Offenbar verfügten die Bäume über ausreichende Wasservorräte in tieferen Bodenschichten, so daß sommerliche Trockenperioden ohne Beeinträchtigungen überstanden werden konnten.

Der Transpirationsstrom von *Fraxinus* und *Acer* reagierte sehr verschieden auf Wassermangel. Am augenfälligsten war dabei der massive Anstieg nächtlicher Saffflußraten bei der Esche. Da dieser auch dann auftrat, wenn aufgrund der klimatischen Verhältnisse keine Wasserabgabe an die Atmosphäre zu erwarten war, handelt es sich vermutlich um das Auffüllen stamminterner Wasserspeicher, die bei

starker Transpiration im Laufe des Tages geleert und in der folgenden Nacht durch Wasseraufnahme aus dem Boden wieder aufgefüllt wurden.

Stamminterne Wasserspeicher wurden bei verschiedensten Baumarten gefunden. Bei Untersuchungen an *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) wurden beträchtliche Saftflußraten während der Dunkelperiode gemessen, die mit dem Wiederauffüllen zuvor entleerter Wasserspeicher erklärt wurden (BENYON 1999). Im Gegensatz zu den Beobachtungen an der Esche kam der Saftfluß hier jedoch nach Sonnenuntergang für 2 – 3 h zum Erliegen, bevor die Raten erneut anstiegen. Da zudem eine erhöhte stomatäre Leitfähigkeit und gute atmosphärische Transpirationsbedingungen gemessen wurden, lassen sich bei *Eucalyptus* Transpiration und Auffüllen der Wasserspeicher nicht voneinander trennen. Auch bei den Untersuchungen an *Fraxinus* und *Acer* traten beide Effekte auf, waren aber meist durch den unterschiedlichen Verlauf der dT -Kurve gut zu unterscheiden (Abb. 4.18a). Besonders groß scheint die Bedeutung stamminterner Wasserspeicher bei Nadelbäumen zu sein (ROBERTS 1976, WRONSKY ET AL. 1985, TYREE UND YANG 1990), aber auch bei Laubbäumen konnte mit Hilfe dendrometrischer Untersuchungen die Beteiligung von Speicherwasser an der Transpiration nachgewiesen werden (BACKES 1996). ZWEIFEL ET AL. (2000) kommen in ihren Untersuchungen an *Picea abies* (L.) Karst. zu dem Ergebnis, daß 2 – 15 % (in einer weiteren Studie bis zu 65 %, ZWEIFEL ET AL. 2001) der Transpiration aus internen Wasservorräten gespeist werden. Bei den von BACKES (1996) untersuchten Laubbaumarten (*Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*) lagen die Werte mit 0.1 – 0.7 % deutlich niedriger. Speicherstätten des Wassers stellen dabei offenbar die lebenden Gewebe des Holzkörpers wie Phloem, Kambium und Parenchyme dar (ZWEIFEL ET AL. 2000). Die Bedeutung des stamminternen Wasserspeichers wird im allgemeinen im Zusammenhang mit Wassermangel gesehen (HOLBROOK 1995). Bei *Picea abies* allerdings stellt gespeichertes Wasser einen so festen Bestandteil im diurnalen Transpirationsrhythmus dar, daß ihm im Falle von Wassermangel kaum Bedeutung zukommen dürfte (ZWEIFEL ET AL. 2000). Als Hinweis auf die Ausnutzung interner Wasservorräte wird oft auch eine verzögerte Reaktion des Xylemsaftstroms auf sich verändernde Umweltparameter gedeutet (SCHULZE ET AL. 1985, LOUSTAU ET AL. 1996, BACKES 1996, PHILLIPS ET AL. 1997). So setzte der Saftstrom bei *Betula pendula* und *Pinus sylvestris* bis zu 2.5 h nach Beginn der Lichtperiode ein, weil offenbar zunächst gespeichertes Wasser transpiriert wurde (BACKES 1996). Während der Photoperiode betrug die Verzögerung auf eine Änderung der klimatischen Bedingungen bis zu 70 min bei den untersuchten Laubbaumarten und bis zu 110 min bei *Pinus sylvestris*. Die Änderung der Saftflußrate zu solchen Anlässen fiel überdies oft gering aus (BACKES 1996).

Verzögerungen im Beginn des Transpirationsstroms am Morgen fanden sich auch bei *Fraxinus* und *Acer*. Obwohl sie mit bis zu 2.5 h beträchtlich waren, lassen sie sich vermutlich nicht als Hinweis auf die

Ausnutzung interner Wasserspeicher verstehen. Sie lassen sich wohl eher aus dem ebenfalls verzögerten Anstieg des *VPD* erklären. Wie bereits dargelegt (Kap. 5.2), kam dem Faktor bei beiden Arten besondere Bedeutung zu. Am 25. Jul 99 (Abb. 4.25) beispielsweise erfolgte sein Anstieg erst 3.25 h nach Beginn der Lichtperiode und lag damit später als der Saffflußbeginn. Da die Messung des *VPD* in 2 m Höhe ü. B. erfolgte, kann davon ausgegangen werden, daß im Kronenraum Saffflußbeginn und Anstieg des *VPD* etwa zeitgleich erfolgten. Was die auftretende Verzögerung im Tagesverlauf anbelangt, so waren die Zeiten bei Esche und Bergahorn so kurz, daß auch hier nicht auf eine bedeutende Rolle der stamminternen Speicher als Transpirationspuffer geschlossen werden kann. Änderungen der Saffflußrate in Reaktion auf kurzfristige Änderungen der Klimaparameter im Tagesverlauf fielen jedoch meist gering aus. Eine Verstetigung der Saffflußrate ließe sich dadurch erklären, daß das aus dem Wurzelraum herangeführte Wasser nur zu einem Teil direkt transpiriert wird. Ein anderer Teil würde hingegen zum Auffüllen der zuvor entleerten Speicherstätten dienen. In der Tat weist das gehäufte Auftreten nächtlicher Saffflußraten auch außerhalb der eigentlichen Trockenphasen darauf hin, daß die Transpiration gespeicherten Wassers bei der Esche Teil der Tagesrhythmik ist. Allerdings geht die Leerung der Speicher der Aufnahme aus dem Wurzelraum nicht voraus, sondern Entnahme und Auffüllen der Speichervorräte befinden sich während des Tages in einem dynamischen Gleichgewicht mit wirkungsvoller Abpufferung kurzfristiger Bedarfsspitzen. An Tagen mit optimalen Transpirationsbedingungen kann diese Balance allerdings offenbar in Richtung der Entnahmeseite verschoben werden mit der Folge, daß die abgegebenen Wassermengen erst im Laufe der folgenden Nacht ersetzt werden. Wie bei *Picea* (ZWEIFEL ET AL. 2001) dient das Speicherwasser damit als eine Art Puffer, der es den Bäumen ermöglicht, bei optimalen Photosynthesebedingungen die Stomata trotz unzureichender Wasserzufuhr aus dem Boden geöffnet zu halten. Anders als bei der Fichte kommt den internen Wasservorräten bei der Esche aber gerade auch in Trockenphasen besondere Bedeutung zu. Der Anteil des gespeicherten Wassers am gesamten Transpirationsvolumen eines Tages konnte auf über 20 % steigen. Dann reichten allerdings die nachfolgenden Nächte oft nicht zum Ausgleich der negativen Bilanz aus, und es kam zu einer Kette von Tagen, in denen der Saftstrom nicht zum Erliegen kam (Abb. 4.25). Bei den jungwüchsigen Eschen am gleichen Standort wurden derartige Beobachtungen nicht gemacht (STÖHR UND LÖSCH 2004). Selbst unter fortwährendem Wasserstreß kamen dort die Saffflußraten im Laufe der Nachtstunden zum Erliegen. Darüber hinaus wurden starke Schwankungen der Saffflußraten im Tagesgang in Reaktion auf die Klimavariablen beobachtet. Ein bedeutender Wasserspeicher scheint daher offenbar nur den erwachsenen Bäumen zur Verfügung zu stehen. Auch bei *Acer* scheint ein solcher von eher untergeordneter Bedeutung zu sein. Safffluß während der Nachtstunden kam hier vor allem in Trockenperioden vor, aber die gemessenen Raten waren gering. Der Anteil allerdings, den das Speicherwasser am transpirierten Tagesvolumen hatte, lag

mit Werten von maximal 3 % oberhalb dessen, was bei anderen europäischen Laubbaumarten gefunden wurde (BACKES 1996).

Ein weiterer auffälliger Unterschied zwischen den beiden Arten bestand im diurnalen Kurvenverlauf des Xylemsaftflusses, wie er an Bäumen bei Wassermangel beobachtet werden konnte. Während sich die Tagesgänge beim Bergahorn nur in der Höhe der erreichten Raten von Tagen mit guter Wasserversorgung unterschieden, stiegen die Raten bei der Esche mit Saffflußbeginn am Morgen zunächst stark an, gingen aber bereits im Laufe des Vormittags zurück. Der Rückgang setzte sich dann stetig bis in die Nacht hinein fort.

Bereits bei den Untersuchungen an den Jungeschen waren derartige Kurvenverläufe beobachtet worden (STÖHR UND LÖSCH 2004). Schon damals war vermutet worden, daß sie mit einer ungenügenden Kontrolle der Transpiration durch die Stomata zusammenhängen könnten. Daten zum Gaswechsel der Blätter lagen jedoch nicht vor. Aus Untersuchungen von CARLIER ET AL. 1992 ist allerdings bekannt, daß Eschen ihre Spaltöffnungen bei Wassermangel spätestens zur Mittagszeit schließen. Der Stomataschluß bleibt jedoch unvollständig und verhindert weder eine Fortsetzung der Transpiration noch ein weiteres Absinken des Wasserpotentials. Nach den eigenen Untersuchungen zum Blattgaswechsel kann dies auch für Eschen an einem mitteleuropäischen Standortes bestätigt werden (Abb. 4.53). Auch bei fortschreitender Trockenheit konnten in den Morgenstunden noch verhältnismäßig hohe Blattleitfähigkeiten gemessen werden, während die später am Tag gemessenen Werte deutlich niedriger lagen. Ein auffälliger Rückgang der Leitfähigkeit besonders in den Mittagsstunden („Mittagsdepression“), wie er für einige Mediterrangewächse beobachtet wurde (LÖSCH ET AL. 1982), konnte an den hier untersuchten Arten nicht festgestellt werden. Das Wasserpotential der Eschenblätter sank so bei Fortdauer der Trockenheit weiter ab. Beim Bergahorn hingegen blieben die Stomata bei Wassermangel auch am Morgen weitgehend geschlossen und die Werte des Blattwasserpotentials stabilisierten sich bei -2 MPa. Besonders deutlich werden die Unterschiede zwischen den Arten bei der Auftragung von Transpirationsrate und Stammwasserpotential in Relation zur potentiellen Evapotranspiration (Abb. 4.27, Abb. 4.28). Letztere stellt in dieser Darstellung das Integral aller für den Transpirationsverlauf bedeutenden Klimavariablen dar. Die Kurvenverläufe der erwachsenen Eschen ähneln dabei denen des Jungwuchses (STÖHR UND LÖSCH 2004). Die hohen morgendlichen Saffflußraten treten deutlich hervor, ebenso das allmähliche Absinken des Wasserpotentials. Dabei folgt der Rückgang der Saffflußrate dem absinkenden Wasserpotential in einem Abstand von 45 – 60 min, wie dies auch bei den Jungeschen gefunden wurde. Obwohl die Daten zum Safffluß und zum Blattgaswechsel in verschiedenen Trockenperioden gemessen wurden, liegt der Verdacht nahe, daß die hohen Saffflußraten auf hohe Blattleitfähigkeiten zurückzuführen sind. Beim

Bergahorn hingegen führte vermutlich die rigidere stomatäre Kontrolle zu einer Reduktion der Saffflußraten und stabilisierte auf diese Weise auch das Stammwasserpotential bei -2 MPa (Abb. 4.27). An Jungpflanzen von *Acer* konnte gezeigt werden, daß Bodentrockenheit zur Produktion von Abscisinsäure (*ABA*) in den Wurzeln führt (KHALIL UND GRACE 1993), welche wiederum über einen Transport zu den Blättern eine Einschränkung der stomatären Leitfähigkeit bewirkt. Durch die Anlage als *split-root*-Experiment wurden darüber hinaus niedrige Wasserpotentiale bei den untersuchten Pflanzen vermieden, so daß eine direkte Signalwirkung des Wasserzustands auf die Stomataregulation ausgeschlossen werden konnte. Die Rolle der Abscisinsäure auf die Stomataregulation ist gut dokumentiert (DÖRFFLING UND TIETZ 1985, BEHL UND HARTUNG 1986, HARRIS ET AL. 1988), und auch längerfristige Einschränkungen der stomatären Leitfähigkeit in der Folge von Dürrestreß (*after-effects*) wurden mit der *ABA*-Konzentration in Verbindung gebracht (FISCHER 1970, DÖRFFLING ET AL. 1976). Umstritten ist hingegen ihre Rolle im diurnalen Rhythmus der Stomataöffnung (COMSTOCK 2002). Bei der Untersuchung an den jungen Eschen war darüber spekuliert worden, ob der zeitliche Verzug zwischen dem Absinken des Wasserpotentials und dem Rückgang der Saffflußraten auf ein Signal aus der Wurzel zurückzuführen sein könnte (STÖHR UND LÖSCH 2004). Aufgrund der hohen Saffflußgeschwindigkeiten wäre dies bei den kleinen Bäumen denkbar gewesen. Da jedoch bei den erwachsenen Bäumen das gleiche Zeitintervall auftrat, muß diese Hypothese in Frage gestellt werden. So könnten auch hydraulische Signale die Verbindung zwischen sinkenden Wasserpotentialen und einer Einschränkung der stomatären Leitfähigkeit darstellen (SPERRY ET AL. 2001, COMSTOCK 2002)

Den Pflanzen stehen im Prinzip nur zwei Wege offen, einem Wassermangel zu begegnen: entweder, der Mangel wird vermieden und die Gewebe werden vor einer Entwässerung bewahrt, oder er wird toleriert (LÖSCH 2001). Zur ersten Gruppe gehören z. B. viele Annuelle, Zwiebel- und Rhizomgeophyten, die Trockenperioden entweder in Form von Samen oder als gut vor Wasserverlusten geschützte Gewebe überdauern. Aber auch Pflanzen, die mit voller Belaubung Dürreperioden begegnen, haben Strategien entwickelt, Wasserverluste zu vermeiden. Diese Trockenstreß-vermeidenden (*drought avoiding*) Arten sind oft auch stenohydre im Hinblick auf ihre diurnalen Schwankungen des osmotischen Potentials und des Wasserpotentials und somit isohydre bzw. hydrostabil im Hinblick auf die Wassergehalte von Blättern oder Geweben (LÖSCH 2001). Beide Eigenschaften sind normalerweise miteinander korreliert, so daß stenohydre Arten normalerweise auch gleichzeitig hydrostabil sind. Im englischen Sprachraum wird eine derartige Unterscheidung nicht vorgenommen, sondern lediglich zwischen *isohydric* und *anisohydric* unterschieden. Im weiteren Verlauf des Textes wird daher auch hier nur dieses Begriffspaar verwendet. Isohydre Arten verfügen in erster Linie über Mechanismen, die Transpiration wirkungsvoll zu kontrollieren, und auf diese Weise eine Entwässerung der Gewebe und ein Absinken des Wasserpotentials zu verhindern. Eine besondere Rolle kommt dabei den Stomata zu.

Bei anisohydrischen (hydrolabilen, euryhydrischen), Trockenstress tolerierenden (*drought tolerating*) Arten hingegen ist die stomatische Kontrolle der Transpiration oft nur schwach entwickelt. Entstehenden Wasserverlust und niedrigen Wasserpotentialen wird beispielsweise mit einer Absenkung des osmotischen Potentials der Gewebe oder mit kavitationsresistenteren Gefäßen begegnet. Beide Konstitutionstypen kommen in der mitteleuropäischen Flora oft vergesellschaftet vor. Bei Untersuchungen an einer Heckengemeinschaft konnten *Sambucus nigra* L. und *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. als isohydre, *Corylus avellana* L. und *Sorbus aucuparia* L. hingegen als euryhydre Arten identifiziert werden (LINNENBRINK ET AL. 1992). VOGT UND LÖSCH (1999) und VOGT (2001) bestätigten diese Einschätzung für *Sambucus* und *Sorbus*. Ob auch *Fagus sylvatica* L. und *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. als isohydre bzw. anisohydre Art einzustufen sind, ist dagegen umstritten. Während für die Buche diese Einschätzung möglicherweise zutreffend ist (geringe Schwankungsbreite von Ψ_L , feine stomatische Regulation, BACKES UND LEUSCHNER 2000; Embolieempfindlichkeit des Xylems, MAGNANI UND BORGHETTI 1995), ist die Zuordnung für die Traubeneiche unsicher. BACKES UND LEUSCHNER (2000) ordnen die Art aufgrund der höheren Elastizität der Blattgewebe, der möglicherweise vorhandenen osmotischen Adaptation und der geringen Kavitationsempfindlichkeit der Leitgefäße (BRÉDA et al. 1993a) als Trockenstress-tolerant ein. Die Ergebnisse der Untersuchungen von COCHARD ET AL. (1996) weisen hingegen auf ausgeprägte stomatische Kontrolle der Transpiration hin, so daß das Wasserpotential zwar niedrige Werte annimmt, aber oberhalb der artspezifischen Kavitationsschwelle bleibt (-2.8 MPa), und betrachten *Q. petraea* deshalb als isohydre Art.

Die Zuordnung der miteinander vergesellschafteten *Fraxinus* und *Acer* zu gegensätzliche hydrophysiologischen Konstitutionstypen kann hingegen aufgrund der vorliegenden Ergebnisse als sicher gelten. Bei der anisohydrischen Esche sank das Stammwasserpotential auf Werte unter -3 MPa. Im Vergleich der Blattwasserpotentiale wurden bei *Fraxinus* deutlich niedrigere Werte (-2.6 MPa, LINNENBRINK ET AL. 1992) gefunden als bei *Sorbus*, welche minimale Stammwasserpotentiale von -4.05 MPa erreicht (VOGT UND LÖSCH 1999). Für die Einstufung als anisohydre Art ist der erreichte Minimalwert des Wasserpotentials jedoch nicht entscheidend. So konnten bei *Quercus petraea* auch Werte bis -3.2 MPa erreicht werden (BRÉDA ET AL. 1993b), obgleich hier wohl aufgrund der ausgeprägten stomatischen Kontrolle von einer isohydrischen Art gesprochen werden muß (COCHARD ET AL. 1996). Bedeutender ist hingegen die Tagesamplitude, welche das Wasserpotential zwischen den Predawn-Werten am Morgen und den Tagesminima durchläuft. Bezogen auf das Stammwasserpotential wurden bei *Fraxinus* Tagesamplituden bis 2 MPa gemessen, während bei *Acer* nur etwas über 1 MPa erreicht wurden. LINNENBRINK ET AL. (1992) fand bei der anisohydrischen *Sorbus* Amplituden des Blattwasserpotentials bis 2.1 MPa, während für den isohydrischen *Sambucus* nur 1.1 MPa gemessen wurden.

Stark negative Wasserpotentiale können die Turgeszenz der Gewebe gefährden, wenn der permanente Welkepunkt unterschritten wird. Die Pflanze kann dem entgegenwirken, indem sie im Zellsaft oder in der Vakuole osmotisch wirksame Substanzen akkumuliert. Osmotische Adaptation findet man vor allem bei anisohydrischen Arten. Bei *Fraxinus* sanken die Werte für Π_{TNP} im Laufe der Vegetationsperiode um fast 1 MPa. Die Veränderung lag damit deutlich über dem, was ausschließlich auf eine passive Konzentration von gelösten Substanzen erklärt werden könnte (TYREE UND JARVIS 1982). Der Minimalwert erreichte annähernd den Wert, wie er auch für *Sorbus* wurde beschrieben (-3 MPa, LINNENBRINK ET AL. 1992). Bei *Acer* hingegen konnte nur eine leichte Absenkung von Π_{TNP} beobachtet werden. Der Wert verharrte auf einem relativ niedrigen Niveau, ähnlich wie auch für *Quercus petraea* beschrieben. Bei letzterer war Π_{TNP} mit annähernd -3 MPa allerdings fast doppelt so negativ wie bei *Acer* (BACKES 1996). Bei den von LINNENBRINK ET AL. (1992) untersuchten isohydrischen Arten erreichte das osmotische Potential im Minimum -2.2 MPa.

Die Elastizität von Zellwänden stellt einen weiteren Parameter dar, auf den die Pflanze im Umgang mit Wassermangel Einfluß nehmen kann. Ein hoher Wert des Elastizitätsmodul ϵ signalisiert starre, wenig dehnbare Zellwände. So werden bei Hartlaubgehölzen Werte von 30-40 MPa erreicht, während es bei Sukkulente und weichlaubigen Mesophyten oft nur wenige MPa sind (LÖSCH 2001). Dabei können sowohl eine Versteifung der Zellwände als auch eine größere Elastizität Vorteile beim Umgang mit Wassermangel bieten. Starre Zellwände bewirken, daß bereits eine geringe Wasseraufnahme zu einem starken Anstieg des Turgors führt. Bei Trockenheit verzögern sie eine Wasserabgabe aus dem Zellumen und verhindern eine Blattwelke, weil versteifte Gewebe bei Wasserabgabe kaum schrumpfen können. So kann es bei fortgesetzter Wasserabgabe sogar zu einem negativen Turgor kommen (1 - 2 MPa), der über das entstehende Wasserpotentialgefälle zu einer Verschiebung von Wasser aus anderen Geweben, wie beispielsweise Hydrenchymen, führen kann (SCHULZE ET AL. 2002). Eine größere Elastizität der Gewebe wiederum kann zur Wasserspeicherung dienen, weil ein Einstrom von Wasser in das Zellumen aufgrund des geringeren Wanddrucks erleichtert wird. Eine Abgabe von Wasser unter Trockenstreß hat demnach pro Einheit eine geringere Abnahme des Turgors zur Folge als bei inelastischen Zellwänden und kann daher zu einer fortgesetzten Transpiration und gleichbleibender photosynthetischer Leistung beitragen (BACKES UND LEUSCHNER 2000). *Fraxinus* und *Acer* scheinen auch in diesem Punkt unterschiedliche Strategien zu verfolgen. Im Frühjahr lag ϵ bei beiden Arten unter den Werten, wie sie für saisongrüne Blätter zu erwarten wären (10 - 20 MPa, LARCHER 2001). Im Hochsommer hingegen kommt es bei der Esche zu einem deutlichen Anstieg des Wertes, während beim Bergahorn zum gleichen Zeitpunkt eine Abnahme zu verzeichnen war. Aber auch der von *Fraxinus* erreichte Wert lag deutlich niedriger als die von BACKES UND LEUSCHNER (2000) an *Quercus petraea* (14.6 MPa) und *Fagus sylvatica* (18.8 MPa) gemessenen. Die entgegengesetzten Strategien

von *Fraxinus* und *Acer* auch in Bezug auf die Zellwandelastizität passen gut zu ihrer jeweiligen Zuordnung als anisohydre bzw. isohydre Art. Bei der Esche wirkt eine Versteifung der Zellwände einem Turgorverlust durch die extremen Wasserpotentialschwankungen entgegen. Beim Bergahorn dagegen könnte die Transpiration des in den Blattgeweben gespeicherten Wassers den notwendigen Stomaschluß bei Wassermangel hinauszögern und damit zu einer höheren Photosyntheseleistung beitragen. Die Abhängigkeitsbeziehung zwischen Turgorpotential und ϵ zeigte bei beiden Arten ausschließlich einen Optimumsverlauf (Kurventyp IV, ROBERTS ET AL. 1981). Dies deutet darauf hin, daß mit steigendem Turgor zunächst die Versteifung der Zellwände zunimmt. Bei Überschreiten eines Maximalwerts kommt es bei weiterer Zunahme des Drucks allerdings wieder zu einer größeren Elastizität, wie sie beispielsweise durch eine Lockerung in der Mizellarstruktur hervorgerufen werden könnte (LÖSCH 2001).

Bereits in der Studie an jungwüchsigen Eschen wurde die Bedeutung der Hysteresis diskutiert, die bei der Auftragung von Wasserpotentialdaten in Relation zur Transpiration erkennbar wird (STÖHR UND LÖSCH 2004). Damals wurde eine schwache ausgebildete stomatäre Kontrolle der Transpiration dahinter vermutet. Fortgesetzte Transpiration über die Blattoberfläche bei gleichzeitiger Behinderung der Wasseraufnahme durch die Wurzel in Folge von Trockenheit würde zu einem Absinken des Wasserpotentials führen. Die vorliegenden Untersuchungen zum Blattgaswechsel könnten diese Einschätzung bestätigen. Demzufolge zeigte *Acer* mit seiner effizienten stomatären Kontrolle kaum Hysterese, während bei *Fraxinus* auch bei den erwachsenen Bäumen eine solche beobachtet werden konnten (Abb. 4.26), wobei sich bestätigte, daß die stomatäre Kontrolle bei dieser Art offenbar nur schwach ausgebildet ist. Hysterese wurde ebenfalls von CARLIER ET AL. (1992) für die Eschen eines Gebirgsstandorts gefunden, aber nicht für Bäume, die auf Überschwemmungsflächen wuchsen (BESNARD UND CARLIER 1990). Letztere litten allerdings keinen Wassermangel. In Zeiten guter Wasserversorgung war in ähnlicher Weise auch bei Jungeschen keine Hysterese zu beobachten (STÖHR UND LÖSCH 2004). Nach WULLSCHLEGER ET AL. (1998) hingegen tritt das Phänomen dann auf, wenn neben dem normalen, aus dem Boden aufgenommenen Wasser auch Speicherwasser transpiriert wird. Tatsächlich würde die Transpiration von Speicherwasser sich zunächst nicht in einem Absinken des Wasserpotentials äußern. Der Wert würde vermutlich erst dann substantiell sinken, wenn die vorhandenen Speicher geleert sind. Aus den vorliegenden Ergebnissen könnte auch diese Hypothese unterstützt werden. Ein größerer Wasserspeicher war für die Esche bereits aufgrund des nächtlichen Safflusses vermutet worden (s. o.), während diesem, falls vorhanden, beim Bergahorn kaum Bedeutung zukommt. Allerdings fand NADEZHINA (1992) bei Untersuchungen an Apfelbäumen (*Malus domestica* Borkh. cv. Starcrimson) zwar eine substantiell Beteiligung eines stamminternen Wasserspeichers an der Transpirationsrhythmik, aber keine Hysterese. Die WULLSCHLEGER-Hypothese

kann das Hysteresis-Phänomen bei den Wasserumsatz/-abgabe-Relationen also nicht umfassend interpretieren.

Bei Arten, bei denen sich Wasserpotential und Transpiration linear zueinander verhalten und keine Hysterese auftritt, entspricht die apparente hydraulische Leitfähigkeit der Steigung der Regressionsgeraden (SCHULZE ET AL. 1985). Die Hysterese-Komplikation führte dazu, daß in der vorliegenden Studie auf ein anderes Verfahren, die *single-point*-Methode, zurückgegriffen werden mußte. Der Wert wird dabei aus der Transpirationsrate zum Zeitpunkt des Tagesminimum des Wasserpotentials und der Differenz zwischen Ψ_{PD} und Ψ_{min} gebildet (Gleichung 21). Im Vergleich mit Werten für G_t von bis zu $15 \text{ mmol m}^{-2} \text{ LA s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, wie sie an jungwüchsigen Esche ermittelt wurden (STÖHR UND LÖSCH 2004), lagen die für Altbäume berechneten Maxima um etwa eine Zehnerpotenz niedriger. *A11* und auch *F1* wiesen sowohl in Relation zu den Jungeschen (bis $7.42 \text{ mmol m}^{-2} \text{ LA s}^{-1}$) als auch in Relation zu den anderen untersuchten Bäume niedrige blattflächenbezogene Saftflußraten auf (Tab. 4.10). Die apparente hydraulische Leitfähigkeit, wie sie hier berechnet wurde, beschreibt die hydraulische Leitfähigkeit der Pflanze zwischen Boden und Stamm. Eine Reduktion der Flußrate, wie sie etwa durch Kavitation von Xylemgefäßen (TYREE UND EVERS 1991) oder durch eine dauerhaft reduzierte stomatäre Leitfähigkeit in der Folge von Dürrestreß (FISCHER 1970) bedingt sein kann, würde sich in niedrigeren Werten für G_t nach der Trockenphase ausdrücken. So konnten an den Jungeschen nach einer sommerlichen Wassermangelperiode deutlich niedrigere apparente hydraulische Leitfähigkeiten gefunden werden als vorher (STÖHR UND LÖSCH 2004). Als Ursache dafür wurde dort eine fortdauernde Einschränkung der stomatären Leitfähigkeit vermutet, die niedrigere Saftstromraten zur Folge hatte, als aufgrund der klimatischen Bedingungen zu erwarten gewesen wäre. Bei den vorliegenden Untersuchungen jedoch stiegen die Werte von G_t bei beiden Arten nach der Trockenphase wieder stark an. Auch die in der Folge gemessenen Saftflußraten deuten weder auf massive Emboliebildung noch auf eine dauerhaft eingeschränkte stomatäre Leitfähigkeit hin.

Niedrige Stammwasserpotentiale gefährden die Leitfähigkeit der Xylembahnen. Die dadurch herbeigeführten Vorgänge von Kavitation und Emboliebildung die hydraulische Leitfähigkeit des Sprosses herab und erschweren somit die Versorgung der Blattfläche mit Wasser. Wie Eingangs bereits erläutert, kavitiert ein Gefäß, wenn ein bestimmter Schwellenwert des Stammwasserpotentials unterschritten wird und über eine Tüfpore eine Luftblase aus einem benachbarten, bereits kavitierten Gefäß eingesogen wird. Bei isohydrn Arten wird das Wasserpotential durch stomatäre Kontrolle der Transpiration bei weniger negativen Werten stabilisiert (mit Ausnahme von *Quercus petraea*, BRÉDA ET AL. 1993b). VOGT (2001) belegte mit ihren Untersuchungen an *Sambucus nigra* und *Sorbus aucuparia*, daß solche Sippen kavitationsempfindlicher sind. Die von ihr erstellten akustischen und hydraulischen

Empfindlichkeitskurven zeigten, daß Kavitation beim isohydreren *Sambucus* in einem engen Wertebereich zwischen -1 MPa und -2 MPa auftrat, während bei der anisohydreren *Sorbus aucuparia* erst bei Werten unter -2 MPa eine vermehrte Emboliebildung zu beobachten war und erst bei -6 MPa 100 % Leitfähigkeitsverlust eintrat. Passend dazu traten bei *Sambucus* Stammwasserpotentialwerte nur bis -1.7 MPa auf, während bei der weitgehend kavitationsunempfindlichen *Sorbus* bis zu -4 MPa gemessen wurden. Bei *Acer* und *Fraxinus* konnte kein großer Unterschied in den Kavitationsschwellen festgestellt werden. Aus den Wasserpotentialdaten kann jedoch geschlossen werden, daß die bei *Acer* gemessenen Werte diesen Schwellenbereich niemals unterschritten. Bei *Fraxinus* hingegen lag Ψ_{st} in Trockenphasen im Minimum deutlich unterhalb der kritischen Marke. Damit muß jedoch nicht automatisch ein Leitfähigkeitsverlust verbunden sein. So konnte bei Untersuchungen an *Fraxinus americana* L. und *Acer rubens* Sarg. gezeigt werden, daß am Vortag entstandene Leitfähigkeitsverluste am nächsten Morgen zum größten Teil wieder ausgeglichen waren (ZWENIECKI UND HOLBROOK 1998). Dieses sogenannte *refilling* konnte auch von VOGT (2001) an *Sambucus* beobachtet werden, nicht jedoch an *Sorbus*. Über den zugrunde liegenden Mechanismus herrscht noch weitgehende Unklarheit. Während bei VOGT (2001) offenbar Wasserpotentiale nahe dem Nullwert, wie sie üblicherweise an Regentagen gemessen werden, zur Reparatur kavittierter Gefäße beitrugen, wurde von ZWENIECKI UND HOLBROOK (1998) einem Wasserzstrom aus dem Phloem eine bedeutende Rolle zugesprochen. Für Bergahorn und Esche kann aufgrund der vorliegenden Daten nicht auf ein *refilling* geschlossen werden. Die dazu notwendigen hydraulischen Untersuchungen wurden im Rahmen dieser Studie nicht durchgeführt.

5.4 WURZELN

Der Safffluß im Wurzelsystem wurde an oberflächennahen Wurzeln beider Arten untersucht. Diese stehen besonders mit dem äußeren Xylem und den sonnenexponierten Blättern des Baumes in Verbindung, während die Tiefenwurzeln mit dem inneren Xylem verbunden sind (NADEZHINA UND ČERMÁK 2000, 2003). Den Untersuchungen lag die Hypothese zugrunde, daß sich abnehmende Bodenwassergehalte zuerst auf das Organ der Pflanze auswirken müßten, daß in unmittelbarem Kontakt zum Streßfaktor steht. Veränderungen in Menge und Tagesrhythmik des Saffflusses könnten sich daher als frühe Indikatoren für eine Wassermangelsituation eignen. Für *Acer* traf diese Annahme mit Einschränkungen auch zu (Abb. 4.36). Als Frühindikator eignet sich der Verlauf des Wurzelsaffflusses dennoch kaum, weil der zeitliche Vorlauf, mit dem sich Veränderungen des Saffflusses der Wurzel gegenüber dem Stamm zeigten, mit 1 – 2 Tagen sehr kurz war. Außerdem fiel die Abnahme der Saffflußraten zunächst sehr gering aus, so daß sich nur im Vergleich mit Tagen guter Wasserversorgung ein Unterschied ergab. Bei *Fraxinus* hingegen gingen die Saffflußraten in den

Wurzeln erst zurück, nachdem sich im Stammsaftfluß bereits die für Wasserstreßphasen typischen diurnalen Verläufe mit einem Maximum am Morgen zeigten. Es fiel allerdings auf, daß bei keiner der untersuchten Eschenwurzeln ein deutliches Saftflußmaximum am Morgen gefunden wurde, obwohl sich Stamm- und Wurzelsaftfluß bei normaler Wasserversorgung in ihrer Tagesrhythmik sehr ähnelten. Eine solche Entkopplung ließe sich nur so erklären, daß die sukzessive Entleerung der Stammwasservorräte zum beobachteten stetigen Rückgang der Saftflußraten im Stamm führt, während der Wassertransport in den Wurzeln einer eigenen Rhythmik folgt, an der Speicherwasser nicht beteiligt ist. Das Wasser, das bei geöffneten Stomata am Morgen transpiriert wird, würde über die Wurzeln zunächst nicht oder nur mit einer zeitlichen Verzögerung ersetzt. Die Beteiligung des Speicherwassers könnte demzufolge zu der zeitweisen Entkopplung der beiden Flüsse geführt haben. Da der Bergahorn, wie aus anderen Untersuchungen vermutet, nur über geringe interne Wasserreserven verfügt bzw. diese kaum zur Transpiration einsetzt, verliefen hier Stamm- und Wurzelsaftfluß weitgehend in Phase.

Die Messungen zeigten auch die Grenzen der eingesetzten Meßmethodik auf. Gemäß der zugrunde liegenden Theorie können sehr geringe Saftflußraten mit dem Dynagage®-System nicht gemessen werden. Der Grund liegt darin, daß unter diesen Bedingungen die Temperaturdifferenz zwischen den Thermoelementringen oberhalb und unterhalb der beheizten Zone ($\Delta T_B - \Delta T_A$) geringer wird und Null anstrebt. Gl. 18 ist für diesen Fall jedoch nicht definiert. Interne Filter sorgen daher dafür, daß bestimmte Grenzwerte nicht unterschritten werden. Gerade bei Messungen an Wurzeln sind aber auch geringe Raten von Interesse, wie sie zum Beispiel in der Dunkelperiode zur Auffüllung tagsüber entleerter, stamminterner Wasserspeicher erwartet werden. Auch Messungen von *reverse flow* (HULTINE ET AL. 2003ab, SMITH ET AL. 1999; s.a. Kap. 5.1) ist mit dem System, wie es hier verwendet wurde, nicht möglich. Zur Untersuchung an Wurzeln wurden daher oft andere Meßsysteme verwendet. So können mit der auf der Hitzpulstechnik basierenden *heat-ratio*-Methode (BURGESS ET AL. 1998, 2000ab, HULTINE ET AL. 2003ab) auch geringe Saftflußraten und auch, weil das System richtungslos funktioniert, *reverse flow* gemessen werden. Auch GREEN UND CLOTHIER (1988, 1999) verwendeten einen auf der Hitzpulstechnik basierenden Ansatz (*compensation heat pulse method*). Auch das Graniersystem kann nach Ergänzung weiterer Referenzsensoren zur bidirektionalen Messung eingesetzt werden (BROOKS ET AL. 2002). Durch Variation des experimentellen Ansatzes ließ sich *reverse flow* auch mit einer Saftflußmanschette entsprechend der hier verwendeten zeigen (SAKURATANI ET AL. 1999). CONERS UND LEUSCHNER (2002) kalibrierten eine auf dieser Technik basierende Miniaturmanschette für niedrige Saftflußraten. Eine bidirektionale Verwendbarkeit des Systems wurde dort jedoch nicht diskutiert.

Zum Xylemsaftfluß in Wurzeln liegen bislang nur wenige Studien vor, obwohl es sich um einen der Schlüsselprozesse im Rahmen der Waldhydrologie handelt (CONERS UND LEUSCHNER 2002). Der

Parameter entspricht der Wassermenge, die einem Baum tatsächlich zur Verfügung steht. Ein wesentlicher Grund für die Zurückhaltung gegenüber solchen Untersuchungen liegt in der Unzugänglichkeit des Wurzelraums, die *in situ* Messungen erschwert. Laborexperimente an isolierten Wurzeln (MCFALL ET AL. 1991) gelten als nicht repräsentativ, weil die Mycorrhizierung fehlt und auch die Konkurrenz der Wurzeln untereinander um Wasser und Ressourcen unberücksichtigt bleibt (CONERS UND LEUSCHNER 2002). Die meisten Untersuchungen wurden bislang an verschiedenen Pflanzenarten aus Trockengebieten durchgeführt. Hier kann das Wurzelsystem dazu beitragen, Wasser aus tieferen Bodenschichten heraufzuholen und, aufgrund eines Wasserpotentialgefälles zwischen Pflanze und Boden, an die oberen Bodenschichten abgeben (*hydraulic lift*, RICHARDS UND CALDWELL 1987, CALDWELL UND RICHARDS 1989, DAWSON 1993, 1996). Die dabei gemessenen Raten waren allerdings niedrig. So lag der Xylemsaftfluß in den Wurzeln von *Juglans major* Torr. mit Raten bis $0.028 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ um das 24-fache bzw. 43-fache unter dem Maximalwert, wie er an *Fraxinus* und *Acer* gemessen wurde (HULTINE ET AL. 2003b). Bei einem direkten Vergleich der Raten muß allerdings der Durchmesser der Wurzeln, an denen gemessen wurde, berücksichtigt werden. Bei Esche und Bergahorn wurden die höchsten, auf die Querschnittsfläche bezogenen, Raten an Wurzeln geringen Durchmessers erzielt. In der Studie an *Juglans* betrug der Wurzeldurchmesser 6.7 cm und übertraf damit die Querschnittsfläche der in der vorliegenden Studie untersuchten Bäume um das 220-fache. Möglicherweise geht bei älteren Wurzeln der Anteil des leitenden Gewebes zugunsten des nicht-leitenden zurück. An Wurzeln von *Malus domestica* Borkh. 'Splendour' mit der 4-fachen Querschnittsfläche der größeren Eschen- bzw. Bergahornwurzeln wurden mit $2.88 \text{ g mm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ bereits vergleichbare Tagessummen erzielt (GREEN UND CLOTHIER 1999). Messungen an Wurzeln mit dem gleichen Durchmesser wie in der vorliegenden Studie (5 mm) wurden z. B. an der tropischen Baumart *Eucalyptus saligna* Smith durchgeführt (SENOCK UND LEUSCHNER 1999). Die stündlichen Raten lagen dort mit maximal $3.31 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ deutlich höher als die vom Bergahorn erzielten und auch die erzielten Tagessummen lagen mit $33 - 35 \text{ g mm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ darüber. In der einzigen derzeit bekannten Studie zum Safffluß in den Wurzeln einer europäischen Baumart fanden CONERS UND LEUSCHNER (2002) an den Grobwurzeln (Durchmesser 3 – 4 mm) von *Fagus sylvatica* Raten bis $1.13 \text{ g mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, Wasserdurchsätze, die damit annähernd die am Bergahorn gemessenen Werte erreichten.

5.5 MODELL

Der Xylemsaftfluß wird gleichzeitig von einer Reihe von Umweltvariablen (Strahlung, *VPD*, Temperatur, Wasserverfügbarkeit) und pflanzenspezifischen Parametern (z.B. Stomataverhalten, Grenzschichtwiderstand, hydraulische Leitfähigkeit des Xylems) beeinflusst. Die Entwicklung eines vollständig mechanistischen Modells der Transpiration fällt daher schwer, zumal die genannten

Variablen oft nicht unabhängig sind, sondern auch miteinander interagieren (LÖSCH UND TENHUNEN 1981). Modellierungen erfolgen daher typischerweise auf der Basis von empirisch erhobenen Daten. Man unterscheidet dabei zwischen *bottom-up*- und *top-down*-Ansätzen. *Bottom-up*-Ansätzen liegt dabei eine analytisch gewonnene Datenbasis des betreffenden Prozesses zugrunde. Diese Meßwerte beziehen sich jedoch auf ein niedrigeres Integrationsniveau und eine kürzere Zeitspanne als die Voraussagen, die schließlich aus dem Modell abgeleitet werden. Gute Beispiele sind hier die für die Land- und Forstwirtschaft entwickelten Modelle zur Ertragsabschätzung (DUNCAN ET AL. 1967, WAGGONER ET AL. 1969, THORNLEY 1991, TRAMBOUZE UND VOLTZ 2001). Die zugrunde liegenden Daten physiologischer Prozesse wie Photosynthese und Transpiration wurden dabei zumeist auf Blattebene erhoben und für den Bestand hochgerechnet. Bei *Top-down*-Modellen hingegen reduziert sich die Datenbasis auf die experimentell belegte korrelative Beziehung des betrachteten Prozesses mit einer entscheidenden Variablen, aus deren Verlauf Modellvoraussagen abgeleitet werden. Beispiele hierfür sind das Transpirationsmodell von PRIESTLEY UND TAYLOR (1972) einerseits und die PENMAN-MONTEITH-Gleichung (PENMAN 1948, MONTEITH 1965, 1981) andererseits. Beide Ansätze basieren auf atmosphärischen Energie- und Wasserdampfaustauschprozessen, wobei ersteres gänzlich auf die Einbeziehung pflanzenspezifischer Variablen verzichtet, während im PENMAN-MONTEITH-Ansatz die Rolle der Stomata im Transpirationsprozeß in Gestalt der Bestandesleitfähigkeit berücksichtigt wird. Die PENMAN-MONTEITH-Gleichung stellt eine vergleichsweise einfache lineare Beziehung zwischen der Kronentranspiration und dem Energieaustausch mit der Atmosphäre her (LÖSCH 1994). Komplexere Modelle nutzen nicht-lineare Beziehungen (PAW U UND GAO 1988). *Bottom-up*-Modelle ermöglichen aufgrund der prozeßbasierten Routinen auch Aussagen über die Konsequenzen des globalen Klimawandels, aber die Parametrisierung der Funktionen benötigt Zeit und Rechnerleistung, insbesondere dann, wenn es sich statt einer agrarischen Monokultur um eine natürliche Vegetationseinheit von höherer Komplexität handelt (JARVIS 1993). *Top-down*-Ansätze wiederum ermöglichen zwar umgehende Voraussagen. Diese können sich jedoch definitionsgemäß nur in dem vorgegebenen Modellrahmen bewegen und kommen daher nicht für eine Beurteilung darüber hinaus gehender Situationen, wie z. B. des Klimawandels, in Betracht. JARVIS (1993) empfiehlt daher eine Kombination beider Ansätze. In jüngerer Zeit entwickelte Transpirationsmodelle basieren daher oft auf der PENMAN-MONTEITH-Gleichung, enthalten aber Stomataregulationsmodule analog zur Vorgehensweise von JARVIS (1976), deren Funktionen auf der Grundlage von Meßdaten ermittelt wurden (BOSVELD UND BOUTEN 2001, DEKKER ET AL. 2001b, ASCHAN 1997). Komplexere Modelle verschränken ein solches Modell der Kronenleitfähigkeit mit einen hydrologischen Ansatz, wodurch auch das vorhandene Wasserreservoir und die hydraulische Leitfähigkeit des Xylems mit einbezogen wird (LHOMME ET AL. 2001). JENSEN ET AL. (1993) integrierten so die Wasseraufnahme über die

Wurzeloberfläche und interne Wasserspeicher mit in das von ihnen genutzte Modell zum Wasserumsatz von Gerste. BERNIER ET AL. 2002 modellierten die Transpiration eines *Acer saccharum* Marsh.-Bestandes mit einem Modell auf Basis des waldinternen Strahlungsregimes und des thermischen Gleichgewichts der Blätter und nutzten die PENMAN-MONTEITH-Gleichung lediglich zur Feinabstimmung. DEKKER ET AL. (2001a) weisen darauf hin, daß Voraussagen mit Transpirationsmodellen präzise gemessene und voneinander unabhängige Parameter verlangen, wie sie aber selten gegeben sind. Artificielle neuronale Netzwerke können dazu beitragen, entsprechende Variablen zu finden, um die Genauigkeit der Modellaussagen zu verbessern (DEKKER ET AL. 2001b).

Das in vorliegender Untersuchung verwendete Modell folgt einem *bottom-up*-Ansatz. Es wurde erstmals zur Interpretation von Saffflußdaten bei Jungeschen entwickelt (STÖHR UND LÖSCH 2004). Es geht in seinem methodischen Ansatz auf die Konzeption von JARVIS (1976) zurück. BUSCH (2000) wählte ebenfalls diesen Ansatz bei seinen Studien an einem *Carex*-Bestand, modellierte jedoch nur die stomatäre Leitfähigkeit und verwendete das Ergebnis als Leitfähigkeitsvariable in der allgemeinen Flußgleichung. Bei der Studie an Jungeschen wurde, ebenso wie in der vorliegenden Arbeit, eine direkte Modellierung der Transpiration in Form der aktuellen Saffflußraten versucht. Die in das Modell eingehenden Umweltvariablen waren in beiden Studien gleich. Allerdings wurde das Stammwasserpotential durch den Wassergehalt des Oberbodens ersetzt, um die Modellberechnungen ausschließlich auf abiotische Parameter zu gründen.

Bei normaler Wasserversorgung konnte das Modell bei beiden Arten den Saffflußverlauf gut wiedergeben (Abb. 4.52). Die Korrelationskoeffizienten liegen jedoch insgesamt niedriger als bei der Untersuchung an den Jungeschen. Während bei jenen nur bis max. 5 m hohen Bäumen die Änderungen der Umweltvariablen auch eine ebenso deutliche Änderung der Saffflußraten nach sich zogen, die das Modell gut abbilden konnte, fällt die Reaktion des Xylemsaffflusses bei den erwachsenen Bäumen gedämpft aus. Die Ursache könnte in der Beteiligung von Speicherwasser an der Transpiration zu suchen sein. Wie bereits aus den nächtlichen Saffflußraten gefolgert, verfügt vor allem die Esche über einen solchen stamminternen Wasservorrat. Beim Bergahorn ist die Dämpfung jedoch ebenfalls zu beobachten, obwohl hier eine Beteiligung von gespeichertem Wasser wohl nur in geringem Umfang stattfindet. Eine Abschwächung der Reaktion könnte allerdings auch auf die im Vergleich zu den jungen Bäumen ungleich höhere Komplexität des Kronenraums zurückzuführen sein, wo nur ein Teil der Belaubung den sich ändernden Umweltbedingungen direkt ausgesetzt ist. Bei den Jungeschen hingegen konnte aufgrund des geringen Kronenvolumens und der lockeren Strukturierung von weitgehend homogenen Verhältnissen ausgegangen werden. Diese Unterschiede in der Sensivität gegenüber kurzfristigen mesoklimatischen Veränderungen unterstreicht die Bedeutung der

strukturbedingten stärkeren oder schwächeren Entkopplung des Laubgaswechsels von den aktuellen atmosphärischen Bedingungen und somit die Wichtigkeit des Ω -Faktors (JARVIS UND MCNAUGHTON 1986).

In Trockenphasen erweist sich das Modell besonders in der Anwendung auf *Fraxinus* als weitgehend untauglich (Abb. 4.52). Das Auftreten nächtlicher Saffflußraten wurde in der Modellkonstruktion an das *VPD* geknüpft, was sich bei der Anwendung an den Jungeschen auch als ausreichend erwies. Bei den erwachsenen Bäumen hingegen hat dies wohl vor allem Bedeutung, wenn die während der Lichtperiode geleerten Wasserspeicher wieder aufgefüllt werden. Für diesen Fall müßte das Modell in weiteren Studien um ein Submodell erweitert werden, das die Größe dieses Vorrats beschreibt sowie die Dynamik von Entnahme und Wiederauffüllen.

Die Verwendung des Bodenwassergehalts als Eingangsparameter in die Modellberechnungen konnte auch den diurnalen Verlauf der Saffflußkurve der Eschen bei Wassermangel nicht beschreiben. Hier erwies sich das Stammwasserpotential, wie es in der Untersuchung an den jungen Bäumen verwendet wurde, als weitaus geeignetere Größe. Der Kurvenverlauf ließ sich hier gut deuten. Bei geöffneten Stomata am Morgen beginnt die Transpiration, und die Saffflußrate steigt. Da aus dem Boden nur wenig Wasser nachgeführt werden kann, die Stomata aber nur zögernd schließen, werden die stamminternen Wasservorräte transpiriert, und nachfolgend sinkt das Stammwasserpotential. Dies würde die gute Korrelation zwischen der Saffflußrate und dem abfallenden Wasserpotential erklären. Bei den Jungeschen wurde jedoch ein bedeutender Stammwasserspeicher ausgeschlossen. Aufgrund der niedrigen Stammwasserpotentiale am Nachmittag und der deutlichen Erholung der Werte während der Nacht war jedoch hier vermutet worden, daß der nächtliche Safffluß aufgrund der Meßmethodik nicht erfaßt werden konnte.

Beim Bergahorn erweist sich der Bodenwassergehalt als ein im Prinzip geeigneter Parameter, einen trockenheitsbedingten Rückgang der Saffflußraten zu simulieren (Abb. 4.52). Der Kurvenverlauf des Transpirationsstroms weist beim Bergahorn auch weiterhin Reaktionen auf Änderungen der Klimavariablen auf, aber die erreichten Maximalwerte gehen zurück. Am Beispiel des isoliert am Bestandesrand wachsenden *A11* zeigt sich, daß der vom Modell prognostizierte Rückgang gegenüber den gemessenen Werten zu deutlich ausfällt. Für den Bergahornbestand auf der alten Bahntrasse (Fläche III) wies der Bodenfeuchteparameter jedoch keine Korrelation mit der Saffflußrate auf. Trotz sinkender Wassergehalte des Oberbodens gingen dort die Umsatzraten kaum zurück. Die Bäume verfügten offenbar über einen Zugang zu Wasservorräten in tieferen Bodenschichten, die innerhalb der Trockenphasen, wie sie im Meßzeitraum auftraten, nicht ausgeschöpft wurden. Das Modell

berücksichtigt solche Wasserreservoirs in seiner bisherigen Form nicht. Aus der Abweichung zwischen Modellberechnungen und Meßdaten kann jedoch indirekt auf ihr Vorhandensein geschlossen werden.

Das Auftreten nächtlicher Saffflußraten bei der Esche führte auch zum beobachteten Versatz der Wertewolken bei der Auftragung von Meßdaten in Relation zu modellierten Werten im Jahr 1999 (Abb. 4.45). Bei einer entsprechenden Auftragung der Tagessummen kam es hingegen nur zu leichten Verschiebungen (Abb. 4.47). In Trockenphasen glichen sich hier vermutlich die Überschätzungen des Saffflusses durch das Modell während der Lichtphase und der gemessene Safffluß während der Nacht zum Teil aus. Insgesamt bleibt jedoch festzustellen, daß beim Bergahorn sowohl die Modellierung der Saffflußraten auf Stunden- als auch auf Tagesbasis wesentlich besser mit den Meßwerten übereinstimmte als bei der Esche und eine insgesamt gute Prognose ermöglichte. Dies gilt besonders für das Jahr 1999. Bei der Anwendung des gleichen Modellansatzes im folgenden Jahr kam es jedoch zu einer Verschlechterung in der Übereinstimmung. Sie trat bei beiden Arten auf, war jedoch bei *Fraxinus* deutlich ausgeprägter. Auch STEWART (1988) stellte bei Untersuchungen an einem Mischbestand von *Pinus sylvestris* und *Pinus nigra* var. *maritima* (Ait.) Melv. fest, daß ein auf Basis eines geteilten Datensatzes entwickeltes Modell zur Bestandesleitfähigkeit für die in der gleichen Saison erhobene andere Datensatzhälfte gut funktionierte, beim Vergleich mit Meßdaten aus den Vorjahren jedoch deutliche Abweichungen auftraten. Als Ursachen wurden entweder ein bislang nicht integrierter, aber wichtiger Faktor, oder die Änderung der Abhängigkeitsbeziehungen zwischen der Bestandesleitfähigkeit und den bereits integrierten Klimavariablen von Jahr zu Jahr vermutet. Als weitere, auch im eigenen Modell nicht berücksichtigte Klimafaktoren kämen etwa die Windrichtung und die Windgeschwindigkeit in Betracht. In den Untersuchungen von DEKKER ET AL. (2001b) führte die Integration dieser Parameter zu einer Optimierung des Modells. Nicht berücksichtigte, aber wichtige Klimagrößen hätten jedoch bereits im ersten Jahr zu einem schlechten Abschneiden des Modells gegenüber den Meßdaten führen sollen, zumal ein Parameter wie die Windgeschwindigkeit im Klimageschehen Mitteleuropas keine ausgeprägten und über mehrere Jahre reichenden Zyklen aufweist. Eine veränderte Beziehung zwischen Transpiration und Klimafaktoren hingegen kann nicht ausgeschlossen werden. Die Einhüllenden-Funktionen (Abb. 4.43) reflektieren nicht zuletzt die Reaktion der Stomata auf Umweltparameter. Vorstellbar wäre z. B. eine Veränderung dieser Beziehungen durch den im Frühjahr 2000 bereits während der Austriebsphase auftretenden Wasserstreß. Wahrscheinlicher ist hingegen, daß die Abweichungen durch die Variabilität auf der Meßdatenseite verursacht wurde. Wie bereits zuvor erörtert, war diese beim Bergahorn gering. Bei der Esche hingegen wurden deutliche Schwankungen in Maxima und Mittelwerten des Saffflusses von Saison zu Saison beobachtet.

Die Eignung des Modells zur Prognostizierung der Bestandestranspiration muß daher eingeschränkt werden. Für die Esche eignet es sich in der vorliegenden Form nicht, da der stamminterne Wasserspeicher bislang keine Berücksichtigung findet. Bei dieser Art müßten darüber hinaus Untersuchungen vorgenommen werden, um den Xylemsaftfluß und seine Variabilität mit größerer Genauigkeit zu messen, als es mit den im Rahmen dieser Untersuchungen zur Verfügung stehenden Methoden möglich war. Beim Bergahorn hingegen konnte auch im Jahr 2000 trotz einer breiteren Streuung der Werte eine befriedigende Übereinstimmung zwischen Modell und Meßdaten erzielt werden. Es bleibt jedoch zu berücksichtigen, daß die sich die maximale Saffflußrate, auf der das Modell basiert, nur mit größeren Ungenauigkeiten aus Größen wie der *BA* ermitteln läßt (Abb. 4.22). Eine Übertragung des Modells auf andere Bestände würde daher auf jeden Fall eine vorhergehende Anpassung und Sensitivitätsprüfung mit vor Ort erhobenen Meßdaten erfordern.

5.6 BESTANDESTRANSPIRATION

Grundlage für die Berechnung der Bestandestranspiration waren die für die Bäume auf den Meßflächen erhobenen Saffflußdaten. Die großen Schwankungen, wie sie bei der Messung der Saffflußgeschwindigkeiten vor allem bei den untersuchten Eschen im Untersuchungszeitraum auftraten, spiegeln sich daher auch in den berechneten Transpirationssummen wieder. Besonders deutlich wird dies am Beispiel von Fläche I. Hier überstieg die Bestandestranspiration im Jahr 1999 die potentielle Evaporation deutlich. Wo ein Verhältnis von E/E_0 unter 1 erwartet wurde, lag der Wert hier bei 1.68. Die Hauptursache lag in überaus hohen Saffflußrate von *F2* (s.a. Kap. 5.2). Mit annähernd doppelt so hohen Werten wie Bäume vergleichbarer *DBH* gingen die Raten von *F2* faktisch als ein zusätzliches Individuum in die Berechnungen dieser Fläche ein. Im Jahr 2000, wo auch an *F2* entsprechend niedrigere Raten gemessen wurden, erniedrigte sich so auch die Bestandestranspiration auf dieser Fläche. Das E/E_0 -Verhältnis lag jedoch immer noch etwas über 1. Ein Teil dieser Variabilität läßt sich auf die Messung des Transpirationsstroms mit nur jeweils einem Sensor pro Baum zurückführen.

In Relation von Bestandestranspiration und potentieller Evapotranspiration ergab sich nur für die Bergahornfläche (Fläche III) eine lineare Beziehung. Auf den untersuchten Eschenflächen hingegen nahm die Steigung der Transpiration mit steigender E_0 ab. Ein ähnliches Verhalten wurde von BRÉDA ET AL (1995) an *Quercus-petraea*-Beständen beobachtet. Hohe Werte für E_0 gehen oft mit Wassermangel der Bäume einher, was vor allem bei *Fraxinus* zu einem deutlichen Rückgang der Saffflußraten führte. Wie an *A11* gezeigt werden konnte, reagierte aber auch *Acer* mit deutlich sinkenden Raten auf Dürrestreß. Die enge Korrelation zwischen Transpiration und potentieller Evapotranspiration von Fläche III auch unter extremen Bedingungen evaporativen Bedarfs zeigt daher, daß die Bäume dort keinen mit

Tab. 5.2: Tagesmaximum und –mittelwert (in Klammern) der Bestandstranspiration (E) und der potentiellen Evaporation (E_0), sowie die ermittelten Summen über den Meßzeitraum (Datum). Gemäß Literaturangaben. * s. Text

Art	Alter [a]	Höhe [m]	max. (Mittel) pro Tag		Summe Meßzeitraum		E/E ₀	Referenz
			E [mm]	E ₀ [mm]	E [mm]	E ₀ [mm]		
Europa								
<i>Fraxinus excelsior</i> (Fläche II, 1999)	26-38	ca. 30	5.06 (2.49)	6.13	267	294	0.91*	eigene Angaben (04 Jun – 31 Okt)
<i>Acer pseudoplatanus</i> (Fläche III, 1999)	38-42	ca. 30	4.57* (1.76)	5.27	187	253	0.77	eigene Angaben (04 Jun – 31 Okt)
<i>B. pendula</i> – <i>P.sylvestris</i> Solling, D	25-30	10-13	5.17 (2.32)	-	321	-	-	BACKES (1996) (15 Mai – 30 Sep)
<i>Fagus sylvatica</i> Solingen, D	80-120	28	(2.65)	(2.86)	408	438	0.80	ASCHAN (1997) (ganzjährig)
<i>F. sylvatica</i> - <i>Q. petraea</i> Solling, D	97-200	25-28	6.40 (2.50)	-	345	-	-	BACKES (1996) (15 Mai – 30 Sep)
<i>Picea abies</i> Fichtelgebirge, D	40	15-18	2.8	-	171	-	-	ALSHEIMER ET AL. (1998) (15 Apr – 15 Nov)
<i>Picea abies</i> Fichtelgebirge, D	140	37	1.9	-	109	-	-	ALSHEIMER ET AL. (1998) (15 Apr – 15 Nov)
<i>Quercus petraea</i> Champenoux, F	43	-	3.0	7.7	-	-	0.5	BRÉDA ET AL. (1995) (1992 – 1993)
Andere Verbreitung								
<i>Casuarina cunninghamiana</i> Queensland, AUS	-	-	(1.02)	-	372	-	-	MORRIS UND COLLOPY (1999) (Sommer 1995-96, 267 Meßtage)
<i>Eucalyptus regnans</i> Yarra Ranges NP, AUS	-	44-65	3.5 (1.9)	-	95	-	-	VERTESSY ET AL. (1997) (24 Jan – 15 Mär)
<i>Eucalyptus nitens</i> Creekton, Victoria, AUS	8	-	4.0 (2.6)	-	218	-	-	MEDHURST ET AL. (2002) (Sommer 1997-98, 90 Meßtage)
<i>Fagus crenata</i> Mt. Fuji, JAP	-	-	(2.5)	-	-	-	-	KAKUBARI U. HOSOKAWA (1992) (August)

den Bäumen auf der Eschenteilfläche vergleichbaren Wassermangel erfuhren. Die Resultate unterstreichen deutlich die Bindung der Wasserabgabe der Bestände an die Evaporationsbedingungen, solange der Nachschub an Wasser nicht limitiert ist. Zur Entkopplung von aktueller und potentieller Evapotranspiration kommt es hingegen, wenn die verfügbaren Wasserreserven im System angegriffen

werden. Langzeituntersuchen eines Buchenwaldes im Solling zeigten, daß mindestens sieben Jahre nötig waren, um zu einer ausgeglichenen Bilanz von Wassereintrag (Niederschlag) und -austrag (Evapotranspiration) zu gelangen (ELLENBERG ET AL. 1986).

Zum Vergleich der eigenen Messungen mit Literaturwerten wurden die Daten der Flächen II und III für das Jahr 1999 herangezogen (Tab. 5.2). Der Berechnung von E/E_0 für die Eschenfläche lagen dabei die gemessenen Summen über den Meßzeitraum zugrunde. Für Fläche III hingegen wurde die Steigung der Ausgleichsgeraden verwendet (Abb. 4.41). Ebenfalls aus den Summenwerten berechnet, läge der Wert etwas niedriger (0.74). Im Vergleich der maximal erreichten Tagessummen liegen die gemessenen Werte auf ähnlicher Höhe wie sie von BACKES (1996) für einen Mischwaldbestand aus Birken und Kiefern gefunden wurden, blieb aber deutlich unter den Werten eines Buchen-Eichenbestands. Sie lagen deutlich über den Angaben für Nadelwaldbestände (ALSHEIMER ET AL. 1998) oder auch über dem, was an Arten mit außereuropäischer Verbreitung gemessen wurde. Im Vergleich der Tagesmittelwerte allerdings blieb vor allem der Bergahornbestand unterhalb der Werte, wie sie für andere Laubwaldarten gefunden wurden. Den in Tab. 5.2 zusammengestellten Literaturbeispielen liegen dabei unterschiedliche Herangehensweisen zugrunde. Während den Angaben von ASCHAN (1997) und KAKUBARI UND HOSOKAWA (1992) auf Hochrechnungen aus Gaswechselfeldaten beruhen, die im einen Fall mit der PENMAN-MONTEITH-Gleichung, im anderen Fall auf Basis eines Computermodells auf Bestandesebene hochgerechnet wurden, basieren die anderen Werte auf Saftflußdaten, die mit verschiedenen Methoden gemessen wurden und unterschiedliche Stichprobengrößen umfaßten. Hochrechnungen erfolgten dann meist auf Basis des *LAI*.

Die vorliegende Studie zum Wasserhaushalt von *F. excelsior* und *A. pseudoplatanus* zeigt, daß auch bei der Betrachtung dieses Aspektes der Pflanzenökologie die Komplexität einer natürlich gewachsenen Lebensgemeinschaft beachtet werden muß. Im Gegensatz zu den weitgehend homogenen Verhältnissen, wie man sie bei monotypischen Forsten häufig findet, ergeben sich hier Unterschiede im Transpirationsverhalten je nach Artzugehörigkeit, Größe und Exposition der Individuen. Auch eine kleinräumige Variabilität der Standortverhältnisse wie beispielsweise der Wasserverfügbarkeit tragen zur Heterogenität bei. Der Einsatz mikrometeorologischer Verfahren verbietet sich unter diesen Umständen, da ihre Anwendung eine Gleichförmigkeit des untersuchten Bestandes voraussetzt. Mit Xylemsaftflußmessungen hingegen, durchgeführt an einer Reihe von Individuen beider Arten, war es möglich, die Unterschiede im Transpirationsverhalten zu erkennen und bei weiteren Analysen zu berücksichtigen. Ein solcher Ansatz scheint daher geeignet, das vorhandene Wissen über den Wasserhaushalt von Wäldern, das sich bislang vorwiegend auf forstliche Bestände beschränkt, zu erweitern.

6 Zusammenfassung

1. Beim zerstreutporigen *A. pseudoplatanus* führten Granier- und Dynagage®-Saffflußmessung zu ähnlichen Resultaten. Bei der ringporigen *F. excelsior* hingegen lagen die mit der Graniermethode ermittelten Werte deutlich niedriger als die der Vergleichsmessung. Für diese Art wurde daher mit einer Kalibrierung auf Basis des von CLEARWATER ET AL. (1999) publizierten Ansatzes gearbeitet. Dennoch blieben die Messungen an der Esche mit Unsicherheiten behaftet. Für künftige Studien an ringporigen Baumarten wird daher die Verwendung eines auf *heat balance* beruhenden Systems zur Saffflußmessung empfohlen.
2. Bei vergleichbaren Stammdurchmessern, aber großen Unterschieden in der Kronenprojektionsfläche und der kalkulierten Blattfläche, erreichte *Fraxinus* mehr als doppelt so hohe maximale Saffflußraten wie *Acer* (55.2 zu 24.8 kg h⁻¹). In Bezug auf die erreichten Tagessummen wurde an der Esche (588 kg d⁻¹) sogar ein 3.6-fach höherer Wert gemessen als am Bergahorn (162 kg d⁻¹). Auch blattflächenbezogen ergaben sich für *Fraxinus* deutlich höhere maximale Transpirationsraten als für *Acer* (5.04 zu 2.71 mmol m⁻² LA s⁻¹), wie sie in ähnlicher Größenordnung auch bei Untersuchungen zum Gaswechsel sonnenexponierter Blätter gefunden wurden. Bei Betrachtung der Mittelwerte verschwanden die Unterschiede jedoch weitgehend. Grundflächenbezogen liegt kein eindeutiges Ergebnis vor. Während Fläche II (*Fraxinus*) ähnliche Werte wie Fläche III (*Acer*) aufwies, lag Fläche I (*Fraxinus*) besonders im Jahr 1999 deutlich darüber. Dies konnte jedoch zum Teil auf den Einfluß der extrem hohen Saffflußraten von F2 zurückgeführt werden.
3. In der unbelaubten Phase betrug die gemessenen Saffflußraten der untersuchten Arten im Maximum 10 – 15 % der Werte, wie sie bei voller Belaubung gemessen wurden. Bei *Acer* konnten jedoch am Beispiel von A4 an Tagen, die auf Frostereignissen folgten, Werte bis zu 36 % (stündliche Rate) bzw. 17 % (Tagessumme) gemessen werden. Sie lagen um das 5- bzw. 7-fache höher als die an normalen Wintertagen an diesem Baum gemessenen Werte. Das Phänomen wurde mit dem Auftreten von Stammdruck erklärt, der bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt aufgebaut wird.
4. In Dürreperioden konnte bei *Fraxinus* eine deutliche Veränderung im diurnalen Verlauf des Saffflusses beobachtet werden. Einem Maximalwert am Morgen folgte ein stetiger Rückgang der Raten über den Tag hinweg. Blattgaswechsel-Messungen konnten belegen, daß die stomatäre Leitfähigkeit auch bei fortdauernder Trockenheit noch ein morgendliches Maximum aufwies. Bei *Acer* hingegen blieben die Stomata bei Wassermangel fast vollständig

- geschlossen, was vermutlich zu dem beobachteten deutlichen Rückgang der Saftflußraten in Trockenphasen beitrug. Sowohl Blatt- als auch Stammwasserpotentialwerte unterschritten dabei kaum die Grenze von etwa -2 MPa, was dem Bereich der Kavitationschwelle beider Arten entspricht. Bei *Fraxinus* hingegen wurden unter Wasserstreß Wasserpotentialminima bis -3.1 MPa im Stamm und bis -4.25 MPa in den Blättern gemessen. Die Tagesamplituden betragen etwa 2 MPa. Eine gute stomatäre Kontrolle und eine geringe Schwankungsbreite der Wasserpotentialwerte sprechen für die Einordnung von *A. pseudoplatanus* als isohydre Art, während *F. excelsior* als anisohydre Art gelten kann.
5. Der Xylemsaftfluß setzte sich bei *Fraxinus* oft bis in die Nachtstunden hinein fort. In Trockenphasen konnte sogar häufig während der gesamten Dunkelperiode ein Saftstrom gemessen werden. Das Verhalten wurde mit dem Wiederauffüllen stamminterner Wasserspeicher erklärt, die während der vorangegangenen Lichtperiode entleert worden waren. Bei *Fraxinus* betrug der Beitrag des internen Wasservorrats zur Transpiration bis zu 23 % der Tagessumme, während bei *Acer* ein Maximalwert von etwa 3 % ermittelt wurde.
 6. In Wurzeln gleichen Durchmessers wurden bei *Acer* etwas höhere Saftflußraten gemessen als bei *Fraxinus*. Bei beiden Arten waren die querschnittsflächenbezogenen Raten in Wurzeln mit 1 cm Durchmesser niedriger als in denen mit 0.5 cm Durchmesser. Bei der Esche traten bei Wassermangel deutliche Unterschiede zum diurnalen Verlauf des Saftflusses im Stamm auf. Der Wurzelsaftfluß reagierte bei beiden Arten etwa zur gleichen Zeit wie der Saftfluß im Stamm auf Bodentrockenheit, so daß er sich nicht als Frühindikator für Wassermangel eignet.
 7. Das auf Basis der Meßwerte entwickelte Modell konnte den Xylemsaftfluß von *Acer* auf Grundlage von Strahlung, Temperatur und Wassersättigungsdefizit der Luft befriedigend simulieren. Bei Wassermangel hingegen reichte der Wassergehalt des Oberbodens als Eingangsgröße nicht aus, die Saftflußraten mit großer Genauigkeit zu prognostizieren. Bei *Fraxinus* war die Übereinstimmung von Modell und Meßwerten insgesamt geringer, was z.T. wohl auch auf die genannten Unsicherheiten bei der Saftflußmessung zurückzuführen war. So konnten weder das Auftreten nächtlicher Saftflußraten noch der typische Kurvenverlauf des Saftflusses bei Bäumen unter Wasserstreß durch das Modell erfaßt werden.

7 Literatur

- Allen SJ, Grime VL (1995) Measurements of transpiration from savannah shrubs using sap flow gauges. *Agric For Meteorol* 75: 23-41
- Alsheimer M, Köstner B, Falge EM, Tenhunen JD (1998) Temporal and spatial variation in transpiration of Norway spruce stands within a forested catchment of the Fichtelgebirge, Germany. *Ann Sci For* 55: 103-123
- Améglio T, Ewers FW, Cochard H, Martignac M, Vandame M, Bodet C, Cruiziat P (2001) Winter stem xylem pressure in walnut trees: effects of carbohydrates, cooling and freezing. *Tree Physiol* 21: 387-394
- Andrade JL, Meinzer F, Goldstein G, Holbrook NM, Cavellier J, Jackson P, Silveira K (1998) Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia* 115: 463-471
- Ansley RJ, Dugas WA, Heuer ML, Trevino BA (1994) Stem flow and porometer measurements of transpiration from honey mesquite (*Prosopis glandulosa*). *J Exp Bot* 45: 847-856
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (2000) Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. In a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees* 14: 344-352
- Aschan G (1997) Mikroklima, Energiebilanz und Wasserumsatz von tropischen und extratropischen Wäldern. Dissertation. HHU Düsseldorf. 215 p
- Backes K (1996) Der Wasserhaushalt vier verschiedener Baumarten der Heide-Wald-Sukzession. Dissertation. Georg-August-Universität, Göttingen. 134 p
- Backes K, Leuschner C (2000) Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. *Can J For Res* 30: 335-346
- Baker JM, van Bavel CHM (1987) Measurement of mass flow of water in the stems of herbaceous plants. *Plant Cell Environ* 10: 777-782
- Behl R, Hartung W (1986) Movement and compartmentation of abscisic acid in guard cells of *Valerianella locusta*: Effects of osmotic stress, external hydrogen ion-concentration and fusicoccin. *Planta* 168: 360-368
- Benyon RG (1999) Nighttime water use in an irrigated *Eucalyptus grandis* plantation. *Tree Physiol* 19: 853-859
- Benyon RG, Marcar NE, Crawford DF, Nicholson AT (1999) Growth and water use of *Eucalyptus camaldulensis* and *E. occidentalis* on a saline discharge site near Wellington, NSW, Australia. *Agricultural Water Management* 39: 229-244
- Besnard G, Carlier G (1990) Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une forêt alluviale du Haut-Rhône français. *Ann Sci For* 47: 353-365
- Bosveld FC, Bouten W (2001) Evaluation of transpiration models with observations over a Douglas-fir forest. *Agric For Meteorol* 108: 247-264
- Bowen IS (1926) The ratio of heat losses by conduction and by evaporation from any water surface. *Phys Rev* 27: 779-787
- Braun HJ (1963) Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern. Wissenschaftlicher Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- Braun HJ (1970) Funktionelle Histologie der sekundären Sproßachse. I. Das Holz. In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Band IX, Teil 1. Eds: Zimmermann W, Ozenda P, Wulff HD. Gebr. Borntraeger Verlag, Berlin, Stuttgart. 190 p
- Braun HJ (1977) Zum Wachstum und zur Produktivität des Wasserverbrauchs der Baumarten *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L. und *Fraxinus excelsior* L.. *Z Pflanzenphys* 84: 459-462
- Braun P, Schmid J (1999a) Sap flow measurements in grapevines (*Vitis vinifera* L.) 1. Stem morphology and use of the heat balance method. *Plant Soil* 215: 39-45
- Braun P, Schmid J (1999b) Sap flow measurements in grapevines (*Vitis vinifera* L.) 2. Granier measurements. *Plant Soil* 215: 47-55
- Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A (1993a) Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Ann Sci For* 50: 571-582
- Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A (1993b) Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can J For Sci* 23: 1136-1143
- Bréda N, Granier A, Aussenac G (1995) Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiol* 15: 295-306
- Brooks JR, Meinzer FC, Coulombe R, Gregg J (2002) Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests. *Tree Physiol* 22: 1107-1117
- Burgess SSO, Adams MA, Bleby TM (2000a) Measurement of sap flow in roots of woody plants: a commentary. *Tree Physiol* 20: 909-913
- Burgess SSO, Adams MA, Turner NC, Ong CK (1998) The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311
- Burgess SSO, Pate JS, Adams MA, Dawson TE (2000b) Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody Phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Ann Bot* 85: 215-224
- Busch J, Lösch R (1998) Stomatal behavior and gas exchange of sedges (*Carex* ssp.) under different soil moisture regimes. *Phys Chem Earth* 23: 443-448
- Cabibel B, Do F (1991) Mesures thermiques des flux de sève dans les troncs et les racines et fonctionnement

- hydrique des arbres: I. Analyse theoretique des erreurs sur la mesure des flux et validation des mesures en presence des gradients thermiques extérieurs. *Agronomie* 11: 669-678
- Caldwell MM, Richards JH (1989) Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by roots. *Oecologia* 79: 1-5
- Carlier G, Peltier JP, Gielly L (1992) Comportement hydrique du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une formation montagnarde mésoxérophile. *Ann Sci For* 49: 207-223
- Čermák J, Cienciala E, Kučera J, Lindroth A, Bednarova E (1995) Individual variation in sap-flow rate in large pine and spruce trees and stand transpiration: a pilot study at the central NOPEX site. *J Hydrol* 168: 17-27
- Čermák J, Cienciala E, Kučera J, Lindroth A, Hallgren JE (1992) Radial velocity profiles of water flow in stems of spruce and oak and response of spruce tree to severing. *Tree Physiol* 10: 367-380
- Čermák J, Deml M, Penka M (1973) A new method of sap flow rate determination in trees. *Biol Plant* 15: 171-178
- Čermák J, Jenik J, Kučera J, Zidek V (1984) Xylem water flow in a crack willow (*Salix fragilis* L.) in relation to diurnal changes of environment. *Oecologia* 64: 145-151
- Čermák J, Kučera J (1993) Extremely fast changes of xylem water flow rate in tall trees caused by atmospheric, soil and mechanical factors. In: *Water Transport in Plants Under Climatic Stress*. Eds.: Borghetti M, Grace J, Raschi A. Cambridge University Press, pp 181-190
- Čermák J, Kučera J, Penka M (1976a) Improvement of the method of sap flow rate determination in full-grown trees based on heat balance with direct electric heating of xylem. *Biol Plant* 18: 105-110
- Čermák J, Matyssek R, Kučera J (1993) Rapid response of large, drought-stressed beech trees to irrigation. *Tree Physiol* 12: 281-290
- Čermák J, Palat M, Penka M (1976b) Transpiration flow rate in a full grown tree of *Prunus avium* L. estimated by the method of heat balance in connection with some meteorological factors. *Biol Plant* 18: 111-118
- Čermák J, Ulehla J, Kučera J, Penka M (1982) Sap flow rate and transpiration dynamics in the full-grown oak (*Quercus robur* L.) in floodplain forest exposed to seasonal floods as related to potential evapotranspiration and tree dimensions. *Biol Plant (Praha)* 24: 446-460
- Chabot R, Bouarfa S, Zimmer D, Chaumont C, Duprez C (2002) Sugarcane transpiration with shallow water-table: sap flow measurements and modelling. *Agricultural Water Management* 54: 17-36
- Cienciala E, Lindroth A (1995) Gas exchange and sap flow measurements of *Salix viminalis* trees in short rotation forest I. Transpiration and sap flow. *Trees* 9: 289-294
- Cienciala E, Lindroth A, Čermák J, Hällgren J, Kučera J (1992) Assessment of transpiration estimates for *Picea abies* trees during a growing season. *Trees* 6: 121-127
- Clearwater MJ, Meinzer FC, Andrade JL, Goldstein G, Holbrook NM (1999) Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiol* 19: 681-687
- Cochard H, Bréda N, Granier A (1996) Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism?. *Ann Sci For* 53: 197-206
- Comstock JP (2002) Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *J Exp Bot* 53: 195-200
- Coners H, Leuschner C (2002) In situ water absorption by fine tree roots measured in real time using miniature sap-flow gauges. *Functional Ecology* 16: 696-703
- Crombie DS, Milburn JA, Hipkins MF (1985) Maximum sustainable xylem sap tensions in *Rhododendron* and other species. *Planta* 163: 27-33
- David TS, Ferreira Mi, David JS, Pereira JS (1997) Transpiration from a mature Eucalyptus globulus plantation in Portugal during a spring-summer period of progressively higher water deficit. *Oecologia* 110: 153-159
- Dawson TE (1993) Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574
- Dawson TE (1996) Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analysis: the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiol* 16: 263-272
- Dekker SC, Bouten W, Bosveld FC (2001a) On the information content of forest transpiration measurements for identifying canopy conductance model parameters. *Hydrological Processes* 15: 2821-2832
- Dekker SC, Bouten W, Schaap MG (2001b) Analysing forest transpiration model errors with artificial neural networks. *Journal of Hydrology* 246: 197-208
- Devauchelle R, Levy G (1977) Propriétés stationnelles et croissance du Frêne dans l'Est de la France, Etude de certaines caractéristiques de cette essence. *Ann Sci For* 34: 231-244
- DGZfP-SE1 (1989) Schallemission: Begriffe. Deutsche Gesellschaft für Zerstörungsfreie Werkstoffprüfung e.V.
- DGZfP-SE2 (1992) Richtlinie zur Charakterisierung der Aufnehmer und ihrer Ankopplung im Labor. Deutsche Gesellschaft für Zerstörungsfreie Werkstoffprüfung e.V.
- DGZfP-SE3 (1991) Richtlinie zur Charakterisierung des Schallemissions-Prüfgeräts im Labor. Deutsche Gesellschaft für Zerstörungsfreie Werkstoffprüfung e.V.
- Diawara A, Loustau D, Berbigier P (1991) Comparison of two methods for estimating the evaporation of a *Pinus pinaster* (Ait.) stand: sap flow and energy balance with

- sensible heat flux measurements by an eddy covariance method. *Agric For Meteorol* 54: 49-66
- Dixon HH (1914) *Transpiration and the ascent of sap in plants*. London. MacMillan
- Do F, Rocheteau A (2002) Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 1. Field observations and possible remedies. *Tree Physiol* 22: 641-648
- Do F, Rocheteau A (2002) Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 2. Advantages and calibration of a noncontinuous heating system. *Tree Physiol* 22: 649-654
- Dörffling K, Streich J, Kruse W, Muxfeld B (1976) Abscisic acid and the after-effect of water stress on stomatal opening potential. *Z Pflanzenphysiol* 81: 43-56
- Dörffling K, Tietz D (1985) Abscisic acid in leaf epidermis of *Commelina communis*: Distribution and correlation with stomatal closure. *Z Pflanzenphysiol* 81: 43-56
- Dugas W (1990) Comparative measurements of stem-flow and transpiration in cotton. *Theor Appl Climatol* 42: 215-221
- Duncan WG, Loomis RS, Williams WA, Hanau R (1967) A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* 38: 181-203
- Dunn GM, Connor DJ (1993) Analysis of sap flow in mountain ash (*Eucalyptus regnans*) forest of different age. *Tree Physiol* 13: 321-336
- Dye PJ (1996) Response of *Eucalyptus grandis* trees to soil water deficits. *Tree Physiol* 16: 233-238
- Edwards WRN (1986) Precision weighing lysimetry for trees, using a simplified tared-balance design. *Tree Physiol* 1: 127-147
- Ellenberg H, Mayer R, Schauer mann J (1986) *Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986*. Ulmer Verlag, Stuttgart. 507 p
- Ellenberg H (1996) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl. Ulmer Verlag, Stuttgart. 1096 p
- Essiamah SK (1980) Spring sap of trees. *Ber Deut Bot Ges* 93: 257-267
- Ewers FW, Améglio T, Cochard H, Beaujard F, Martignac M, Vandame M, Bodet C, Cruiziat P (2001) Seasonal variation in xylem pressure of walnut trees: root and stem pressures. *Tree Physiol* 21: 1123-1132
- Fichtner K, Schulze ED (1990) Xylem water flow in tropical vines as measured by a steady state heating method. *Oecologia* 82: 355-361
- Fischer RA (1970) After effect of water stress on stomatal opening potential. II. Possible causes. *J Exp Bot* 21: 386-404
- Gall R, Landolt W, Schleppei P, Michellod V, Bucher JB (2002) Water content and bark thickness of Norway spruce (*Picea abies*) stems: phloem water capacitance and xylem sap flow. *Tree Physiol* 22: 613-623
- Gerdes G, Allison BE, Pereira LS (1994) Overestimation of soybean crop transpiration by sap flow measurements under field conditions. *Irrigation Science* 14: 135-139
- Giordano R, Salleo A, Salleo S, Wanderlingh F (1978) Flow in xylem vessels and Poiseuille's law. *Can J Bot* 56: 333-338
- Goulden ML, Field CB (1994) Three methods for monitoring the gas exchange of individual tree canopies: ventilated-chamber, sap-flow and Penman-Monteith measurements of evergreen oaks. *Funct Ecol* 8: 125-135
- Granier A (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann Sci For* 42: 193-200
- Granier A (1987) Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol* 3: 309-320
- Granier A, Anfodillo T, Sabatti M, Cochard H, Dreyer E, Tomasi M, Valentini R, Bréda N (1994) Axial and radial water flow in the trunks of oak trees: a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiol* 14: 1383-1396
- Granier A, Biron P, Lemoine D (2000) Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agric For Meteorol* 100: 291-308
- Granier A, Bobay V, Gash JHC, Gelpe J, Saugir B, Shuttleworth WJ (1990) Vapour flux density and transpiration rate comparisons in a stand of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Les Landes forest. *Agric For Meteorol* 51: 309-319
- Granier A, Claustress JP (1989) Relation hydrique dans un épicéa (*Picea abies* L.) en condition naturelles: variations spatiales. *Acta Oecol* 10: 295-310
- Green SR, Clothier BE (1988) Water use of kiwifruit vines and apple trees by the heat-pulse technique. *J Exp Bot* 39: 115-123
- Green SR, Clothier BE (1999) The root zone dynamics of water uptake by a mature apple tree. *Plant Soil* 206: 61-77
- Greenidge KNH (1958) A note on rates of upward travel of moisture in trees under different experimental conditions. *Can J Bot* 36: 357-361
- Greenwood EAN, Beresford JD, Bartle JR, Barron RJW (1982) Evaporation from vegetation in landscapes developing secondary salinity using the ventilated chamber technique. IV. Evaporation from a regenerating forest of *Eucalyptus wandoo* on land formerly cleared for agriculture. *J Hydrol* 58: 357-366
- Grime VL, Morison JIL, Simmons LP (1995a) Including the heat storage term in sap flow measurements with the stem heat balance method. *Agric For Meteorol* 74: 1-25
- Grime VL, Morison JIL, Simmons LP (1995b) Sap flow measurements from stem heat balances: a comparison of constant with variable power methods. *Agric For Meteorol* 74: 27-40
- Haensler J (1997) *Bodenatmung in verschiedenen Vegetationskomplexen des Neandertals*. Diplomarbeit, HHU Düsseldorf

- Harris MJ, Outlaw WH, Mertens R, Weiler EW (1988) Water-stress-induced changes in the abscisic acid content of guard cells and other cells of *Vicia faba* L. leaves as determined by enzyme-amplified immunoassay. *Proc Natl Acad Sci USA* 85:2584-2588
- Hatton TJ, Moore SJ, Reece PH (1995) Estimating stand transpiration in a *Eucalyptus populnea* woodland with the heat pulse method: measurement errors and sampling strategies. *Tree Physiol* 15: 219-227
- Hatton TJ, Vertessy RA (1990) Transpiration of plantation *Pinus radiata* estimated by the heat pulse method and the Bowen ratio. *Hydrol Proc* 4: 289-298
- Herzog KM, Häsler R, Thum R (1995) Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees* 10: 94-101
- Herzog KM, Thum R, Kronfuß G, Heldstab HJ, Hasler R (1998) Patterns and mechanisms of transpiration in large subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Ecological Research* 13: 105-116
- Hinckley TM, Brooks JR, Čermák J, Kučera J, Meinzer FC, Roberts DA (1994) Water flux in a hybrid poplar stand. *Tree Physiol* 14: 1005-1018
- Höfler K (1920) Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 38: 288-298
- Holbrook NM (1995) Stem water storage. In: Gärtner BL (Eds) *Plant stems: Physiology and functional morphology*. Academic Press, San Diego CA, pp151-174
- Huber B (1932) Beobachtung und Messung pflanzlicher Saftströme. *Ber Dtsch Bot Ges* 50: 89-109
- Huber B, Rouschal C (1954) *Mikrophotographischer Atlas mediterraner Hölzer*. Fritz Haller Verlag, Berlin. 107 p
- Hulden E (1941) Studien über *Fraxinus excelsior* L.. *Acta Bot Fenn* 28
- Hultine KR, Cable WL, Burgess SSO, Williams DG (2003a) Contrasting patterns of hydraulic redistribution in three desert phreatophytes. *Oecologia* 135: 167-175
- Hultine KR, Cable WL, Burgess SSO, Williams DG (2003b) Hydraulic redistribution by deep roots of a Chihuahuan Desert phreatophyte. *Tree Physiol* 23: 353-360
- Ishida T, Campbell GS, Calissendorff C (1991) Improved heat balance method for determining sap flow rate. *Agric For Meteorol* 56: 35-48
- Jarvis PG (1976) The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil Trans R Soc Lond* 273: 593-610
- Jarvis PG (1993) *Prospects for bottom-up models*. Academic Press
- Jarvis PG, McNaughton KG (1986) Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Adv Ecol Res* 15: 1-49
- Jensen CR, Svendsen H, Andersen MN, Lösch R (1993) Use of the root contact concept, an empirical leaf conductance model and pressure-volume curves in simulating crop water relations. *Plant Soil* 149: 1-26
- Jones HG (1992) *Plants and microclimate*. 2. Eds, Cambridge University Press
- Jordan CF, Kline JR (1977) Transpiration of trees in a tropical rainforest. *J Appl Ecol* 14: 853-860
- Kakubari Y, Hosokawa K (1992) Estimation of stand transpiration of a beech forest based on an eco-physiological computer simulation model and superporometer. *J Jpn For Soc* 74: 263-272
- Kelliher FM, Köstner BMM, Hollinger DY, Byers JN, Hunt JE, McSeveny TM, Meserth R, Weir PL, Schulze ED (1992) Evaporation, xylem sap flow, and tree transpiration in a New Zealand broad-leaved forest. *Agric For Meteorol* 62: 53-73
- Kline JR, Martin JR, Jordan CF, Koranda JJ (1970) Measurement of transpiration in tropical trees with tritiated water. *Ecology* 5: 1068-1073
- Koch W, Lange OL, Schulze ED (1971) Ecophysiological investigations on wild and cultivated plants in the Negev desert. *Oecologia* 8: 296-309
- Körner C, Mayr R (1980) Stomatal behaviour in alpine plant communities between 600 and 2600 metres above sea level. In: Grace J, Ford ED, Jarvis PG (Eds.) *Plants and their atmospheric environment*. Blackwell, Oxford. pp 206-218
- Köstner B, Biron P, Siegwolf R, Granier A (1996a) Estimates of water vapor flux and canopy conductance of scots pine at the tree level utilizing different xylem sap flow methods. *Theor Appl Climatol* 53: 105-113
- Köstner B, Falge Em, Alsheimer M, Geyer R, Tenhunen JD (1998) Estimating tree canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. *Ann Sci For* 55: 125-139
- Köstner B, Granier A, Čermák J (1998) Sapflow measurements in forest stands: methods and uncertainties. *Ann Sci For* 55: 13-27
- Köstner BMM, Schulze E-D, Kelliher FM, Hollinger DY, Byers DN, Hunt JE, McSeveny TM, Meserth R, Weir PL (1992) Transpiration and canopy conductance in a pristine broad-leaved forest of *Nothofagus*: an analysis of xylem sap flow and eddy correlation measurements. *Oecologia* 91: 350-359
- Köstner B, Tenhunen JD, Alsheimer M, Wedler M, Scharfenberg H-J, Zimmermann R, Falge E, Joss U (1999) Controls of evapotranspiration in spruce forest stands. In: Tenhunen JD, Lenz R, Hantschel R (Eds.) (1999) *Ecosystem properties and landscape function in central Europe*. Ecological Studies, Springer, Heidelberg
- Kučera J, Čermák J, Penka M (1977) Improved thermal method of continual recording the transpiration flow rate dynamics. *Biol Plant (praha)* 19: 413-420
- Landsberg JJ, Blanchard TW, Warrit B (1976) Studies on the movement of water through apple trees. *J Exp Bot* 27: 579-596

- Lang ARG (1967) Osmotic coefficients and water potentials of sodium chloride solutions from 0 - 40 °C. *Austr J Chem* 20: 2017-2023
- Lang G (1994) Quaternäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 462 p
- Larcher W (1957) Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide. Veröff. Museum Ferdinandeum Innsbruck 37:49-81
- Larcher W (2001) Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung in ihrer Umwelt. Ulmer Verlag, Stuttgart
- Le Goff N, Levy G (1984) Productivité du frene (*Fraxinus excelsior* L.) en région Nord-Picardie: B. - Etude de relations entre la productivité et les conditions de milieu. *Ann Sci For* 41: 135-170
- Lemoine D, Peltier JP, Marigo G (2001) Comparative studies of the water relations and the hydraulic characteristics in *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* and *A. opalus* trees under soil water contrasted conditions. *Ann For Science* 58: 723-731
- Lhomme JP, Rocheteau A, Ourcival JM, Rambal S (2001) Non-steady-state modelling of water transfer in a Mediterranean evergreen canopy. *Agric For Meteorol* 108: 67-83
- Linacre ET (1969) Net radiation to various surfaces. *Journal of Applied Ecology* 6: 61-75
- Lindroth A, Čermák J, Kučera J, Cienciala E, Eckersten H (1995) Sap flow by the heat balance method applied to small size *Salix* trees in a short-rotation forest. *Biomass and Bioenergy* 8: 7-15
- Linnenbrink M, Lösch R, Kappen L (1992) Water relations of hedgerow shrubs in Northern Central Europe. I. Bulk water relations. *Flora* 187: 121-133
- Lösch R (1994) Exchange of energy and vapor between plants and the atmosphere. *Prog Bot* 55: 79-95
- Lösch R (2001) Wasserhaushalt der Pflanzen. Quelle und Meyer Verlag, Wiebelsheim. 595 p
- Lösch R, Jensen CR, Andersen MN (1992) Diurnal courses and factorial dependencies of leaf conductance and transpiration of differently potassium fertilized and watered field grown barley plants. *Plant Soil* 140: 205-224
- Lösch R, Tenhunen JD (1981) Stomatal responses to humidity - phenomenon and mechanism. from: Jarvis PG, Mansfield TA (1981) Stomatal physiology. Society for Experimental Biology Seminar 8
- Lösch R, Tenhunen JD, Pereira JS, Lange OL (1982) Diurnal courses of stomatal resistance and transpiration of wild and cultivated Mediterranean perennials at the end of the summer dry season in Portugal. *Flora* 172: 138-160
- Loustau D, Berbigier P, Roumagnac P, Arruda-Pacheco C, David JS, Ferreira MI, Pereira JS, Tavares R (1996) Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. 1. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia* 107: 33-42
- Lu P (1997) A direct method for estimating the average sap flux density using a modified Granier measuring system. *Aust J Plant Physiol* 24: 701-705
- Lu P, Müller WJ, Chacko EK (2000) Spatial variations in xylem flux density in the trunk of orchard-grown, mature mango trees under changing soil water conditions. *Tree Physiol* 20: 683-692
- Magnani F, Borghetti M (1995) Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant Cell Environ* 18: 689-696
- Marigo G, Peltier JP (1996) Analysis of the diurnal change in osmotic potential in leaves of *Fraxinus excelsior* L.. *J Exp Bot* 47: 763-769
- Marschall DC (1958) Measurement of sap flow in conifers by heat transport. *Plant Physiol* 33: 385-396
- Martin TA, Brown KJ, Čermák J, Ceulmans R, Kučera J, Meinzer FC, Rombold JS, Sprugel DG, Hinkley TM (1997) Crown conductance and tree and stand transpiration in a second-growth *Abies amabilis* forest. *Can J For Res* 27: 797-808
- Maruta E (1996) Winter water relations of timberline larch (*Larix leptolepis* Gord.) on Mt. Fuji. *Trees* 11: 119-126
- Marvin JW (1958) The physiology of maple sap flow. In: Thimann KV (Ed.) The physiology of forest trees. Ronald Press, New York. pp 95-124
- McDermitt DK (1990) Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. *Hort Science* 25: 1538-1548
- McFall JS, Johnson GA, Kramer PG () Comparative water uptake by roots of different ages in seedlings of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *New Phytol* 119: 551-560
- Medhurst JL, Battaglia M, Beadle CL (2002) Measured and predicted changes in tree and stand water use following high-intensity thinning of an 8-year-old *Eucalyptus nitens* plantation. *Tree Physiol* 22: 775-784
- Meinzer FC, Goldstein G, Jackson P, Holbrook NM, Gutierrez MV, Cavellier J (1995) Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties. *Oecologia* 101: 514-522
- Milburn JA, O'Malley PER (1984) Freeze-induced sap absorption in *Acer pseudoplatanus* - a possible mechanism. *Can J Bot* 62: 2101-2106
- Milburn JA, Zimmermann MH (1986) Sapflow in the sugar maple in the leafless state. *J Plant Physiol* 124: 331-344
- Monteith JL (1965) Evaporation and environment. *Symp Soc Exp Biol* 19: 205-234
- Monteith JL (1981) Coupling of plants to the atmosphere. In: Grace J, Ford ED, Jarvis PG (Eds.) Plants and their atmospheric environment. Blackwell, Oxford. pp 1-25
- Monteith JL (1990) Porometry and baseline analysis: the case for compatibility. *Agric For Meteorol* 49: 155-167
- Morris JD, Collopy JJ (1999) Water use and salt accumulation by *Eucalyptus camaldulensis* and

- Casuarina cunninghamiana* on a site with shallow saline groundwater. *Agr Water Manage* 39: 205-227
- Nadezhdina N, Čermák J (1998) The technique and instrumentation for estimating sap flow rate in plants. Patent No. 286438 (PV-1587-98). (U.S. Patent and Trademark Rec. Nos. 69055, 1997)
- Nadezhdina N, Čermák J (2000) Responses of sap flow rate along tree stem and coarse root radii to changes of water supply. In: *The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology*. Ed. A. Stokes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 227-238
- Nadezhdina N (1992) Apple tree water relations studied by means of relative rate of water flow in the trunk xylem. *Biol Plan* 34: 431-437
- Nadezhdina N, Čermák J (2003) Instrumental methods for studies of structure and function of root systems of large trees. *J Exp Bot* 54: 1511-1521
- Nadezhdina N, Čermák J, Ceulemans R (2002) Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant and understory species: scaling errors associated with positioning of sensors. *Tree Physiol* 22: 907-918
- Olbrich BW (1991) The verification of the heat pulse velocity technique for measuring sap flow in *Eucalyptus grandis*. *Can J For Res* 21: 836-841
- O'Malley PER, Milburn JA (1983) Freeze-induced fluctuations in xylem sap pressure in *Acer pseudoplatanus*. *Can J Bot* 61: 3100-3106
- Parker J (1957) The cut-leaf method and estimations of diurnal trends in transpiration from different heights and sides of an oak and a pine. *Bot Gaz* 119: 93-101
- Paw U GT, Gao W (1988) Applications of solutions to non-linear energy budget equations. *Agric For Meteorol* 43: 121-146
- Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW (1991) *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, London. 457 p
- Peltier JP, Agasse F, de Bock F, Marigo D (1994) Ajustement osmotique chez le frêne commun et stress hydrique. *Compte Rendu de l'Académie Sciences, Paris, Sciences de la Vie* 317: 679-684
- Penman HL (1948) Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proceedings of the Royal Society, London A* 193: 120-145
- Perämäki M, Vesala T, Nikinmaa E (2001) Analysing the applicability of the heat balance method for estimating sap flow in boreal forest conditions. *Boreal Forest Research* 6: 29-43
- Phillips N, Nagchaudhuri A, Oren R, Katul G (1997) Time constant for water transport in loblolly pine trees estimated from time series of evaporative demand and stem sapflow. *Trees* 11: 412-419
- Phillips N, Oren R, Zimmermann R (1996) Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse-, and ringporous tree species. *Plant Cell Environ* 19: 983-990
- Pickard WF (1981) The ascent of sap in plants. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 37: 181-229
- Pier PA (1995) Isoprene emission rates from northern red oak using a whole-tree chamber. *Atmos Environ* 29: 1347-1353
- Priestley CHB, Taylor RJ (1972) On the assesment of surface heat flux and evaporation using large scale parameters. *Monthly Weather Review* 100: 81-92
- Richards JH, Caldwell MM (1987) Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 130: 173-184
- Richter H (1978) Water relations of single drying leaves: evaluation with a dew point hygrometer. *J Exp Bot* 29: 277-280
- Roberts J (1976) An examination of the quantity of water stored in mature *Pinus sylvestris* L. trees. *J Exp Bot* 27: 473-479
- Roberts J (1977) The use of tree-cutting techniques in the study of the water relations of mature *Pinus sylvestris* L.. *J Exp Bot* 28: 751-767
- Roberts J, Cabral OMR, Fisch G, Molion LCB, Moore CJ, Shuttleworth WJ (1993) Transpiration from an Amazonian rainforest calculated from stomatal conductance measurements. *Agric For Meteorol* 65: 175-196
- Roberts JR, Cabral OMR, de Aguiar LF (1990) Stomatal and boundary layer conductances in an Amazonian terra firme rain forest. *J Appl Ecol* 27: 336-353
- Roberts SW, Strain BR, Knoerr KR (1981) Seasonal variation of leaf tissue elasticity in four forest tree species. *Physiol Plant* 52: 245-250
- Rokitta M, Peuke AD, Zimmermann U, Haase A (1999) Dynamic studies of phloem and xylem flow in fully differentiated plants by fast nuclear-magnetic resonance microimaging. *Protoplasma* 209: 126-131
- Rutter AJ (1966) Studies in the water relations of *Pinus sylvestris* in plantation conditions. 4. Direct observations on the rates of transpiration, evaporation of intercepted water, and evaporation from the soil surface. *J Ecol* 3: 393-405
- Sakuratani T (1981) A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *J Agric Meteor* 37: 9-17
- Sakuratani T (1984) Improvement of the probe for measuring water flow rate in intact plants with the stem heat balance method. *J Agric Meteor* 40: 273-277
- Sakuratani T, Aoe T, Higuchi H (1999) Reverse flow in roots of *Sesbai rostrata* measured using the constant power heat balance method. *Plant Cell Environ* 22: 1153-1160
- Salleo S, Hinckley TM, Kikuta SB, Lo Gullo MA, Weilgony P, Yoon TM, Richter H (1992) A method for inducing xylem emboli in situ: experiments with a field-grown tree. *Plant Cell environ* 15: 419-497
- Sauter JJ, Iten W, Zimmermann MH (1973) Studies on the release of sugar into the vessels of sugar maple (*Acer saccharum*). *Can J Bot* 51: 1-8
- Schauer T, Caspari C (1989) *Der große BLV Pflanzenführer. Über 1500 Blütenpflanzen*

- Deutschlands und der Nachbarländer - davon 1140 farbig abgebildet. 5. Auflg. BLV, München. 463 p
- Schiller G, Cohen Y (1995) Water regime of a pine forest under a Mediterranean climate. *Agric For Meteorol* 74: 181-193
- Schiller G, Ungar ED, Cohen Y (2002) Estimating the water use of a sclerophyllous species under an East-Mediterranean climate. I. Response of transpiration of *Phillyrea latifolia* L. to site factors. *Forest Ecology and Management* 170: 117-126
- Schmidt MWT (1997) Dynamik des Xylemsaftflusses von Birken an flachgründigen Standorten im Frühjahr und Frühsommer. Diplomarbeit. HHU Düsseldorf
- Scholander PF, Hammel HT (1964) Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 51: 119-125
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346
- Schulze ED, Čermák J, Matyssek R, Penka M, Zimmermann R, Vasicek F, Gries W, Kučera J (1985) Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees - a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia* 66: 475-483
- Senock RS, Leuschner C (1999) Axial water flux dynamics in small diameter roots of a fast growing tropical tree. *Plant and Soil* 208: 57-71
- Shuttleworth WJ, Gash JHC, Lloyd CR, Moore CJ et al. (1984) Eddy correlation measurements of energy partition for Amazonian forest. *Quart J R Met Soc* 110: 1143-1162
- Smith DM, Allen SJ (1996) Measurement of sap flow in plant stems. *J Exp Bot* 47: 1833-1844
- Smith DM, Jackson NA, Roberts JM, Ong CK (1999) Reverse flow of sap in tree roots and downward siphoning of water by *Grevillea robusta*. *Functional Ecology* 13: 256-264
- Sperry JS, Hacke UG, Oren R, Comstock JP (2002) Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant Cell Environ* 25: 251-263
- Sperry JS, Saliendra NZ, Pockman WT, Cochard H, Cruiziat P, Davis SD, Ewers FW, Tyree MT (1996) New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant Cell Environ* 19: 427-436
- Sperry JS, Tyree MT (1988) Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol* 88: 581-587
- Sperry JS, Tyree MT (1990) Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell Environ* 13: 427-436
- Steinberg SL, McFarland MJ, Worthington JW (1990b) Comparison of trunk and branch sap flow with canopy transpiration in pecan. *J Exp Bot* 41: 653-659
- Steinberg SL, van Bavel CHM, McFarland MJ (1990a) Improved sap flow gauge for woody and herbaceous plants. *Agron J* 82: 851-854
- Stewart JB (1988) Modelling surface conductance of pine forest. *Agric For Meteorol* 43: 19-35
- Stöhr A (2003) Xylem sap flow and water relations of *Fraxinus excelsior* L. In: Tognetti R, Raschi A (Eds.) *Plant water relations and sap flux measurements. Proceedings of the 5th International Workshop* (9-10 Nov. 2000, Florence). pp 29-34
- Stöhr A, Lösch R (2004) Xylem sap flow and drought stress of *Fraxinus excelsior*-saplings. *Tree Physiol* 24: 169-180
- Swanson RH (1967) Improving tree transpiration estimates based on heat pulse velocity measurements. In: *Proc. 14th IUFRO Congress, Munich, 4-9 Sep. 1967, Vol. 1, Section 10-12.* pp 252-263
- Swanson RH (1994) Significant historical developments in thermal methods for measuring sap flow in trees. *Agric For Meteorol* 72: 113-132
- Teskey RO, Sheriff DW (1996) Water use of *Pinus radiata* trees in a plantation. *Tree Physiol* 16: 273-279
- Thornley JHM (1991) A transport-resistance model of forest growth and partitioning. *Ann Bot* 68: 211-226
- Tranquillini W (1979) *Physiological ecology of the Alpine timberline.* Springer, Berlin. 137 p
- Triboulot MB, Fauveau ML, Bréda N, Label P, Dreyer E (1996) Stomatal conductance and xylem-sap abscisic acid (ABA) in adult oak trees during a gradually imposed drought. *Ann Sci For* 53: 207-220
- Turner NC (1990) Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agric For Meteorol* 54: 137-154
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann Rev Plant Physiol Mol Bio* 40: 19-38
- Tyree MT (1981) The relationship between the bulk modulus of elasticity of a complex tissue and the mean modulus of its cells. *Ann Bot* 74: 547-559
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994) Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. *IAWA Journal* 15: 335-360
- Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119: 345-360
- Tyree MT, Hammel HT (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J Exp Bot* 23: 267-282
- Tyree MT, Jarvis PG (1982) In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H: *Physiological plant ecology. II. Water relations and carbon assimilation. Encyclopedia of plant physiology, new series.* Springer-Verlag, Berlin. pp 35-77
- Tyree MT, Richter H (1982) Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications II. Curvilinearity in water potential isotherms. *Can J Bot* 60: 911-916

- Tyree MT, Yang S (1990) Water-storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms. *Planta* 182: 420-426
- Tyree MT, Zimmermann M (1971) The theory and practice of measuring transport coefficients and sap flow in xylem of red maple stems (*Acer rubrum*). *J Exp Bot* 22: 1-18
- van Bavel MG (1993) Flow2 Sap Flow System installation and operation Manual. Dynamax Inc. Houston TX, USA
- Verbücheln G, Hinterlang D, Pardey A, Pott R, Raabe U, Van de Weyer K (.) Rote Liste der Pflanzengesellschaften in Nordrhein-Westfalen. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/ Landesamt für Agrarordnung NRW, Recklinghausen. 318 p
- Vertessy RA, Benyon RG, O'Sullivan SK, Gribben PR (1995) Relationship between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiol* 15: 559-567
- Vertessy RA, Hatton TJ, Reece P, Sullivan SK, Benyon RG (1997) Estimating stand water use of large mountain ash trees and validation of the sap flow measurement technique. *Tree Physiol* 17: 747-756
- Viehweg GH, Ziegler H (1960) Thermoelektrische Registrierung der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes I. *Ber Dtsch Bot Ges* 73: 221-226
- Vogt U (2001) Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* L. and *Sambucus nigra* L.. *J Exp Bot* 52: 1527-1536
- Vogt UK (1998) Strukturell-funktionelle Koordination von Wasserleitung und Transpiration als Grundlage des Hydroökologischen Konstitutionstyp bei Kräutern, Stauden und Sträuchern. Dissertation. HHU Düsseldorf. 230 p
- Vogt UK, Lösch R (1999) Stem water potential and leaf conductance: A comparison of *Sorbus aucuparia* and *Sambucus nigra*. *Phys Chem Earth (B)* 24: 121-123
- von Willert DJ, Matyssek R, Herppich W (1995) Experimentelle Pflanzenökologie: Grundlagen und Anwendungen. Thieme-Verlag, Stuttgart. 344 p
- Waggoner PE, Furnival GM, Reifsnyder WE (1969) Simulation of the microclimate in a forest. *For Sci* 15: 37-45
- Wallin G, Linder S, Lindroth A, Rantfors M, Flemberg S, Grelle A (2001) Carbon dioxide exchange in Norway spruce at the shoot, tree and ecosystem scale. *Tree Physiol* 21: 969-976
- Wardle P (1961) *Fraxinus excelsior* L.. *J Ecol* 49: 739-751
- Waring RH, Roberts JM (1979) Estimating water flux through stems of Scots pine with tritiated water and phosphorus-32.. *J Exp Bot* 30: 459-471
- Webb RA (1972) Use of the boundary line in the analysis of biological data. *J Hort Sci* 7: 309-319
- Weibel FP, Boersma K (1995) An improved stem heat balance method using analog heat control. *Agric For Meteorol* 75: 91-208
- Whitehead D (1998) Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiol* 18: 633-644
- Wieser G (2000) Seasonal variation of leaf conductance in a subalpine *Pinus cembra* during the winter months. *Phyton-Ann Rei Bot* 40: 185-190
- Wiltshire JJJ, Wright CJ, Colls JJ, Unsworth MH (1995) Effects of heat balance stem-flow gauges and associated silicone compound on ash trees. *Agric For Meteorol* 73: 135-142
- Wronsky EB, Holmes JW, Turner NC (1985) Phase and amplitude relations between transpiration, water potential and stem shrinkage. *Plant Cell Environ* 8: 613-622
- Wullschlegel SD, King AW (2000) Radial variation in sap velocity as a function of stem diameter and sapwood thickness in yellow-poplar trees. *Tree Physiol* 20: 511-518
- Wullschlegel SD, Meinzer FC, Vertessy RA (1998) A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiol* 18: 499-512
- Zimmermann MH (1983) Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, New York
- Zweifel R, Item H, Häslér R (2000) Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees* 15: 50-57
- Zweifel R, Item H, Häslér R (2001) Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiol* 21: 869-877
- Zwieniecki MA, Holbrook NM (1998) Diurnal variation in xylem hydraulic conductivity in white ash (*Fraxinus americana* L.), red maple (*Acer rubrum* L.) and red spruce (*Picea rubens* (Sarg.)). *Plant Cell Environ* 21: 1173-1180
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Holbrook NM (2001) Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus americana*. *J Exp Bot* 52: 257-264

Anhang

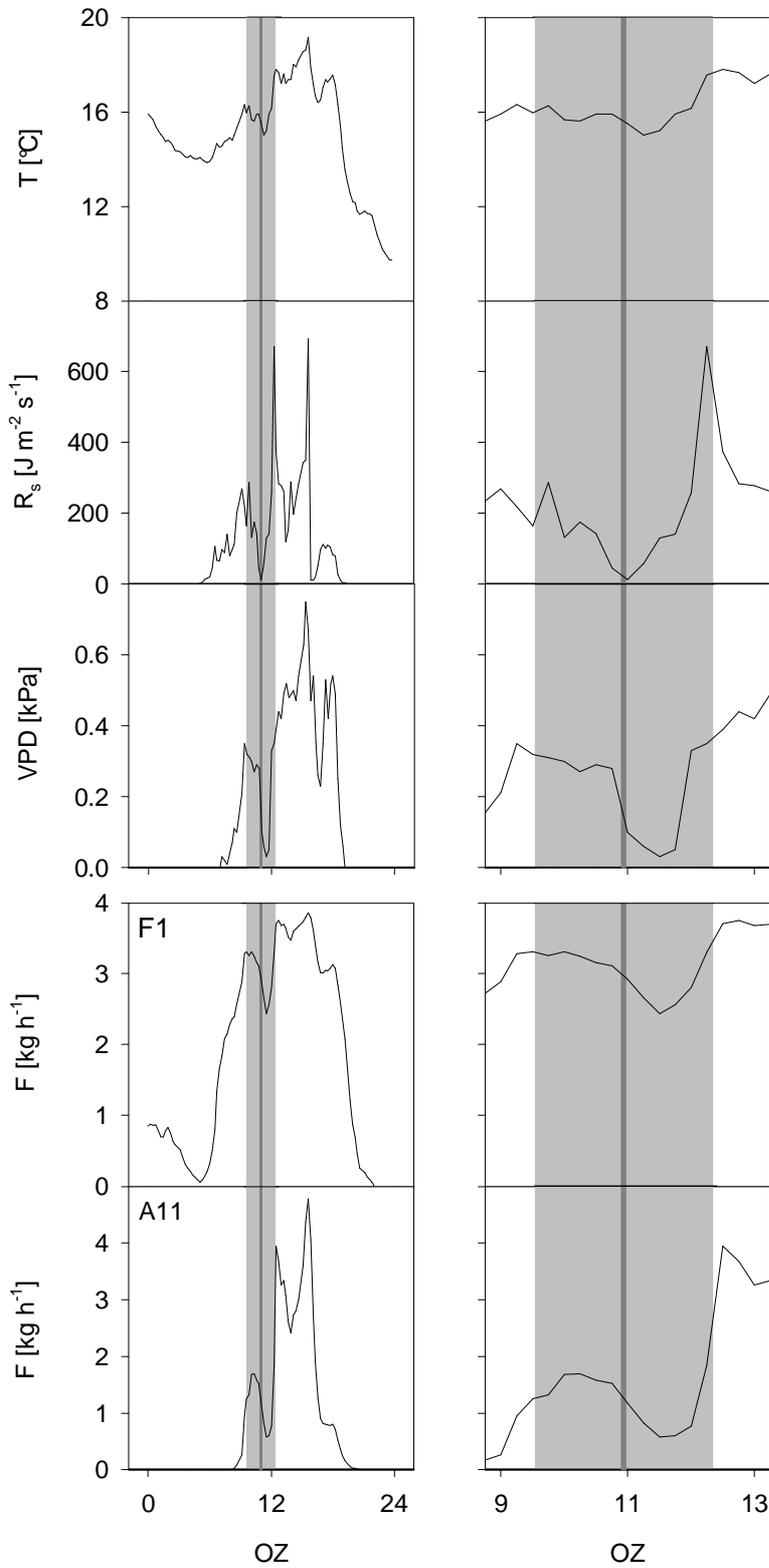


Abb. A1: Sonnenfinsternis über Mitteleuropa am 11 Aug 99. Sie begann in Düsseldorf um 9:39h OZ, erreichte ihren Höhepunkt von 10:57 – 11:00h OZ (95.6 % Bedeckung, dunkelgrau) und war um 12:19h OZ beendet. Dargestellt sind der diurnale Verlauf der Lufttemperatur (T), der Globalstrahlung (R_s), des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie der Xylemsaftfluß (F) von F1 und A11.

Danksagung

Mein erster Dank gilt Herrn Prof. Dr. Rainer Lösch, der mich nach einem kurzen Ausflug ins Voralpenland wieder in seiner Abteilung aufgenommen hat. Seine Großzügigkeit bei der technischen Ausstattung des Projekts und seine vielfältig gewährte Hilfsbereitschaft ging weit über das zu erwartende Maß hinaus.

Zwei Kollegen haben meine Arbeit manchmal kritisch, aber meistens hilfreich begleitet. Fr. Dr. Ute Vogt hat bereits über das Gelingen meiner Diplomarbeit gewacht und darf für sich in Anspruch nehmen, auch meine Doktormutter zu sein. Dr. Dirk Gansert beeindruckte mich immer wieder durch seine ernsthafte und gründliche Arbeitsweise. Etwas davon hat hoffentlich abgefärbt.

Herrn Dipl.-Biol. Andreas Engelen und Fr. Prof. Dr. Sieglinde Ott vom Institut für Botanik danke ich für die Hilfe bei der Erstellung der lichtmikroskopischen Bilder.

Dissertationen führen fast unweigerlich zu einer phasenweisen Blockade anderer Lebensfunktionen. Ich danke daher meinen Freunden für ihre Geduld und ihren Zuspruch im nicht immer ganz einfachen Umgang mit dem Betroffenen.

Nicht zuletzt möchte ich meinen Eltern, Johanna und Franz Stöhr, danken. Sie haben mich unterstützt, solange ich denken kann. Und in Krisenzeiten fand sich immer eine tröstende Kalorie auf ihrem Tisch.