

# Xylem-Saftfluss und Sauerstoffversorgung im Stamm von *Betula pendula*

EINFLUSS VON XYLEM-SAFTFLUSS UND GASKONZENTRATIONEN AUF DIE  
SAUERSTOFFVERSORGUNG DES XYLEMS VON *BETULA PENDULA*

**Inaugural - Dissertation**

**zur**

**Erlangung des Doktorgrades**

**der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät**

**der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf**

**vorgelegt von**

**Markus Burgdorf  
aus Düsseldorf**

**2006**

Aus dem Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik  
der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf

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

Referent: Prof. Dr. R. Lösch

Koreferent: Prof. Dr. U. Schurr

Tag der mündlichen Prüfung: 25.1.2007

# INHALTSVERZEICHNIS

|          |  |           |
|----------|--|-----------|
| <b>1</b> | <b><u>EINLEITUNG</u></b>   | <b>6</b>  |
| <b>2</b> | <b><u>MATERIAL UND METHODEN</u></b>  | <b>10</b> |
| 2.1      | UNTERSUCHTE ART: <i>BETULA PENDULA</i> .....   | 10        |
| 2.2      | LAGE DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHE, KLIMATISCHE UND EDAPHISCHE BESONDERHEITEN                                    | 14        |
| 2.2.1    | KLIMATISCHE BESONDERHEITEN DES UNTERSUCHUNGSGEBIETS .....  | 15        |
| 2.2.2    | BODEN UND GRUNDWASSER .....  | 18        |
| 2.2.3    | ÜBERSICHT ÜBER DAS FORSCHUNGSGELÄNDE, POSITIONEN DER MESSINSTRUMENTE.....                                  | 19        |
| 2.3      | AKTUELLE VEGETATION IM UNTERSUCHUNGSGELÄNDE .....  | 20        |
| 2.3.1    | VEGETATIONSÜBERSICHT .....   | 20        |
| 2.3.2    | STANDORTE DER UNTERSUCHTEN BIRKEN-INDIVIDUEN.....  | 21        |
| 2.4      | ERFASSTE PARAMETER .....   | 22        |
| 2.4.1    | MIKROKLIMA .....   | 22        |
| 2.4.2    | BODENFEUCHTE: TDR-SENSORIK.....  | 23        |
| 2.4.3    | DIE VPD-BERECHNUNG .....   | 23        |
| 2.4.4    | SAFTFLUSS UND SAUERSTOFFUMSATZ IM XYLEM.....   | 25        |
| 2.4.5    | XYLEM-SAFTFLUSSMESSUNGEN NACH GRANIER .....  | 26        |
| 2.4.6    | XYLEM-SAFTFLUSSMESSUNG MIT <i>STEM HEAT BALANCE</i> - SAFTFLUSSMANSCHETTEN .....                           | 36        |
| 2.4.7    | MESSUNGEN DES STAMM-WASSERPOTENTIALS.....  | 40        |
| 2.4.8    | OPTISCHE MESSUNG DER SAUERSTOFFKONZENTRATION .....   | 45        |
| 2.4.9    | ENTNAHME VON BOHRKERNEN, FÄRBUNGSEXPERIMENTE .....   | 49        |
| 2.5      | DETAILLIERTE BESCHREIBUNG UND ABWANDLUNGEN DER MESS-METHODIK.....  | 51        |
| 2.5.1    | DER ZUGANG ZUM XYLEM UNTER WASSER.....   | 51        |
| 2.5.2    | DER GASPHASEN-ZUGANG ZUM XYLEM.....  | 54        |
| 2.5.3    | VORUNTERSUCHUNG ZUR SAFTFLUSS- UND SAUERSTOFFMESSUNG MIT DEN NEU ENTWICKELTEN<br>APPLIKATIONSGERÄTEN ..... | 56        |
| 2.5.4    | AUFBAU DES SAFTFLUSS- UND SAUERSTOFFMESSFELDS IM JAHR 2001 .....   | 56        |
| 2.5.5    | VARIATIONEN DER SAUERSTOFFMESSUNGEN IN RINDE UND XYLEM IM JAHR 2001.....                                   | 57        |
| 2.5.6    | VARIATIONEN DER XYLEM-SAUERSTOFFMESSUNG MIT ERGÄNZENDEN MESSUNGEN IN DER GASPHASE.                         | 60        |
| 2.5.7    | BERECHNUNG NÄCHTLICHER SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN MIT EINER ATMUNGSFUNKTION.....                            | 63        |
| 2.5.8    | ERWEITERUNG DER GRANIER-SAFTFLUSSMESSUNGEN IM JAHR 2002.....   | 63        |
| 2.5.9    | HOCHAUFLÖSENDE UND VERGLEICHENDE SAFTFLUSSMESSUNGEN IN DEN JAHREN 2003 UND 2004 .....                      | 64        |
| <b>3</b> | <b><u>ERGEBNISSE</u></b>   | <b>65</b> |
| 3.1      | MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD.....   | 65        |
| 3.1.1    | JAHRESÜBERSICHT DER BODEN- UND LUFTTEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE UND LUFTFEUCHTE .....                       | 65        |
| 3.1.2    | JAHRESÜBERSICHT DER GLOBALSTRAHLUNG, DER BODENFEUCHTE UND DES VPD.....                                     | 71        |
| 3.2      | XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG.....  | 79        |
| 3.2.1    | XYLEM-FÄRBUNGEN IN DEN JAHREN 2001 BIS 2004 ALS GRUNDLAGE DER SAFTFLUSSBERECHNUNGEN .                      | 79        |
| 3.2.2    | HOCH AUFLÖSENDES XYLEMSAFTFLUSS-TIEFENPROFIL IM TAGESGANG.....   | 83        |
| 3.3      | XYLEM-SAFTFLUSS IM JAHRESGANG .....  | 89        |
| 3.3.1    | SAISONALES EINSETZEN DES XYLEMSAFTFLUSSES IN VERSCHIEDENEN SEKTOREN DES STAMMES.....                       | 89        |
| 3.3.2    | XYLEM-SAFTFLUSS-JAHRESÜBERSICHTEN FÜR DIE JAHRE 2001 BIS 2004.....   | 90        |
| 3.3.3    | SUMMEN DES JAHRES-WASSERUMSATZES MEHRJÄHRIG UNTERSUCHTER BIRKEN.....                                       | 94        |

|           |  |            |
|-----------|--|------------|
| 3.4       | XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA .....   | 96         |
| 3.4.1     | GLOBALSTRAHLUNG UND SAFTFLUSSGESCHWINDIGKEIT IM JAHR 2000.....                                 | 96         |
| 3.4.2     | XYLEMSAFTFLUSS-TAGESSUMMEN, VPD UND BODENFEUCHTE IM JAHRESGANG 2001 BIS 2004.....              | 98         |
| 3.4.3     | XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VON DER BODENFEUCHTE.....                                      | 104        |
| 3.4.4     | XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM VPD .....  | 107        |
| 3.4.5     | GLOBALSTRAHLUNGSMESSUNG VERSCHIEDENER KLIMASTATIONEN IN RELATION ZUM SAFTFLUSS.....            | 111        |
| 3.4.6     | XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VON DER GLOBALSTRAHLUNG.....                                   | 113        |
| 3.5       | XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL .....  | 117        |
| 3.5.1     | XYLEM-SAFTFLUSSGESCHWINDIGKEITEN AN VERSCHIEDENEN STELLEN DES STAMMES .....                    | 117        |
| 3.5.2     | XYLEMSAFTFLUSS-GESCHWINDIGKEITEN VERSCHIEDENER BIRKEN IM JAHR 2001.....                        | 118        |
| 3.5.3     | VERGLEICH VERSCHIEDENER METHODEN ZUR BESTIMMUNG DES XYLEM-SAFTFLUSSES 2003 .....               | 124        |
| 3.6       | XYLEM-WASSERPOTENTIAL .....  | 127        |
| 3.7       | SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS .....  | 134        |
| 3.7.1     | PRINZIPIELLE MUSTER VON SAUERSTOFFKONZENTRATION UND XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG.....             | 134        |
| 3.7.2     | O <sub>2</sub> -KONZENTRATIONEN ÜBER UND IN DER RINDE UNTER HYPOXISCHEN AUSSENBEDINGUNGEN..... | 137        |
| 3.7.3     | XYLEM-SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UNTER NATÜRLICHEN UND KONTROLLIERTEN BEDINGUNGEN.....          | 141        |
| 3.8       | SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN DER GASPHASE DES XYLEMS.....                                      | 146        |
| 3.8.1     | SAISONALE VERLÄUFE VON XYLEM-SAFTFLUSSRATEN UND SAUERSTOFFUMSÄTZEN .....                       | 146        |
| <b>4</b>  | <b><u>DISKUSSION</u></b> .....   | <b>150</b> |
| 4.1       | XYLEMSAFTFLUSS .....   | 150        |
| 4.1.1     | AUSWERTUNG DER XYLEMSAFTFLUSS-TIEFENPROFILE .....  | 150        |
| 4.1.2     | GESAMT-WASSERUMSATZ.....   | 152        |
| 4.1.3     | XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VON DER BODENFEUCHTE.....                                      | 154        |
| 4.1.4     | XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM VPD .....  | 155        |
| 4.1.5     | XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VON DER GLOBALSTRAHLUNG.....                                   | 156        |
| 4.1.6     | XYLEM-WASSERPOTENTIAL, XYLEM-SAFTFLUSS UND WURZELDRUCK .....                                   | 157        |
| 4.1.7     | BEWERTUNG DER MESSMETHODIK: VOR- UND NACHTEILE HOCHAUFLÖSENDE MESSUNGEN .....                  | 159        |
| 4.1.8     | SAFTLEITENDER XYLEMANTEIL UND GESAMTWASSERUMSATZ.....  | 161        |
| 4.2       | SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE .....                                | 162        |
| 4.2.1     | UNTERWASSERZUGANG ZUM XYLEM UND SAUERSTOFFMESSUNGEN IM XYLEMSAFT .....                         | 162        |
| 4.2.2     | WECHSELNDE HYPOXIE IM XYLEM - SAUERSTOFFVERSORGUNG ÜBER DEN SAFTFLUSS.....                     | 165        |
| 4.2.3     | TAGESZYKLUS DER SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN DER BELAUBTEN PHASE.....                          | 167        |
| 4.2.4     | RINDEN-SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN, XYLEM-SAFTFLUSS UND TEMPERATUR .....                         | 171        |
| 4.2.5     | JAHRESZEITLICHE VERÄNDERUNGEN DER XYLEM-SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN .....                        | 172        |
| <b>5</b>  | <b><u>ZUSAMMENFASSUNG</u></b> .....  | <b>176</b> |
| <b>6</b>  | <b><u>LITERATUR</u></b> .....  | <b>179</b> |
| <b>7</b>  | <b><u>ABBILDUNGSVERZEICHNIS</u></b> .....  | <b>191</b> |
| <b>8</b>  | <b><u>TABELLENVERZEICHNIS</u></b> .....  | <b>202</b> |
| <b>9</b>  | <b><u>DANKSAGUNG</u></b> .....   | <b>204</b> |
| <b>10</b> | <b><u>ERKLÄRUNG</u></b> .....  | <b>205</b> |

# ABKÜRZUNGEN UND SYMBOLE

|                          |  |
|--------------------------|--|
| A                        | Fläche   |
| $c_p$                    | Spezifische Wärme der Luft [ $\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$ ]  |
| $c_{\text{H}_2\text{O}}$ | Spezifische Wärmekapazität des Xylemsafts ( $\approx \text{H}_2\text{O} = 4.186 \text{ J g}^{-1} \text{K}^{-1}$ )  |
| $^{\circ}\text{C}$       | Temperatur in der Einheit Grad Celsius   |
| $\Delta$                 | Delta, Differenz   |
| dT                       | Temperaturdifferenz [ $^{\circ}\text{C}$ ]   |
| h                        | Stunde   |
| $\text{H}_2\text{O}$     | Chemische Formel für Wasser  |
| kPa                      | Kilopascal   |
| $K_{\text{sh}}$          | Wärmeleitfähigkeit der Isolierung (Dynagage) [ $\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$ ]   |
| $K_{\text{st}}$          | Wärmeleitfähigkeit des Sprosses (Dynagage; für Holzgewächse: $0.42 \text{ W m}^{-1} \text{K}^{-1}$ )   |
| mol                      | Stoffmenge, entspricht $6,022 \cdot 10^{23}$ Molekülen   |
| PAR                      | <u>Photosynthetic Active Radiation</u> = Photosynthetisch aktive Strahlung   |
| PPFD                     | <u>Photosynthetic Photon Flux Density</u> = Photosynthetische Photonenflussdichte  |
| $P_{\text{in}}$          | Heizleistung (Dynagage) [W]  |
| R                        | Widerstand [ $\Omega$ ] (Dynagage und Granier-Sensoren)  |
| R                        | Allgemeine Gaskonstante ( $8.3143 \text{ J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ )  |
| $R^2$                    | Bestimmtheitsmaß   |
| s                        | Sekunde  |
| SA                       | <u>Sap-conducting Area</u> = Fläche des xylemsaftleitenden Gewebes [ $\text{cm}^2$ ]   |
| SFV                      | <u>Sap Flow Velocity</u> = Xylemsaft-Geschwindigkeit [ $\text{m h}^{-1}$ ]   |
| t                        | Zeit   |
| T                        | Temperatur [ $^{\circ}\text{C}$ ]  |
| TDP                      | <u>Thermal Dissipation Probes</u> (nadelförmige Xylem-Saftfluss-Sensoren)<br>TDP10, TDP 30, TDP 50: Xylem-Saftfluss-Sensoren der Längen 10, 30 und 50 mm |
| TDR                      | Time Domain Reflectometry (Methode der Bodenfeuchtemessung)  |
| U                        | Heizspannung [V]   |
| VPD                      | <u>Vapor Pressure Deficit</u> = Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft  |

---

# 1 EINLEITUNG

---

Sauerstoff ist die Basis für das Leben auf diesem Planeten. Ohne ihn wären die meisten uns bekannten Lebensvorgänge, insbesondere die viel Energie freisetzende Endoxidation, in nahezu sämtlichen lebenden Zellen unmöglich. Lebende Zellen finden sich dabei auch dort, wo man sie vielleicht nicht direkt vermuten mag, beispielsweise im Inneren von Bäumen und Sträuchern im Holzkörper der Stämme und Äste. Neben Wasser müssen daher pflanzenintern auch Gase, insbesondere Sauerstoff und Kohlendioxid, über beträchtliche Strecken transportiert werden (von Höhnel 1879, Russow 1882, Haberlandt 1914, Gansert 2003). Sauerstoff wird in lebenden Zellen für Atmungsprozesse benötigt, Kohlendioxid entsteht bei oxidativen Abbauprozessen. Die Zuführung des Sauerstoffs auf dem Diffusionsweg ist vor allem über kurze Distanzen in hinreichendem Umfang möglich.

Während Blätter mit ihrem großen Oberflächen-Volumen-Verhältnis und ihrer Fähigkeit zur Sauerstoffproduktion prinzipiell keine Sauerstoff-Versorgungsprobleme haben, ergibt sich dieses Problem bei Organen mit großer dreidimensionaler Ausdehnung: Die lebenden Gewebe im Inneren von Spross und Wurzel von Bäumen (Holzparenchyme etc.) brauchen eine kontinuierliche Sauerstoffversorgung. Manche Pflanzen, die an das Wachstum auf sehr nassen und damit extrem sauerstoffarmen Böden angepasst sind, haben daher Strategien entwickelt die interne Sauerstoffversorgung zu verbessern. Dabei spielen Effekte der Thermoosmose (Grosse & Schröder 1986, Buchel & Grosse 1990, Grosse et al. 1992, Grosse 1997) sowie der Venturi-Ventilation (Strand & Weissner 2002) eine bedeutende Rolle.

Effekte der Rindenphotosynthese können die Sauerstoffzehrung der äußeren Gewebe mindern, tragen jedoch besonders unter Schwachlichtbedingungen im Unterholz nicht wesentlich zur Sauerstoffversorgung bei (Pfanzen 1999, Pfanzen & Aschan 2001, Aschan et al. 2001, Wittmann et al. 2001, Pfanzen et al. 2002).

Mit zunehmender Distanz zur Atmosphäre können sich schon in Jungpflanzen Sauerstoffdefizite ergeben, wie man es beispielsweise an hohen Ethanolkonzentrationen und gesteigerter Alkohol-Dehydrogenaseaktivität im Zentrum von Sprossen nachweisen konnte (Kimmerer & Stringer 1988). Es scheinen dabei jedoch keine direkten Relationen zwischen anaerobem Metabolismus und der Rindendicke zu bestehen. Demnach müssen Prozesse an der Sauerstoffversorgung der inneren, wasserleitenden Xylemgewebe beteiligt sein, die sich

## EINLEITUNG

nicht allein durch normale Diffusion erklären lassen, denn Diffusion kann nur über kurze Wegstrecken zu einer ausreichenden Sauerstoffversorgung führen (Eklund 2000, Grosse 1997, Sortz & Hietz 2006).

Durch das Interzellularensystem wird prinzipiell auch eine Versorgung auch der nicht direkt an der Oberfläche gelegenen Pflanzengewebe mit Sauerstoff ermöglicht (Hook et al. 1972). Dies trifft im Spross vor allem für die Sauerstoffversorgung von Phloem und Markstrahlen zu. Zentral liegende Gewebe werden durch Gasdiffusionsprozesse mit Sauerstoff versorgt, die sich zum Teil durch das Diffusionsgesetz von Graham („Grahams law“) quantifizieren lassen. Des Weiteren wirken auch die bereits erwähnten Prozesse der Thermoosmose (Grosse 1997). Diese Vorgänge werden im Detail, weil bisher bei der Untersuchung des pflanzlichen Gaswechsels weitgehend unberücksichtigt, im Diskussionsteil erläutert und zu den in vorliegender Studie gewonnenen Ergebnissen in Beziehung gesetzt. Insbesondere bei der Thermoosmose dürfen Wärmeflüsse und Aufheizungsprozesse von Boden und Stamm nicht unberücksichtigt bleiben (vergleiche Abbildung 1, Abbildung 89).

Allerdings sind Gasdiffusionsprozesse zwischen Peripherie und Spross-Inneren an eine Gaswegigkeit des Kambiums gebunden, welche bisher nur bei einer begrenzten Anzahl von Bäumen nachgewiesen wurde (Hook & Brown 1972, Buchel & Grosse 1990). Es gibt Baumarten, wie beispielsweise die hier untersuchte Art, welche eine Undurchlässigkeit des Kambiumrings zeigen (Hook et al. 1972).

Im wasserleitenden Xylemgewebe sind die Interzellularräume stark reduziert. Dies optimiert den Saftflussprozess und vermindert die Gefahr der Emboliebildung. Die gleichwohl bestehende Erfordernis der Sauerstoffversorgung der paratrachealen und tracheidalen lebenden Zellen macht es wahrscheinlich, dass die lebenden Gewebe im Holzparenchym auch über den Xylemsaftstrom mit Sauerstoff versorgt werden können (Burgdorf et al. 2003, Eklund 1990, Gansert 2003, Sortz & Hietz 2006). Insbesondere bei hohen Xylem-Wassergehalten kann es nach Modellrechnungen von Sortz und Hietz (2006) ohne eine Sauerstoffversorgung über den Xylemsaft zu erheblichen Sauerstoffdefiziten im Xylem-Inneren kommen. Demnach besitzt das Wasser, welches bereits bei der Aufnahme durch die Wurzeln des Baumes Sauerstoff in gelöster Form mit sich führt, eine entscheidende Bedeutung auch für die Sauerstoffversorgung im Stamminneren.

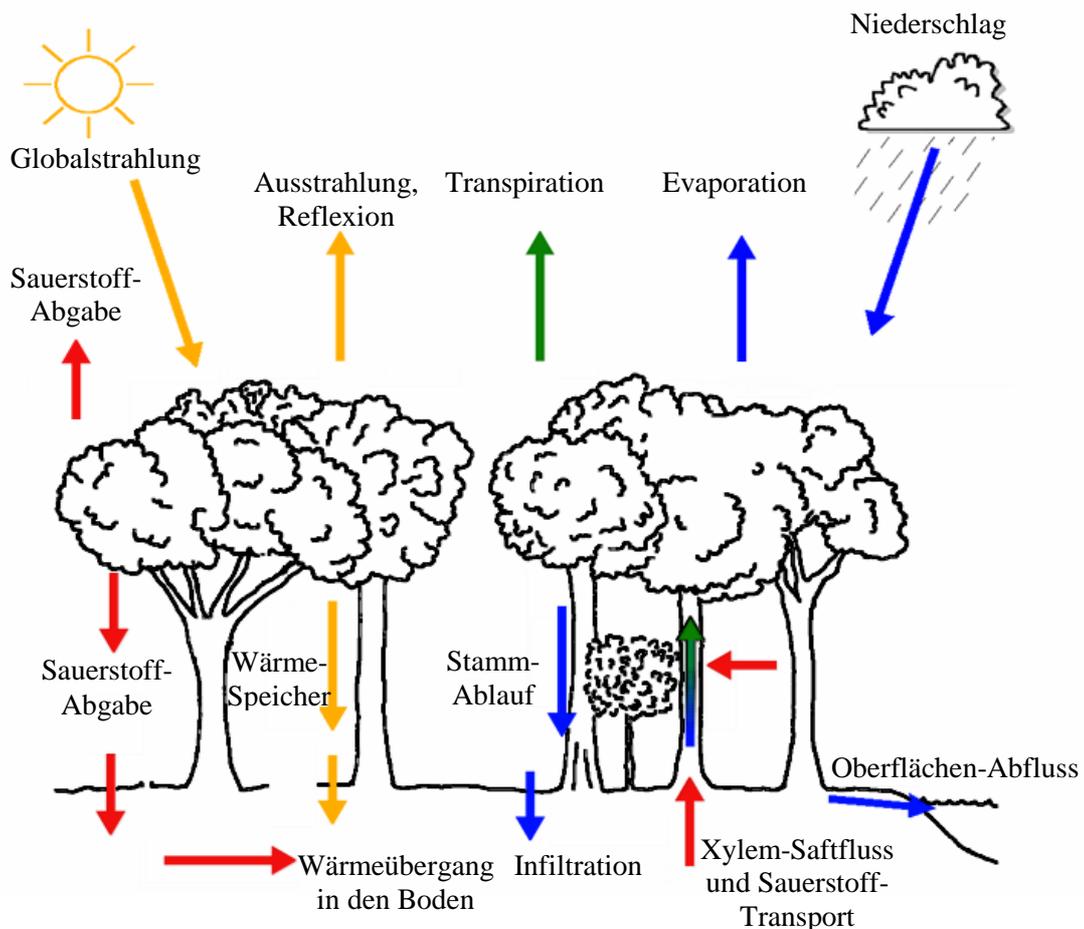


Abbildung 1: Energie-, Wasser- und Sauerstoffhaushalt eines Waldökosystems, rot: Sauerstoff, gelborange: Strahlung und Wärmeflüsse, blau: Wasser, nach Motzer (2003), stark verändert und ergänzt

Die vorliegende Arbeit konzentriert sich auf die Aspekte des Wasserumsatzes natürlich gewachsener Hängebirken und der Sauerstoffversorgung in deren Stammbereich. Die Ergebnisse erlauben eine hochauflösende Quantifizierung des Tages- und Jahresverlaufs von Saftfluss und Sauerstoffkonzentrationen im Xylemgewebe. In diesem Zusammenhang wurden auch die den Wasserumsatz beeinflussenden Klimaparameter (vergleiche Abbildung 1) erfasst und in ihrer Wirkung auf Wasserhaushalt und Sauerstoffumsatz ausgewertet.

Der zeitliche Verlauf des Xylemsaftflusses, der Verbrauch von Sauerstoff durch stoffwechselaktive Parenchyme im Xylem und der Gastransport durch den Xylemsaft stehen bei den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen im Vordergrund. Ebenso wurden Erkenntnisse darüber gewonnen, inwiefern und mit welchem zeitlichen Verlauf der Stammbereich von Bäumen (am Beispiel der Art *Betula pendula*) für Sauerstoff permeabel ist. Zudem wurde in diesem Zusammenhang die radiale Verteilung des Wassertransports im

## EINLEITUNG

Xylem von sieben Birkenindividuen mehrjährig in Hochauflösung gemessen und der Wasserumsatz auf Tages-, Monats- und Jahresbasis bilanziert.

Um die beschriebenen Messungen besser quantifizieren und die Transportwege des Xylemsafts wie auch des darin gelösten Sauerstoffs genauer lokalisieren zu können, wurde bei den Messungen in den Jahren 2002 und 2003 der Xylemsaftstrom in seiner räumlichen Tiefenverteilung mit einer Weiterentwicklung der Granier-Messmethode zur Quantifizierung des Saftstroms im Xylem erfasst; diese Messungen wurden mit Hilfe der „*stem heat balance*“ - Methode überprüft.

Die Ergebnisse der Freiland-Sauerstoffmessungen im Xylem unter natürlichen Bedingungen wurden durch zusätzliche Experimente unter kontrollierten Bedingungen (Temperatur, Beschattung, Sauerstoffkonzentration) ergänzt.

Transportprozesse im Xylem, insbesondere solche, bei denen der Xylem-Saftfluss untersucht wurde, standen auch bei vorherigen Forschungsprojekten in der Düsseldorfer Abteilung Geobotanik immer wieder im Vordergrund. In diesen Forschungsprojekten wurden Erkenntnisse über den Mechanismus des Xylemsaftstroms erzielt (Vogt 1998, Vogt & Lösch 1999, Burgdorf 1999). Ebenso wurden Modelle entwickelt, um den Wasserumsatz bei verschiedenen Pflanzen zu quantifizieren (Aschan 1998, *Carex*: Busch 2000, *Fraxinus*: Stöhr 1998, 2004, *Fraxinus*, *Acer*: Stöhr 2003, *Betula*: diese Arbeit, Schmidt 1997). Die dabei gewonnenen Erfahrungen flossen in unterschiedlichem Umfang in die Konzeption dieser Arbeit ein und ermöglichten die langfristige und zeitlich wie räumlich hochauflösende Xylem-Saftflussmessung.

---

## 2 MATERIAL UND METHODEN

---

Für das Vorhaben wurden etablierte Messmethoden (Erfassung von Klimaparametern und Bodenfeuchte) mit Geräten kombiniert, die in dieser Form erstmals für biologisch-ökophysiologische Fragestellungen Verwendung fanden. Dabei wurde bei der Entwicklung dieser neuartig eingesetzten Geräte mitgewirkt (insbesondere photooptische Sauerstoff- und im Profil hochauflösende Xylem-Saftfluss-Sensoren sowie deren elektrische Verschaltung). Zudem wurden verschiedene Eigenkonstruktionen zur Applikation derartiger Sensoren entwickelt. Die Messorte und Messkampagnen, bei denen das aus diesen Entwicklungsarbeiten zusammengeführte Instrumentarium erfolgreich eingesetzt wurde, werden nachfolgend detailliert beschrieben.

### 2.1 UNTERSUCHTE ART: *BETULA PENDULA*

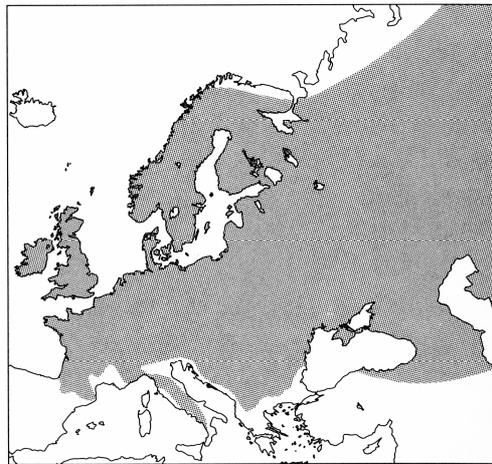
Sämtliche Experimente wurden an natürlich gewachsenen Hängebirken (*Betula pendula* ROTH, Syn. *B. verrucosa* EHR.) im Forschungsgelände Neandertal der Universität Düsseldorf durchgeführt.



Abbildung 2: *Betula pendula* (mittig Baum 3 der in den Experimenten beprobten Individuen) aus Richtung SO im September 2002

MATERIAL UND METHODEN  
UNTERSUCHTE ART: BETULA PENDULA

Es wurden vitale, ausgewachsene Bäume mit einem Umfang von 40 bis 60 cm (vgl. Godet 1986, Wagenführ 1996) und einer Höhe von durchschnittlich 20 m ausgewählt (Eine Ausnahme war Baum 8 mit einem Durchmesser von 9 cm. Er wurde aufgrund der an diesem Baum angewandten Messmethode der *stem heat balance* - Saftflussmessung gewählt, da diese keine höheren Stammdurchmesser erlaubte). *Betula pendula* ist, wie *Abbildung 2* zeigt, die dominierende höherwüchsige Gehölzart auf der Untersuchungsfläche. Genauere Angaben zu den ausgewählten Untersuchungsobjekten finden sich bei der Vegetationsbeschreibung (2.3.2 Standorte der untersuchten Birken-Individuen).



*Abbildung 3: Verbreitung von Betula pendula im westeuropäischen Raum, nach Banfi & Consolino 2002*

Birken sind in Europa nach Norden bis 65° nördlicher Breite, nach Osten bis nach Sibirien, nach Süden bis Italien und über den Balkan bis zum Kaukasus verbreitet (siehe *Abbildung 3*). Im europäischen Bergland sind sie bis auf 2000 m Höhe anzutreffen (Berner Oberland, Tessin, Pyrenäen: Godet 1986). Sie bevorzugen trockene bis sandige Böden. *Betula pendula* tritt in Deutschland auf etwa drei Viertel eines Rasters von 10 x 10 km auf. Am Ort ihres Vorkommens sind Birken oft herrschend oder sie treten in größeren Gruppen auf.

*Betula pendula* ist eine Halblichtpflanze. Dies bedeutet, dass sie meist bei vollem Licht wächst, aber auch noch im Schatten bis etwa 30% relativer Beleuchtungsstärke wachsen kann (Ellenberg 1992). Nach 20 bis 30 Jahren blühen Birken erstmals. Die im Herbst angelegten männlichen Kätzchen erreichen kurz nach dem Blattaustrieb eine Größe von 10 cm und sind ungestielt. Die weiblichen Kätzchen verharren den Winter über im Knospenstadium und kommen erst mit den neuen Trieben zum Vorschein. Sie sind mit 4 cm deutlich kleiner,

MATERIAL UND METHODEN  
UNTERSUCHTE ART: BETULA PENDULA

dichtblütig und hellgrün. Während der Blütezeit stehen sie im Gegensatz zu den männlichen Kätzchen aufrecht, neigen sich aber nach dem Verblühen nach unten. Im Herbst werden die mit Fruchtschuppen versehenen Nüsschen vom Wind verbreitet; diese sind auch in mageren Böden keimungsfähig (Ellenberg 1996), keimen jedoch nicht im eigenen Schatten. Infolgedessen wachsen Birken natürlicherweise in Schlägen, in lichten Laub- und Nadelwäldern, auf Mooren, in Magerwiesen, Heiden und, wie am Messort im Versuchsgelände, in Steinbrüchen. Sie vertragen sowohl feuchte als auch trockene, mäßig nährstoff- und basenarme, humose Böden aller Art.

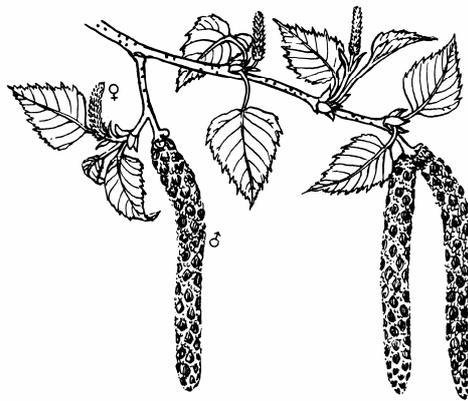


Abbildung 4: Männliche Kätzchen hängend und weibliche Kätzchen aufrecht abstehend (Rothmaler 1991)

Die Borke von *Betula pendula* ist bei älteren Bäumen rissig, dunkelbraun bis schwarz und kaum wasserdurchlässig. Zwischen den schwarzen Bereichen liegen weiße, glatte Partien, welche in vorliegender Studie bevorzugt für Sauerstoffmessungen genutzt wurden. Unter der Borke, die bei älteren Bäumen eine Dicke von mehreren Zentimetern erreichen kann, schließt sich der gelblichweiße Holzkörper der Birke an. Das Holz ist weich, elastisch und schwer spaltbar. Optisch können Splint- und Kernholz nicht voneinander unterschieden werden.

Die Hängebirke ist ein Flach- und Intensivwurzler mit Herzwurzelsystem (Oberdorfer 1994). Dabei kann die Bewurzelung gut an den Standort angepasst werden (Köstler et al. 1968, Trockenbrodt 1995). Birken können ein Alter von 120 Jahren und eine Wuchshöhe von 28 m erreichen. Damit war bei den meisten am Messort anzutreffenden Birken die endgültige Wuchshöhe bereits erreicht.

Das Holz der Hängebirke ist zerstreutporig. Kernholzbildung erfolgt verzögert und ist fakultativ, verstockend unter Thyllenbildung. Es konnte bei den untersuchten Gehölzen nur sehr vereinzelt beobachtet werden (Wagenführ 1996).

## MATERIAL UND METHODEN

UNTERSUCHTE ART: BETULA PENDULA

Für den Wassertransport im Xylem wichtig ist die Isolierung der Netzgefäße vom Grundgewebe. Dieses Gewebe ist größtenteils homogen aufgebaut und wird aus Fasertracheiden gebildet (Braun 1970). Die Tüpfel zwischen Holzstrahlen und Gefäßen sind klein und die Perforationsplatten der Gefäße leiterförmig durchbrochen (Jurzitza 1987, Schweingruber 1993, Wagenführ 1996, Abbildung 5).

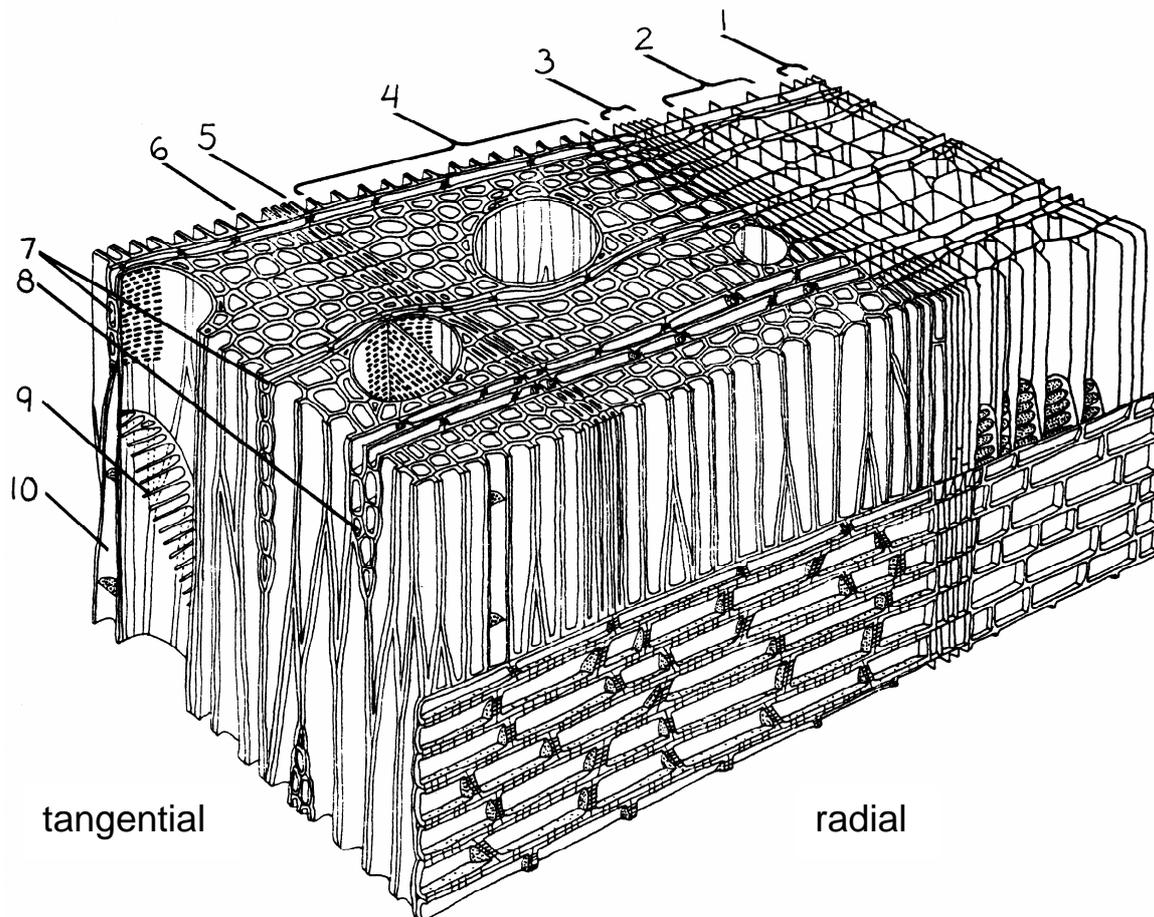


Abbildung 5: Räumliche Darstellung eines Quer-, Radial- und Tangentialschnitts durch Xylem und Phloem von *Betula*, 1. kollabiertes Phloem, 2. funktionsfähiges Phloem mit Siebröhren, 3. Kambium, 4. diesjähriges Xylem, 5. Jahrringgrenze, 6. letztjähriges Xylem, 7. Markstrahlen, eine Zellschicht breit, 8. Markstrahlen, zwei Zellen breit, 9. großes Xylemgefäß mit leiterförmigen Gefäßdurchbrüchen zwischen den Gefäßelementen und Tüpfelfeld zum Markstrahl oberhalb, 10. axiales Xylem-Parenchym, 1. - 6. radial, nach Lösch (2001), Böhlmann (1994), Romberger et al. (1993)

Durch die leiterförmig durchbrochenen Perforationsplatten zwischen den Leitelementen sowie durch die geringe Länge der Gefäßabschnitte (ca. 0,5 mm) sinkt die hydraulische Leitfähigkeit gegenüber idealen Kapillaren auf 34 bis 38% (Petty 1978). Die vergleichsweise kleinen, aber sehr zahlreichen Leitgefäße des Xylems (min. 30  $\mu\text{m}$ , max. 130  $\mu\text{m}$  Durchmesser, im Mittel 90  $\mu\text{m}$ , 40 bis 60 pro  $\text{mm}^2$ ) haben dabei einen Anteil von



## MATERIAL UND METHODEN

### LAGE DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHE, KLIMATISCHE UND EDAPHISCHE BESONDERHEITEN

Die Höhe über Normalnull (NN) beträgt etwa 60 m. Geomorphologisch gehört das Neandertal zur Hügellandschaft des Niederbergischen Landes und ist in die Lößlehmdcke der Mettmanner Lößterrasse eingesenkt (Woike & Woike 1988).

Geologisch lässt sich das Neandertal dem nördlichen rheinischen Schiefergebirge zuordnen, wobei im Steinbruch selber das Obere Mitteldevon aufgeschlossen und als Massenkalk ausgebildet ist (Richter 1977, 1996). Diese Massenkalke (Abbildung 7) wurden im Steinbruch bis 1950 abgebaut.

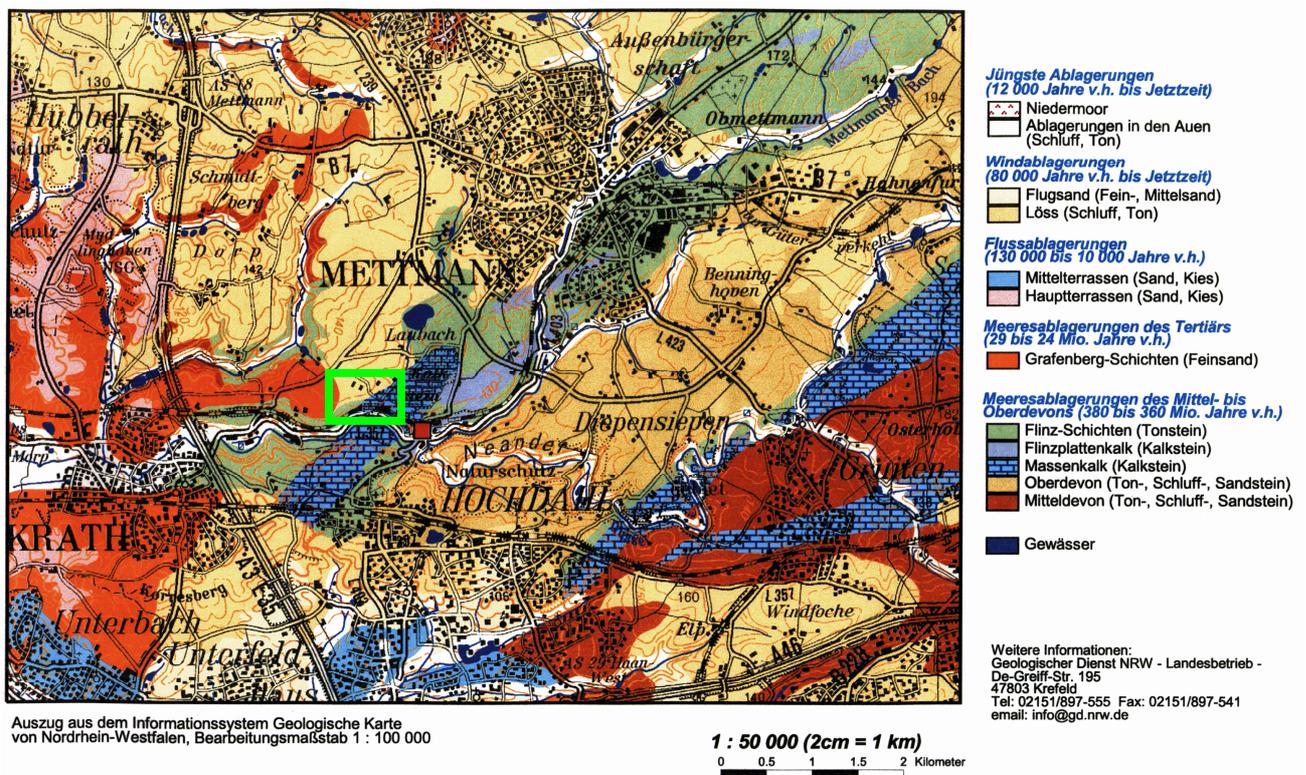


Abbildung 7: Geologische Karte NRW, Auszug Erkrath-Hochdahl, hellgrün umrandet: Lage der Versuchsfläche. Das Gestein besteht aus devonischen Massenkalken (Kalkstein) mit geringen Anteilen von Schluff- und Tonablagerungen in Düsselnähe, nördlich der Düssel wird bis heute Kalk abgebaut

### 2.2.1 KLIMATISCHE BESONDERHEITEN DES UNTERSUCHUNGSGBIETS

Vom Westen herankommende Tiefdruckgebiete bestimmen die Witterung des am westlichen Abhang des Bergischen Landes gelegenen Versuchsgebiets.

Infolgedessen sind die Sommer durch vergleichsweise niedrige Temperaturen gekennzeichnet (Woike & Woike 1988). Im Winter hingegen schwächen die maritimen

## MATERIAL UND METHODEN

### LAGE DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHE, KLIMATISCHE UND EDAPHISCHE BESONDERHEITEN

Luftmassen den Frost ab, es herrscht ein gemäßigtes Klima ohne Extreme (siehe Tabelle 1, Abbildung 8). Die vorherrschenden Westwinde führen an der Luvseite des Berglandes zu Steigungsniederschlägen. Dadurch liegen die Niederschlagsmengen deutlich (ca. 200 Liter/m<sup>2</sup>) höher als im nahe gelegenen Düsseldorf der Niederrheinischen Tiefebene (vergleiche Abbildung 9, Tabelle 2).

Tabelle 1: Klimadaten aus der Neandertal-Umgebung, Mettmann (ca. 159 m über NN):

|                                     |           |                 |
|-------------------------------------|-----------|-----------------|
| Juli-Temperatur-Mittelwert          | + 16,7 °C | wärmster Monat  |
| Januar-Temperatur-Mittelwert        | + 1,9 °C  | kältester Monat |
| Mittlere Temperatur-Jahresamplitude | 14,8 °C   |                 |

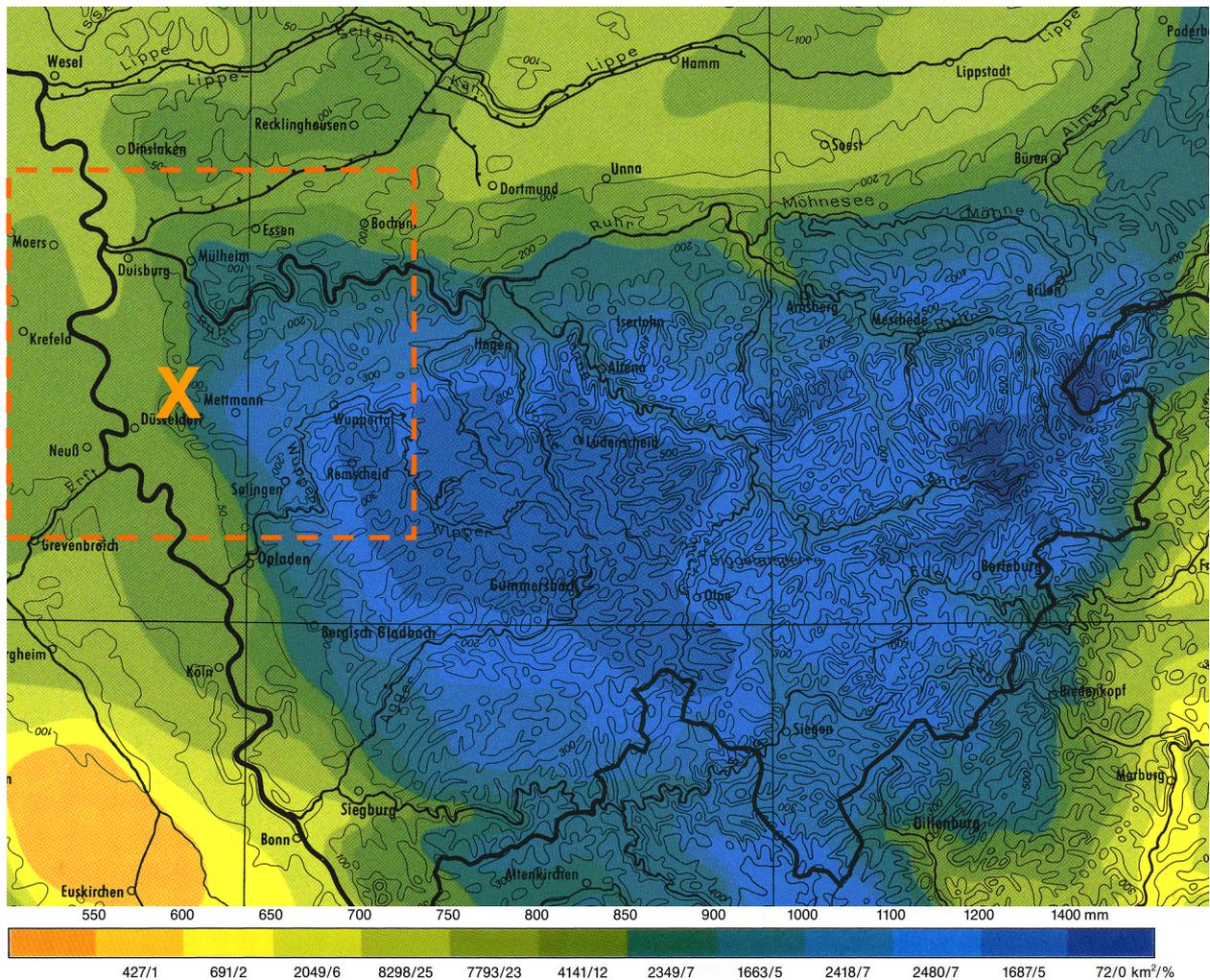


Abbildung 8: Karte der mittleren Jahresniederschläge 1951 – 1980 (KLIMA-ATLAS NRW 1989). Der Rahmen gibt die Lage der nachfolgenden Ausschnittsvergrößerung an, das Kreuz (X) bezeichnet die Position des Neandertals.

## MATERIAL UND METHODEN

### LAGE DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHE, KLIMATISCHE UND EDAPHISCHE BESONDERHEITEN

An durchschnittlich 150 Tagen pro Jahr fallen im Fraunhofer Steinbruch Niederschläge (vgl. Ergebnisse – Abbildung 30 und folgende).

Tabelle 2: Niederschlagswerte des Neandertals und Düsseldorf im Vergleich

|  |               |
|--|---------------|
| <b>Benninghoven</b> (zwischen Mettmann und dem Neandertal, SCHÜTTLER 1952), langfristiger Mittelwert | <b>960 mm</b> |
| <b>Düsseldorf</b> , langfristiger Mittelwert   | <b>751 mm</b> |
| <i>Differenz</i>   | <i>209 mm</i> |

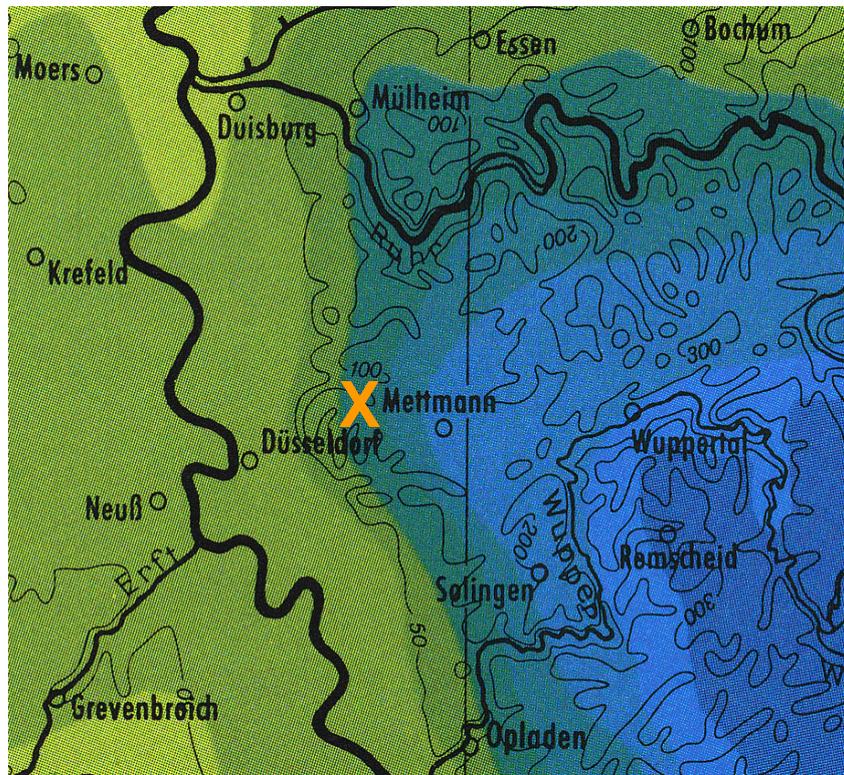


Abbildung 9: Ausschnittsvergrößerung aus der Karte der mittleren Jahresniederschläge. Das Kreuz (X) markiert die Lage des Neandertals (KLIMA-ATLAS NRW 1989)

Im Bereich der unterschiedlich exponierten Felswände finden sich teilweise extreme Mikroklimaunterschiede. Besonders auf der oberen Berme kam es in den Sommermonaten des Jahres 2003 zu unerwarteten Aufheizungen und einer ausgeprägten Trockenphase im Vergleich zur Steinbruchsohle (siehe Klimadaten, Abbildung 33 und Abbildung 38).

#### 2.2.2 BODEN UND GRUNDWASSER

Eine dünne Humusschicht, in der Bodentemperatur und Bodenfeuchte kontinuierlich gemessen wurden (TDR-Sensorik an drei Standorten im Jahr 2001 und an neun Standorten in den Jahren 2002 bis 2004), liegt den harten devonischen Massenkalken auf (Abbildung 7).

Während der Eiszeiten wurde über die Kalke Löß abgelagert, der trotz anthropogener Umgestaltung des Geländes nicht vollständig beseitigt wurde.

Durch die abdichtenden Lößschichten kam es nach starken Niederschlägen am Standort der im Jahr 2000 untersuchten Birke kurzzeitig zu Staunässe. Häufig war im Sommer ein starkes Austrocknen der Böden zu beobachten (vgl. Ergebnisteil). Trotz der Nähe zur Düssel besaß der im Jahr 2000 untersuchte Baum keine Verbindung zum Grundwasser, da der Grundwasserspiegel für den in der Nähe stattfindenden Kalkabbau stark abgesenkt wurde (Wasserstand der Düssel 70 m über NN, Grundwasserstand 65 m über NN (Kren 1988) bzw. 8,2 bis 17,2 m unter der Geländeoberkante (Schmidt 1997)).

Die seit dem Jahr 2001 untersuchten Bäume wachsen auf einer Berme, also auf einer vor mehr als 50 Jahren anthropogen geschaffenen Abstufung des ehemaligen Steinbruchs, die 10 m oberhalb des Talgrundes liegt. Die Bäume sind somit nur über Niederschlags- und Sickerwasser versorgt. Der Boden besitzt dort eine wenige Zentimeter dünne Humusauflage, an die sich ein Kalksteinschotter anschließt, der nach wenigen Dezimetern in festes Kalkgestein übergeht.

Der Boden im Neandertal wurde von Haensler (1997) untersucht und als Rendzina mit einer schwach basischen Bodenreaktion beschrieben. Nach Schmidt (1997) besitzt der Oberboden einen hohen Anteil an nicht verwittertem Grundgestein (55 – 75 %) und damit eine hohe Porosität sowie Wasserwegigkeit, sowohl für eindringendes als auch für verdunstendes Wasser. In 15 bis maximal 20 cm Tiefe wird überall im Gelände das Ausgangsgestein der Bodenbildung erreicht, Hohlräume erreichen eine Tiefe von bis zu 60 cm (Schmidt 1997).

## MATERIAL UND METHODEN

### LAGE DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHE, KLIMATISCHE UND EDAPHISCHE BESONDERHEITEN

#### 2.2.3 ÜBERSICHT ÜBER DAS FORSCHUNGSGELÄNDE, POSITIONEN DER MESSINSTRUMENTE

In Abbildung 10 ist zur Veranschaulichung des Forschungsgeländes ein Luftbild eingefügt, in dem die Untersuchungsfläche (rot) und die zentrale Klimastation (blau) markiert wurden.

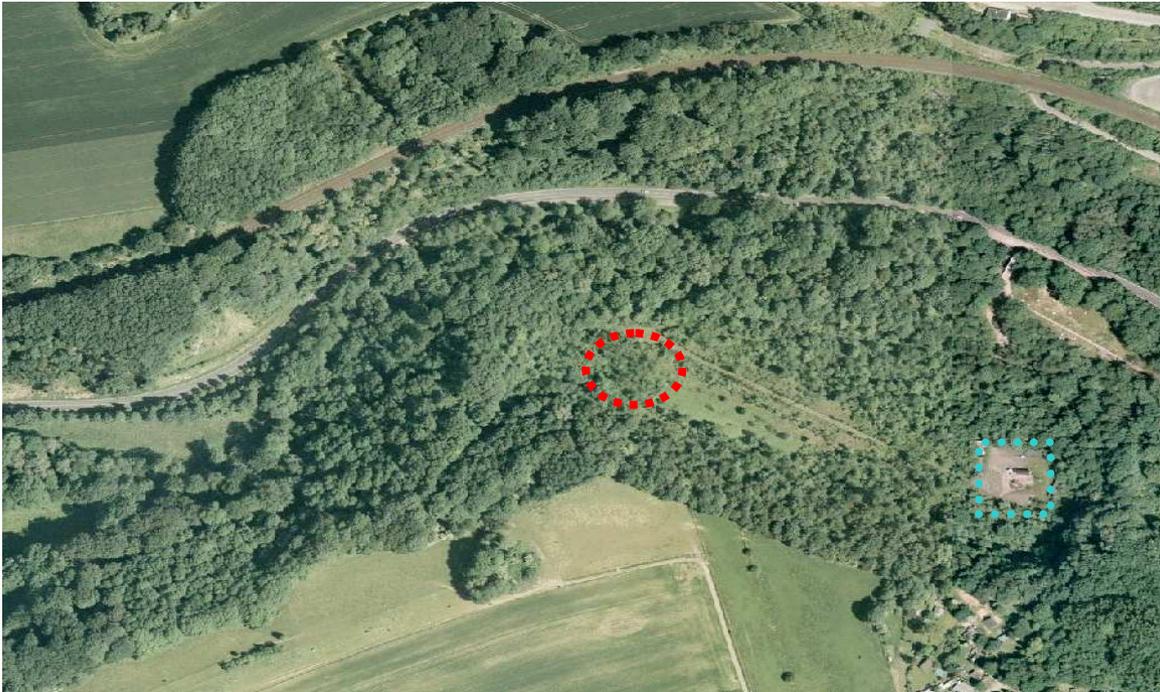


Abbildung 10: Luftbild des Forschungsgeländes, bezogen online über den Geoserver NRW, 2001. *Rot oval gestrichelt* ist die Lage der *Untersuchungsfläche* 2001–2004 angegeben, *hellblau umrahmt* die Position der *Klimastation*.

Zum Erhalt der Artenvielfalt im Naturschutzgebiet Neandertal wurde die fortschreitende Sukzession auf der ersten Berme südöstlich der Untersuchungsfläche durch Rodung der dort wachsenden Gehölze aufgehalten. Dadurch entstand die in Abbildung 10 erkennbare Freifläche, welche sich an das Untersuchungsgebiet anschließt. Die Freistellungsmaßnahme erfolgte im Frühjahr 2001 vor Beginn der Messkampagne auf der Berme.

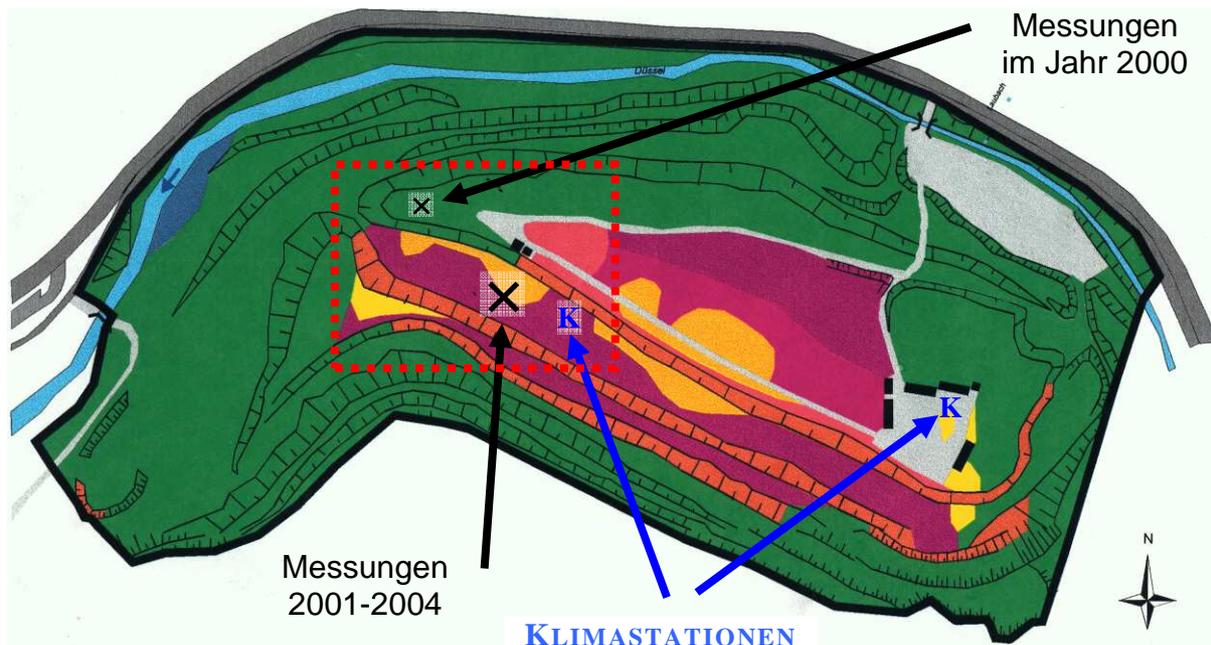


Abbildung 11: Vegetationsverteilung im Fraunhofer Steinbruch, blau K: Klimastationen, X: Standort der untersuchten Birken, rot gestrichelt: nachfolgend vergrößerter Ausschnitt. Karte nach Richter & Lösch 1996, überarbeitet und aktualisiert

## 2.3 AKTUELLE VEGETATION IM UNTERSUCHUNGSGELÄNDE

### 2.3.1 VEGETATIONSÜBERSICHT

Der Fraunhofer Steinbruch wird dominiert vom Fraxino-Aceretum pseudoplatani, dem Eschen-Bergahorn-Schluchtwald, in dessen Bereich auch die im Jahr 2000 untersuchte Birke zu finden ist (Abbildung 11). Die in den Jahren 2001 bis 2004 untersuchten Birken finden sich im *Rhamno-Cornetum sanguinei*. Es ist davon auszugehen, dass sie im Rahmen der natürlichen Sukzession dort seit dem Ende der Abbautätigkeit im Jahr 1950 wachsen.

Zum Zeitpunkt der Messungen war *Betula pendula* dort die dominierende höherwüchsige Gehölzart, nur in geringer Individuenzahl fand sich *Carpinus betulus* (Hainbuche).



Im Unterwuchs der ab 2001 auf der Berme untersuchten Gehölze dominieren *Crataegus monogyna*, der Eingriffelige Weißdorn, sowie verschiedene *Rosa*- und *Rubus*-Arten in der weiteren Umgebung.

### 2.3.2 STANDORTE DER UNTERSUCHTEN BIRKEN-INDIVIDUEN

Birkenindividuen ähnlichen Alters (ca. 50 Jahre) und ähnlicher Wuchshöhe (ca. 20 m) wurden entlang zweier Gradienten ausgewählt, zum einen zwischen abfallender und aufsteigender Steinbruchkante sowie zum anderen zwischen offenerem und geschlossenem Vegetation. Durch eine Freistellungsmaßnahme im Rahmen der Erhaltung einer mittleren Sukzessionsstufe auf der Berme war ein Teil der Gehölzvegetation anthropogen entfernt worden. An diese Freifläche grenzen die Birkenindividuen 1 bis 3, wobei Baum 3 sehr nahe der Steinbruchkante wächst, Baum 1 in ca. 4 m Entfernung eine Zwischenstellung einnimmt und Baum 2, nochmals 2 m weiter südwestlich, näher an der Steilwand des Steinbruchs wächst. Baum 4 befindet sich 8 m nordwestlich von den drei linear angeordneten, vorher genannten Birken. Dieser Baum ist von dichterem Vegetation umgeben und etwa so weit wie Baum 1 von der Steinbruchkante entfernt.

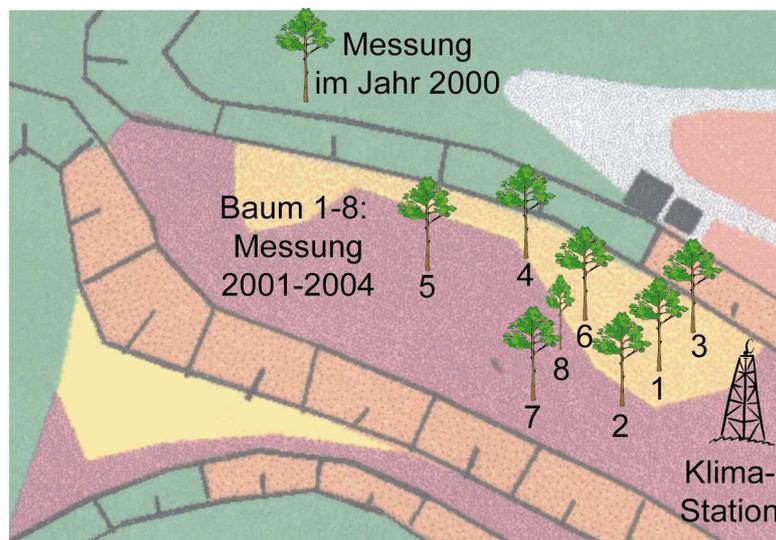


Abbildung 12: Detail der Vegetationskarte mit Lage der untersuchten Birkenindividuen, vgl. Abbildung 11

Ab 2002 wurden die Untersuchungen durch Messungen an mehr Birkenindividuen ergänzt und abgesichert: Die Bäume 5 und 6 ergänzen den Gradienten in die dichtere Vegetation hinein, Baum 6 befindet sich mittig zwischen Baum 1 und Baum 4, Baum 5 ca. 4 m westlich von Baum 4 und somit von dichter Vegetation, besonders *Crataegus monogyna*, umgeben.

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Baum 7 setzt den Gradienten zur Steilwand, ca. 8 m von Baum 6 entfernt, in südwestlicher Richtung fort.

Baum 8 diente zur Vergleichsmessung Granier versus Saftflussmanschetten. Es wurde ein Baum mit einem Durchmessers im Untersuchungsgebiet ausgewählt, der Messungen mit Saftflussmanschetten und Graniersensoren zuließ. Saftflussmanschetten funktionieren nur bei Bäumen mit geringerem bis mittlerem Durchmesser fehlerfrei (bis zu einem maximalem Durchmesser von 9 cm, vgl. 2.4.6 Xylem-Saftflussmessung mit *Stem Heat Balance* - Saftflussmanschetten), für Graniermessungen ist allerdings ein gewisser Mindestdurchmesser des Baumes notwendig (vgl. 2.4.5 Xylem-Saftflussmessungen nach Granier). Baum 8 befindet sich mittig zwischen den Bäumen 6 und 8 und erreicht trotz seines geringen Durchmessers und Alters schon nahezu die Wuchshöhe der umgebenden Birken (ca. 15 m).

## 2.4 ERFASSTE PARAMETER

### 2.4.1 MIKROKLIMA

Auf dem Forschungsgelände Neandertal befindet sich seit 1997 eine zentral gelegene Klimastation mit einem Nettostrahlungssensor (Sternpyranometer nach Dirmhirn, Typ 1269, Fa. Lambrecht), Temperaturmessfühlern für Boden- und Lufttemperatur (Pt-100-Fühler, Fa. Vaisala, Finnland), einem kapazitiven Luftfeuchtesensor (WMP, Fa. Vaisala, Finnland) und einem Niederschlagsmesser (ARG 100 Impuls-Kippwaage, Fa. Driesen+Kern, Deutschland). Die Messwerte werden über einen Data-Logger Grant 1250 (Typ 1259, Grant Instruments Ltd., England) im 15-Minuten-Intervall registriert und gespeichert.

Am Wuchsort der Hängebirken wurden im Jahr 2000 zusätzlich die Luft- und Xylemtemperatur durch einen Data-Logger gleicher Bauart (Grant, Modell 1250) aufgezeichnet. Die Messfühler wurden in der Höhe angebracht, in der auch die Sauerstoffmessung am Baum erfolgte (1,5 m). Als Temperatursensoren dienten verlötete Kupfer-Konstantan-Drähte, die vor direkter Sonneneinstrahlung abgeschirmt wurden. Die Temperaturmessung geschah in 10-Sekunden-Intervallen. Alle fünf Minuten erfolgte die Abspeicherung eines Mittelwerts.

Im Frühjahr 2001 wurde auf der ersten Berme des ehemaligen Steinbruchs eine

Klimastation errichtet, die neben Boden- und Lufttemperatur, PPFD- und Globalstrahlung auch Nettostrahlung und Windgeschwindigkeit direkt am Wuchsort der vier von diesem Jahr an untersuchten Birken erfasste (Eltek Data-Logger, Modell 1000). Von 2001 bis zum Jahr 2005 wurde hier alle 5 Minuten ein Messwertsatz aufgezeichnet.

#### **2.4.2 BODENFEUCHTE: TDR-SENSORIK**

Mit einem CR10x-Loggersystem (Campbell Scientific Ltd., England) fand zusätzlich die Aufzeichnung der Bodenfeuchte an neun Messpunkten (TDR-Sensorik mit den Theta-Sonden Typ ML-1 an den Messpunkten 1 bis 6 und ML-2 bei den Punkten 7 bis 9, UP GmbH, Deutschland) und der Boden- und Lufttemperatur an zwölf Positionen statt (Temperatur 107-Messelemente, Campbell Scientific Ltd., England).

Die TDR-Messung (*Time Domain Reflectometry*) basiert auf der Messung der Dielektrizitätskonstanten im zu untersuchenden Boden. Dafür wird ein 100-MHz-Signal über 60 mm lange Metallstäbe ins Erdreich abgegeben bzw. empfangen (vgl. Manual, Delta T, 1998). Bei Feuchtigkeitsveränderungen ändert sich die Impedanz des Bodens. Ein Teil der Impedanzänderung ist auf Änderungen der Dielektrizitätskonstante des Bodens zurückzuführen. Durch die Wahl einer Signalfrequenz von 100 MHz wird der Anteil der Ionenleitfähigkeit am Messwert minimiert, sodass die Impedanzänderung nahezu vollständig auf Veränderungen der feuchteabhängigen Dielektrizitätskonstante des Bodens beruht. Die Messgeräte sind ab Werk so vorjustiert, dass sie bei bekannter Dielektrizitätskonstante des Bodens ohne zusätzliche Eichung zur Messung eingesetzt werden können. Durch einen linearen Zusammenhang zwischen der Quadratwurzel der Dielektrizitätskonstante  $\theta$  und der Bodenfeuchte in Volumenprozent (Whalley 1993, White et al. 1994) kann mit Hilfe der so ermittelten Messwerte eine kontinuierliche Bodenfeuchtemessung erfolgen.

#### **2.4.3 DIE VPD-BERECHNUNG**

Das VPD („Vapor Pressure Deficit“), auch Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft genannt, beschreibt, anders als die relative Luftfeuchte, die Differenz zwischen maximaler und absoluter Feuchte der Luft (von Willert et al. 1995). Es gibt nach folgender Formel die zur Wasserdampfsättigung fehlende Wasserdampfmenge an:

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

$$\text{VPD} = e^0 - e$$

$e^0$ : Gleichgewichts-, Sättigungsdampfdruck der Luft, maximale Feuchte

$e$ : aktuelle Wasserdampfsättigung der Luft, absolute Feuchte

Da es sich beim VPD um eine Druckdifferenz handelt, besitzt das VPD die Druck-Einheit Kilopascal [kPa].

$e^0$  ist dabei eine temperaturabhängige Größe, für die gilt:

$$e^0 \sim e^{(-E/RT)}$$

E: zwischenmolekulare Bindungsenergie

R: allgemeine Gaskonstante (8.3143 J mol<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup>)

T: Temperatur (K)

Die Formel für die exakte Berechnung von  $e^0$  lautet:

$$\ln e^0 = \Delta H_{\text{verd}} / (R \cdot T) + C$$

$\Delta H_{\text{verd}}$ : Verdampfungsenthalpie

C: Integrationskonstante

Die Verdampfungsenthalpie  $\Delta H_{\text{verd}}$  (Einheit: kJ/mol) entspricht hierbei der Energiemenge, die zugeführt werden muss, damit das Wasser seinen Aggregatzustand von „flüssig“ in „gasförmig“ ändert.  $\Delta H_{\text{verd}}$  nimmt dabei mit steigender Temperatur ab (von -45 kJ/mol bei 0°C auf 0 kJ/mol bei 100°C).

Für den physiologischen Bereich angepasste Näherungsgleichungen (nach von Willert et al. 1995) erlauben die Berechnungen des VPDs anhand folgender Formel für  $e^0$ :

$$e^0 = \exp(52,57633 - 6790,4985/T - 5,02808 \cdot \ln T)$$

Die aktuelle Feuchte  $e$  lässt sich aus  $e^0$  und der relativen Luftfeuchte wie folgt berechnen:

$$e = e^0 * rF/100$$

rF = relative Feuchte

Für die Berechnungen des VPD wurden die Messungen der relativen Luftfeuchte an der zentral gelegenen Klimastation des Neandertals genutzt. Die Lufttemperatur wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet. Die Ergebnisse aller Klimamessungen sind am Anfang des Ergebnisteils zusammengefasst.

#### 2.4.4 SAFTFLUSS UND SAUERSTOFFUMSATZ IM XYLEM

In kontinuierlicher, mehrjähriger Messung wurden der Wasserstrom durch die Leitbahnen der Birken und, als den Stoffwechsel der lebenden Stammgewebe charakterisierender Summenparameter, der Sauerstoffumsatz in verschiedenen Geweben (Rinde, Xylem) quantifiziert. In beiden Fällen mussten minimalinvasiv Sensoren im Xylem platziert werden, ohne dass Metabolismus und Saftstrom durch den Eingriff wesentliche Veränderungen wie Wundatmungseffekte oder Embolien der Leitbahnen erfahren. Die Gefahr eines emboliebedingten Zusammenbruchs der hydraulischen Xylem-Leitfähigkeit wurde minimiert, indem ein Verfahren zur Sensorapplikation im wässrigen Milieu angewandt wurde, durch welches der xyleminterne Unterdruck während der Sensorinsertion im Stamm weitgehend erhalten blieb. Zur Abschätzung der Sauerstoffzehrung des Rindengewebes (in weiteren Messkampagnen wurde dieses an der Messposition unterhalb der aufgesetzten LIPAX-Kammer vor deren Montage entfernt) fanden im Jahr 2001 Sauerstoffmessungen über und im Rindengewebe der Birke statt.

Im Jahr 2002 wurden die Sauerstoffmessungen um Messkampagnen mit beeinflusstem Umgebungsmilieu erweitert (Verminderung der Sauerstoffkonzentration, Stamm-Verdunkelung, Temperaturstabilisierung). Das Xylemsaftfluss-Profil und die Sauerstoffkonzentrationen wurden zudem annähernd ortsgleich im Xylem erfasst.

Auch an von den O<sub>2</sub>-Messungen unbeeinflussten Bäumen der Umgebung fanden Vergleichsmessungen der radiären Saftflussverteilung statt.

### 2.4.5 XYLEM-SAFTFLUSSMESSUNGEN NACH GRANIER

Die Messung des Xylem-Saftflusses erfolgte mit der Methode nach Granier (Granier 1985; Köstner et al. 1998). Das Messprinzip basiert darauf, nach einer punktförmigen Erwärmung des Xylemsaftes die Ausbreitung der Wärme mit Hilfe von Temperatursensoren in Zeitintervallen (hier 30 Sekunden mit Mittelwertbildung alle 5 Minuten) aufzuzeichnen. Die sich ergebende Temperaturdifferenz zwischen Heizquelle und einem unterhalb liegenden Messpunkt kann direkt mit der Xylemsaftflussgeschwindigkeit in Beziehung gesetzt werden.

Eine handelsübliche TDP-Graniersensoreinheit besteht aus zwei Hohladeln (Durchmesser 1,2 mm bei TDP10 und TDP30 sowie 1,65 mm bei TDP50, der Längen 10, 30 und 50 mm, entsprechend der Namensgebung). In beiden Hohladeln befindet sich ein Thermoelement. Beide Thermoelemente sind so miteinander verschaltet, dass eine Temperaturdifferenz gemessen wird (Abbildung 13).

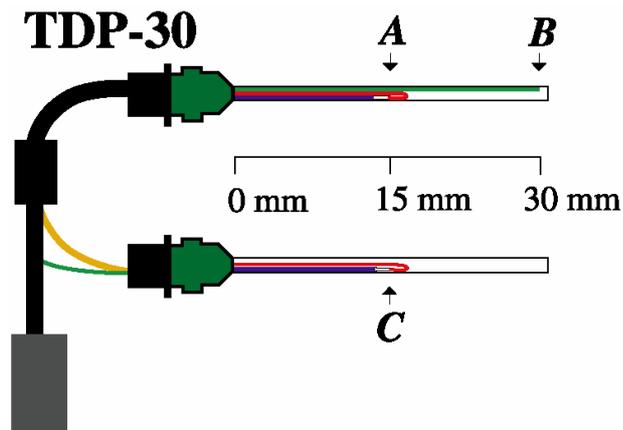


Abbildung 13: Handelsüblicher Einpunkt-Graniersensor mit einem Thermoelement je Sensornadel in Sensormitte (A/C). Durch direkte Verschaltung beider Thermoelemente wird nur die Temperaturdifferenz gemessen, die durch den 30 mm langen Heizdraht (B) im Xylem erzeugt wird.

In der oberen Nadel befindet sich als Sensorheizung zusätzlich zu dem Thermoelement ein Widerstandsdraht, der durch Anlegen einer stabilisierten, konstanten Spannung zwischen 1 und 10 V (hier Spannungen um 4 V), so weit erwärmt wird, bis sich ohne Saftfluss eine Temperaturdifferenz von etwa 10°C einstellt.

Die unterschiedlichen Längen der Sensoren sind an den jeweils unterschiedlichen Holztyp und an den Entwicklungszustand (Alter, Durchmesser) des Baumes angepasst: Je geringer der Durchmesser des Baumes bzw. des saftleitenden Xylems sowie des darüber liegenden

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Bastgewebes ist, desto kürzer kann die Sensornadel gewählt werden, ohne dass es zu Unterschätzungen bei der Berechnung des Saftflusses kommt (vergleiche Abbildung 14).

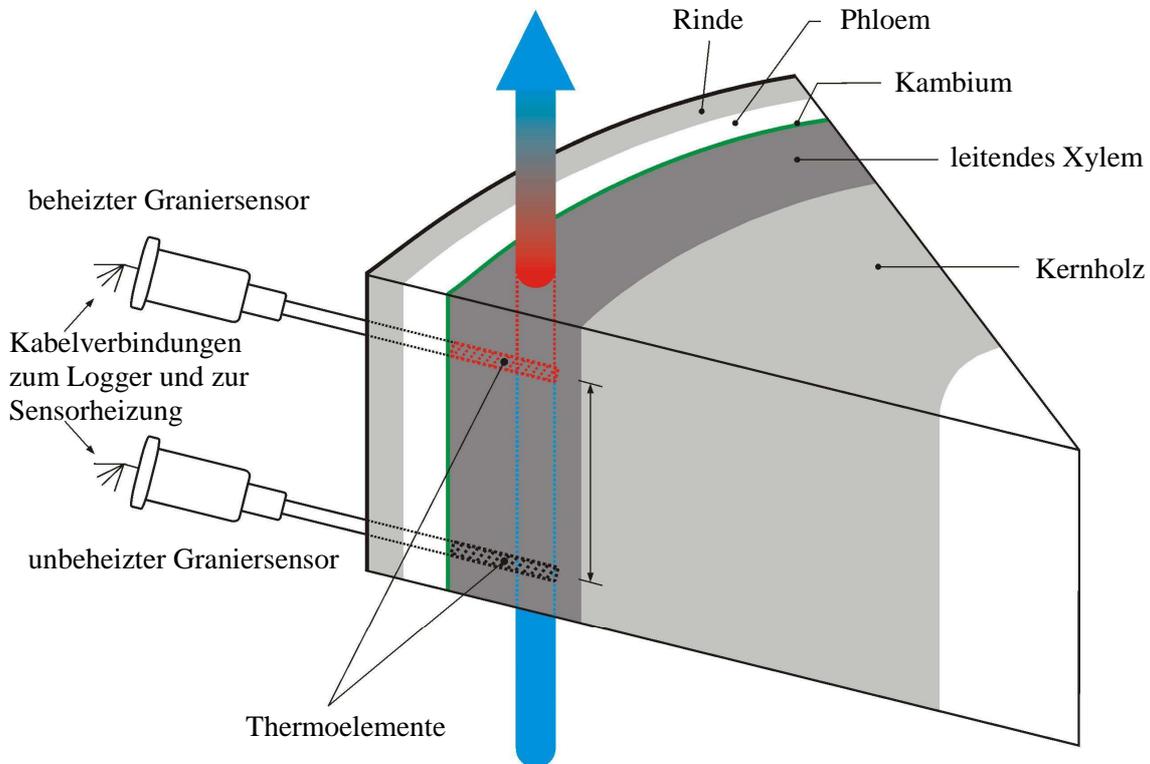


Abbildung 14: Graniersensor nach der Montage, der blaue Pfeil gibt die Richtung des Xylem-Saftflusses an. Nur der dunkelgrau dargestellte Xylembereich leitet den Xylemsaft. Die Graniersensor-Nadeln (rot: beheizt und schwarz unbeheizt) reichen bis nahe ans Ende des saftleitenden Xylems (nach Motzer (2003), verändert und ergänzt).

Allerdings muss sichergestellt werden, dass der überwiegende Teil der Sensornadel in das saftleitende Xylem hineinreicht. Aus diesem Grunde wurde bei den Sensoren mit nur 10 mm Messtiefe vor der Montage ein Großteil des Rindengewebes (90 %, ca. 9 mm) entfernt. So war eine Messung im Xylem gewährleistet.

Im Jahr 2000 wurden vier, im Jahr 2001 16 und in den Jahren 2002 und 2003 40 kombinierte Einheiten TDP 10, 30 und 50 (Thermal Dissipation Probes, Dynamax Inc. der Längen 10, 30 und 50 mm) eingesetzt. Diese wurden entsprechend 10, 30 bzw. 50 mm tief in vorbereitete Bohrlöcher rund um den Stamm in 1,8 m Höhe (oberhalb der Position der Sauerstoffmessung) eingeführt und durch Vaseline sowie Styropor nach außen hin abgedichtet und isoliert (Abbildung 15A und B).

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER



*A: Installation der Granier- Sensoren im 120° Winkel*



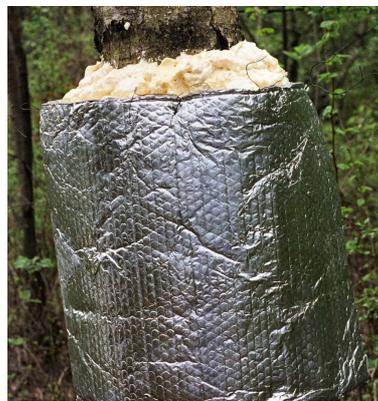
*B: Montage und Abdichtung der Styropor-Isolation*



*C: Montage des Drahtkäfigs als Abstandhalter*



*D: Abdichtung nach oben mit Polyurethan-Montageschaum*



*E: Isolation mit aluminiumbeschichteter Luftkissenfolie*



*F: nach Aushärtung des Montageschaums*

*Abbildung 15: A-E Montage der Graniersensoren. Durch das Aufbringen von Vaseline auf den Zwischenraum zwischen Rinde und Styropor wird das Eindringen von am Stamm ablaufendem Wasser verhindert. Als zusätzliche, sehr haltbare Isolationsmaßnahme hat sich das Abdichten mit Hilfe von Polyurethan-Montageschaum bewährt (Abbildung F im ausgehärteten Zustand). Nach unten hin bleibt die Isolation zur besseren Belüftung und aus Montage- und Kontrollgründen offen.*

Als zusätzliche Regen- und Temperaturisolation wurden die Sensoren gemeinsam durch einen Maschendraht mit darüber liegender Luftkissenfolie sowie Aluminiumfolienumhüllung nach außen hin isoliert. Die Luftkissenfolie wurde zusätzlich an der Oberseite zum Stamm hin mit Silikon (im Jahr 2000) und seit dem Jahr 2001 mit Montageschaum abgedichtet, um eine Beeinträchtigung der Temperaturdifferenzmessung durch Wasser, welches am Stamm hinabläuft, zu verhindern (Abbildung 15C bis F). Die Abschirmung blieb aus Belüftungs-, Wartungs- und Kontrollgründen an der Unterseite offen.

Auf gleiche Art und Weise, jedoch mit einer deutlich verstärkten, dickeren, mehrlagigen Isolationsschicht aus Luftkissenfolie wurden im Jahr 2003 zehn Graniersensoren mit je vier

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Messpunkten pro Sensor montiert (Abbildung 16 und Abbildung 17). Diese wurden speziell zur Analyse der Tiefenverteilung des Saftflusses im Rahmen der vorliegenden Arbeit geplant, getestet und verschaltet und von der UP GmbH, Ibbenbüren, Deutschland als Auftragsarbeiten gefertigt. Die Messpunkte befinden sich hierbei sowohl an der beheizten als auch an der messenden Nadel (vgl. Abbildung 16).

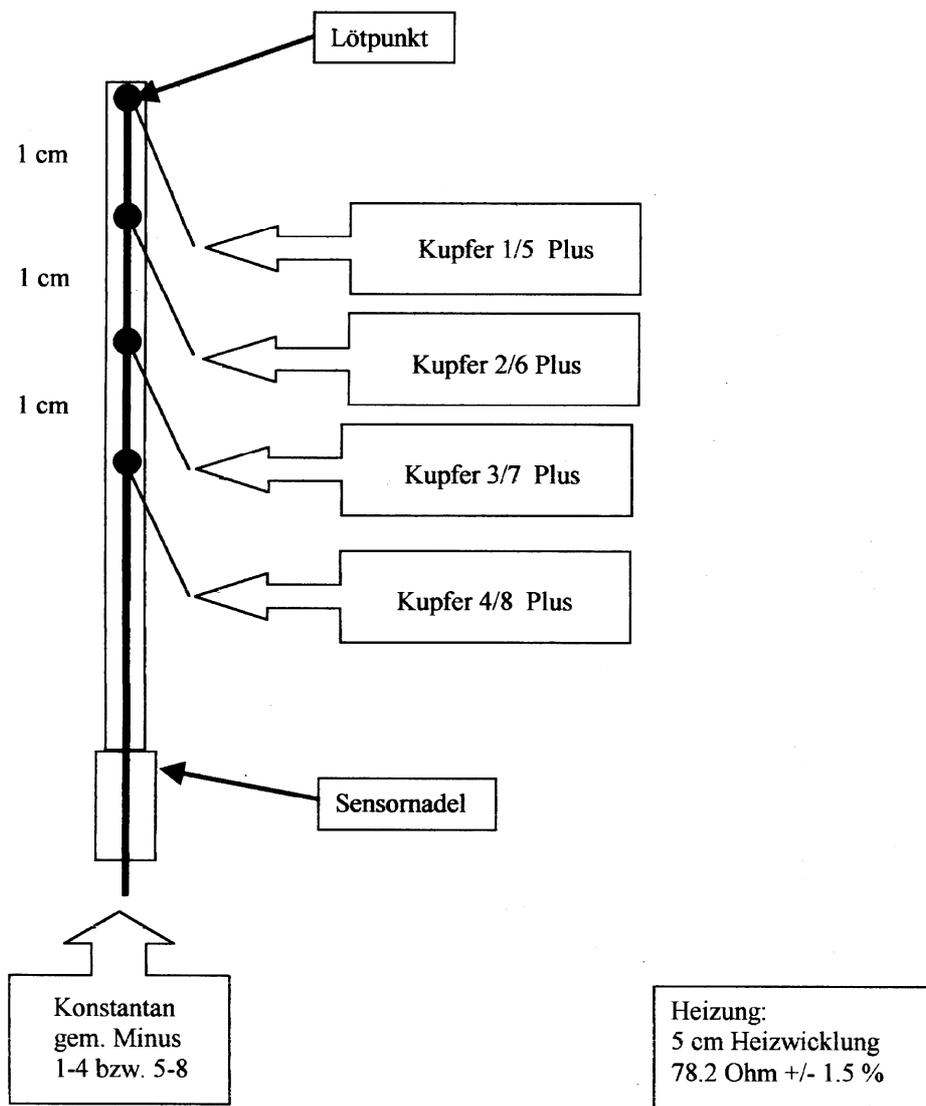


Abbildung 16: Neuartige Sonden zur Granier-Saftflussmessung, geplant, getestet, verschaltet und eingesetzt im Rahmen dieser Doktorarbeit und gebaut in Zusammenarbeit mit der Firma UP, Ibbenbüren, Deutschland. Die vier Messstellen an jeder Sensornadel besitzen einen gemeinsamen Minuspol (Konstantandraht) sowie getrennte Pluspole (Kupferdraht, lackiert zur Isolation).

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Die Verschaltung der Sensoren und die Programmierung des zur Aufzeichnung notwendigen Loggersystems fanden in Eigenarbeit statt. Die mit diesen Tiefenprofil-Sensoren gemessenen Saftflussgeschwindigkeiten wurden mit den Messwerten von standardisierten Granier-Sensoren der Längen 10, 30 und 50 mm (Fa. Dynamax) an den gleichen Baumindividuen verglichen.

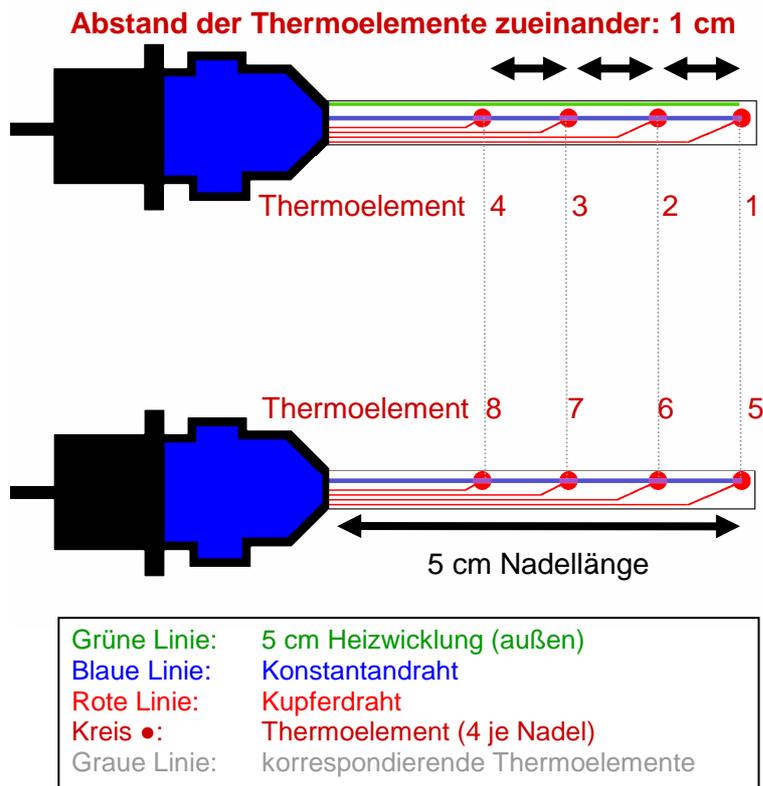


Abbildung 17: Zur Tiefenprofil-Granier-Saftflussmessung werden jeweils zwei der neuartigen Sonden übereinander eingesetzt, die obere beheizt, die untere unbeheizt. Die Abbildung ist nicht maßstabsgetreu. Sie stellt lediglich das Verschaltungsschema der Thermoelemente dar. Im Gegensatz zu den handelsüblichen Sensoren der Firma Dynamax (TDP 10, 30 und 50) wird die Temperaturdifferenz erst bei der Auswertung der Sensormessergebnisse mathematisch und nicht durch die Verschaltung der Sensornadeln physikalisch ermittelt. Temperaturdifferenzen werden zwischen den Messwerten einer beheizten, oberen Nadel und einer unbeheizten unteren Nadel in den jeweiligen Messtiefen berechnet (grau gepunktete Hilfslinien helfen bei der Orientierung in der Abbildung). Die Ermittlung der Temperaturdifferenzen erfolgt, da die Messwerte vom Logger getrennt erfasst werden, erst in einer Tabellenkalkulation. Die Temperatur-Differenzwerte ermöglichen dann die Errechnung der Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten.

Jeweils zwei dieser Sondenpaare wurden an jedem neu ausgewählten Baum eingesetzt, jeweils ein Sondenpaar an Bäumen, die bereits im Jahr 2001 untersucht wurden (Bäume 2 und 3) ergänzend montiert. Die Sensoren erwiesen sich als mechanisch fragil, so dass von zehn

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Sensoren bis Oktober 2002 drei ausfielen. Maximal lieferten acht Sensoren dieses Typs in diesem Jahr gleichzeitig verwertbare Daten.

Im Jahr 2003 wurden die ausgefallenen Sensoren durch neue ersetzt und ein zusätzlicher Baum (Baum 8) mit vier hochauflösenden Graniersensoren (und gleichzeitig mit zwei stammumfassenden Saftflussmanschetten, vgl. 2.4.6 Xylem-Saftflussmessung mit *Stem Heat Balance* - Saftflussmanschetten) bestückt.

Die Messwerterfassung des Temperaturdifferenzsignals erfolgte bei allen Graniersensoren mit Hilfe eines speziellen Mess-Systems mit eingebauter automatischer Datenaufzeichnung: Das Loggersystem *Skye Datahog 2*, *Skye Instruments Ltd., England* wurde im Jahr 2000 genutzt. Danach erfolgte die Datenaufzeichnung ausschließlich mit dem Loggersystem *Campbell CR10X*, *Campbell Scientific Ltd., England* zusammen mit Multiplexern *AM416*, *AM32 AM16/32* des gleichen Herstellers ab dem Jahr 2001, ergänzt durch einen *CR10* und einen *AM32* für die vier hochauflösenden Graniersensoren sowie ein *Flow2*-System, ebenfalls aus einem *CR10* mit Steuerelektronik bestehend, im Jahr 2003 (Abbildung 18). Sämtliche Messwerte wurden im 5-Minuten-Intervall aufgezeichnet.

Aus den aufgezeichneten Temperaturdifferenz-Messwerten wurden nach einer von Granier (1985) empirisch ermittelten Formel die Saftflussgeschwindigkeiten (**Sap Flow Velocity**) errechnet:

$$SFV = 0,119 * \left( \frac{dT_{\max} - dT}{dT} \right)^{1,231}$$

dT : aktuelle Temperaturdifferenz zwischen unbeheizter und beheizter Sensornadel

dT<sub>max</sub> : maximale Temperaturdifferenz

Die maximale Temperaturdifferenz ergibt sich in Nächten, in denen der Saftstrom im Stamm zum Stillstand kommt.

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Kennt man die saftleitende Fläche (Sap conducting Area) des untersuchten Baumes, lässt sich daraus die Massenflussrate  $F$  berechnen:

$$F = SFV * SA$$

Nach Granier et al. (1990) gelten diese Formeln für alle Gehölztypen und sind unabhängig von der untersuchten Pflanzenart.

Clearwater et al. (1999) stellten bei Überprüfungen dieser Messmethode fest, dass ungleichmäßige Saftflussverteilungen im Xylem bei der Granier-Messung zu Abweichungen von bis zu 50% führen können. Besonders hohe Messfehler entstehen, wenn sich nur ein kleiner Teil der Granier-Sensornadel im saftleitenden Xylem befindet.

Die Ergebnisse der Granier-Messungen wurde aus diesem Grunde einmal durch vergleichende Saftflussmessungen mit abweichender Messmethodik (siehe Abschnitt 2.4.6 im Anschluss an diese Beschreibung) sowie durch Anfärbung des saftleitenden Xylems (Abschnitte 2.4.9 und 3.2.1) überprüft und ergänzt. Die Ergebnisse der Färbungsexperimente konnten mit Hilfe einer von Clearwater et al. (1999) entwickelten Korrekturformel genutzt werden, um die Messwertabweichungen zu minimieren.

Hierfür wird die gemessene Temperaturdifferenz  $dT$  anhand folgender Formel korrigiert:

$$dT_{sw} = \frac{dT - ((1 - a) \cdot dT_{max})}{a}$$

a Anteil des saftleitenden Gewebes, das die Sensornadel erfasst

Der korrigierte Wert  $dT_{sw}$  wird an Stelle des Wertes für  $dT$  in die oben dargestellte Formel zur Berechnung der Saftflussgeschwindigkeit eingesetzt. Der Anteil des Xylemsaft leitenden Gewebes  $a$  wurde, soweit möglich, für jeden Sensor durch Färbungsexperimente und Bohrkernauswertung bestimmt.

Zur genaueren Übersicht über die unterschiedlichen Sensorverteilungen in den Jahren 2000 bis 2003 an den Bäumen 1 bis 8 dienen die folgenden Tabellen:

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

*Tabelle 3: Verteilung der ab dem Jahr 2002 eingesetzten Graniersensoren an den Bäumen 1 bis 8:*

| Baum | Umfang<br>[cm] | TDP10<br>(10 mm) | TDP30<br>(30 mm) | TDP50<br>(50 mm) | Vierpunkt<br>(50 mm) |
|------|----------------|------------------|------------------|------------------|----------------------|
| 1    | 54             |                  | 3+1              |                  |                      |
| 2    | 57             |                  | 3+1              |                  | 1                    |
| 3    | 42             |                  | 3+1              |                  | 1                    |
| 4    | 62             |                  | 3+1              |                  |                      |
| 5    | 89             | 2                | 5                | 2                | 4                    |
| 6    | 51             | 1                | 3                | 1                | 2                    |
| 7    | 71             | 2                | 3                | 2                | 2                    |
| 8    | 9              | 2                | 2                | 2                | 4                    |
| tot  |                | 1                | 1                | 1                |                      |

Dabei bedeuten 3+1 Sensoren, dass jeweils drei Sensoren im 120°-Winkel um den Baum verteilt sowie einer ca. 40 cm unterhalb des sich ergebenden Sensorrings montiert wurden, um dazwischen die Installation einer O<sub>2</sub>-Messkammer zu ermöglichen. Diese Sensorverteilung wurde in den Jahren 2000 und 2001 benutzt (zur Anordnung vgl. Abbildung 26).

*Tabelle 4: Übersicht über die Anzahl der verwendeten Graniersensoren verschiedener Länge mit einem Messpunkt und der Profil-Graniersensoren mit vier Messpunkten in den Jahren 2000 bis 2004*

| Jahr | TDP 10 | TDP 30 | TDP 50 | Vierpunkt |
|------|--------|--------|--------|-----------|
| 2000 |        | 3+1    |        |           |
| 2001 |        | 16     |        |           |
| 2002 | 6      | 28     | 6      | 8         |
| 2003 | 6      | 28     | 6      | 14        |
| 2004 | 6      | 28     | 6      | 12        |

Im Jahr 2002 wurde zwischen den O<sub>2</sub>-Messkammern je ein Vierpunkt-Graniersensor bzw. je ein TDP10-, TDP30- und TDP50-Sensor montiert. An den Bäumen ohne Sauerstoffmessung wurden jeweils zwei Vierpunkt-Graniersensoren sowie mindestens ein TDP10, drei TDP30 (wiederum im 120°-Winkel) und ein TDP50 montiert (vgl. Abbildung 29), an den Bäumen 5 und 7 je zwei TDP10, TDP30 und TDP50. Nur an Baum „tot“, einem abgestorbenen Exemplar, wurden anfangs drei, später zwei Sensoren als Test auf Klimaeinflüsse eingesetzt (Nullwerteichung der Sensoren).

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

*Tabelle 5: Übersicht über Ausrichtung und Montagehöhen der verwendeten Graniersensoren verschiedener Länge mit einem Messpunkt, die fettgedruckte Nummerierung gilt für die Bäume 1 bis 4*

| <b>Nummer</b> | <b>Montagehöhe [cm]</b> | <b>Himmelsrichtung</b> | <b>Baum Nr.</b> | <b>TYP</b> | <b>Sensorklänge [mm]</b> |
|---------------|-------------------------|------------------------|-----------------|------------|--------------------------|
| <b>1</b>      | 170                     | S                      | 1               | TDP        | 30                       |
| <b>2</b>      | 170                     | W                      | 1               | TDP        | 30                       |
| <b>3</b>      | 170                     | N                      | 1               | TDP        | 30                       |
| <b>4</b>      | 120                     | SO                     | 1               | TDP        | 30                       |
| <b>5</b>      | 110                     | N                      | 2               | TDP        | 30                       |
| <b>6</b>      | 110                     | O                      | 2               | TDP        | 30                       |
| <b>7</b>      | 110                     | S                      | 2               | TDP        | 30                       |
| <b>8</b>      | 90                      | N                      | 2               | TDP        | 30                       |
| <b>9</b>      | 180                     | N                      | 3               | TDP        | 30                       |
| <b>10</b>     | 180                     | SW                     | 3               | TDP        | 30                       |
| <b>11</b>     | 180                     | O                      | 3               | TDP        | 30                       |
| <b>12</b>     | 140                     | O                      | 3               | TDP        | 30                       |
| <b>13</b>     | 180                     | S                      | 4               | TDP        | 30                       |
| <b>14</b>     | 180                     | W                      | 4               | TDP        | 30                       |
| <b>15</b>     | 180                     | O                      | 4               | TDP        | 30                       |
| <b>16</b>     | 150                     | O                      | 4               | TDP        | 30                       |

*Tabelle 6: Übersicht über Ausrichtung und Montagehöhen der verwendeten Graniersensoren verschiedener Länge mit einem Messpunkt, die kursive Nummerierung für die Bäume 5 bis 7 (in den Diagrammen durch ein vorgestelltes N gekennzeichnet, je 16 Sensoren wurden an einen Multiplexer angeschlossen)*

| <b>Nummer</b> | <b>Montagehöhe [cm]</b> | <b>Himmelsrichtung</b> | <b>Baum Nr.</b> | <b>TYP</b> | <b>Sensorklänge [mm]</b> |
|---------------|-------------------------|------------------------|-----------------|------------|--------------------------|
| <i>1</i>      | 90                      | N                      | 6               | TDP        | 10                       |
| <i>2</i>      | 145                     | N                      | 6               | TDP        | 30                       |
| <i>3</i>      | 180                     | N                      | 6               | TDP        | 50                       |
| <i>4</i>      | 180                     | O                      | 6               | TDP        | 30                       |
| <i>5</i>      | 180                     | S                      | 6               | TDP        | 30                       |
| <i>6</i>      | 90                      | N                      | 5               | TDP        | 10                       |
| <i>7</i>      | 145                     | N                      | 5               | TDP        | 30                       |
| <i>8</i>      | 180                     | N                      | 5               | TDP        | 50                       |
| <i>9</i>      | 180                     | SO                     | 5               | TDP        | 30                       |
| <i>10</i>     | 180                     | SW                     | 5               | TDP        | 30                       |
| <i>11</i>     | 90                      | SW                     | 7               | TDP        | 10                       |
| <i>12</i>     | 145                     | SW                     | 7               | TDP        | 30                       |
| <i>13</i>     | 180                     | SW                     | 7               | TDP        | 50                       |
| <i>14</i>     | 90                      | NNO                    | 7               | TDP        | 10                       |
| <i>15</i>     | 145                     | NNO                    | 7               | TDP        | 30                       |
| <i>16</i>     | 180                     | NNO                    | 7               | TDP        | 50                       |

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Bei der Montage der drei verschieden langen Graniersensoren wurde der kürzeste Sensor (10 mm) jeweils unten angeordnet, der 30 mm lange Sensor in der Mitte und der längste (50 mm) oben. Dabei wurden die Sensoren zueinander um etwa 10 cm seitlich und 30 cm in der Höhe zueinander versetzt, sodass eine Störung der Sensoren untereinander weitgehend ausgeschlossen werden konnte.



Abbildung 18: Multiplexereinheit AM16/32 mit Spannungsregulator AVRDC und Anschlusskabel für maximal acht Mehrpunkt-Graniersensoren. Silicagel in den oben sichtbaren Beuteln bindet Feuchtigkeit und verhindert so die Korrosion der elektronischen Geräte. Die Abwärme des Spannungsregulators wirkt zusätzlich kondensationsmindernd.

Im Jahr 2003 wurden in 1,25 m Höhe die vier hochauflösenden Graniersensoren am neu hinzugekommenen Baum 8 im 90°-Winkel zueinander angeordnet, darunter erfolgte in 0,75 m Höhe die Installation der TDP 30-Sensoren gleichartig (siehe Abbildung 19).

Zur Eichung der Graniermessungen auf Saftflussraten wurden am gleichen Baum (8) zwei Saftflussmanschetten (Dynamax Inc., Logan, Texas, USA) jeweils im Abstand von 50 cm zu den Graniersensoren und mit einem Abstand von 1 m zueinander montiert. Zum Schutz gegen lokale Aufheizungen bzw. Abkühlungen wurde der gesamte untere Stammbereich bis zur obersten Saftflussmanschette mit fünf Lagen Luftkissenfolie abgedeckt, jeweils zur Belüftung unten offen. Die oberste Ummantelung wurde zum Stamm hin wiederum mit Montageschaum abgedichtet (in der Zeichnung sind die Abdichtungen und Isolationen der Übersicht halber nicht dargestellt, zur Veranschaulichung das Foto in Abbildung 19 oben links beachten).

**2.4.6 XYLEM-SAFTFLUSSMESSUNG MIT *STEM HEAT BALANCE* - SAFTFLUSSMANSCHETTEN**

Das Messprinzip der Saftflussmanschetten basiert auf *stem heat balance*. Bei dieser Methodik wird die Massenflussrate des Xylemsafts aus den Wärmeströmen am gesamten Stamm bei konstanter Energiezufuhr berechnet (Sakuratani 1984, Smith & Allen 1996).

Die dafür eingesetzte Saftflussmanschette besteht aus einer Heiz-Widerstandsfolie, welche von einer Korkschiicht umgeben ist. Den Abschluss der Manschette nach außen bildet eine 1,5 cm dicke Isoprenschicht. In die Korkschiicht sind mehrere Gruppen von Thermoelementen eingearbeitet. Zwei zueinander vertikal versetzt angeordnete Gruppen von Thermoelementen sind paarweise oberhalb und unterhalb der Heizfolie miteinander verschaltet, eine dritte Gruppe bildet einen Ring hinter der Heizfolie, jeweils paarweise verschaltet mit Thermoelementen zwischen Kork- und Isoprenschicht und misst so die radiale Temperaturdifferenz und damit die Wärmeleitung in diese Richtung.

Setzt man eine gute thermische Isolierung voraus, so ist die über die Heizfolie übertragene Wärme nur abhängig von der anliegenden Spannung. Die Leistung  $P_{in}$  ergibt sich gemäß van Bavel (1993):

$$P_{in} = \frac{U^2}{R}$$

|          |                                    |              |
|----------|------------------------------------|--------------|
| $P_{in}$ | Heizleistung                       | [W]          |
| $U$      | Heizspannung                       | [V]          |
| $R$      | manschettenspezifischer Widerstand | [ $\Omega$ ] |

Die erzeugte Wärme wird radial, vertikal und über den Xylemsaft abgegeben. Es gilt also:

$$P_{in} = q_v + q_r + q_f \quad \Leftrightarrow \quad q_f = P_{in} - q_v - q_r$$

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

# MATERIAL UND METHODEN

## ERFASSTE PARAMETER

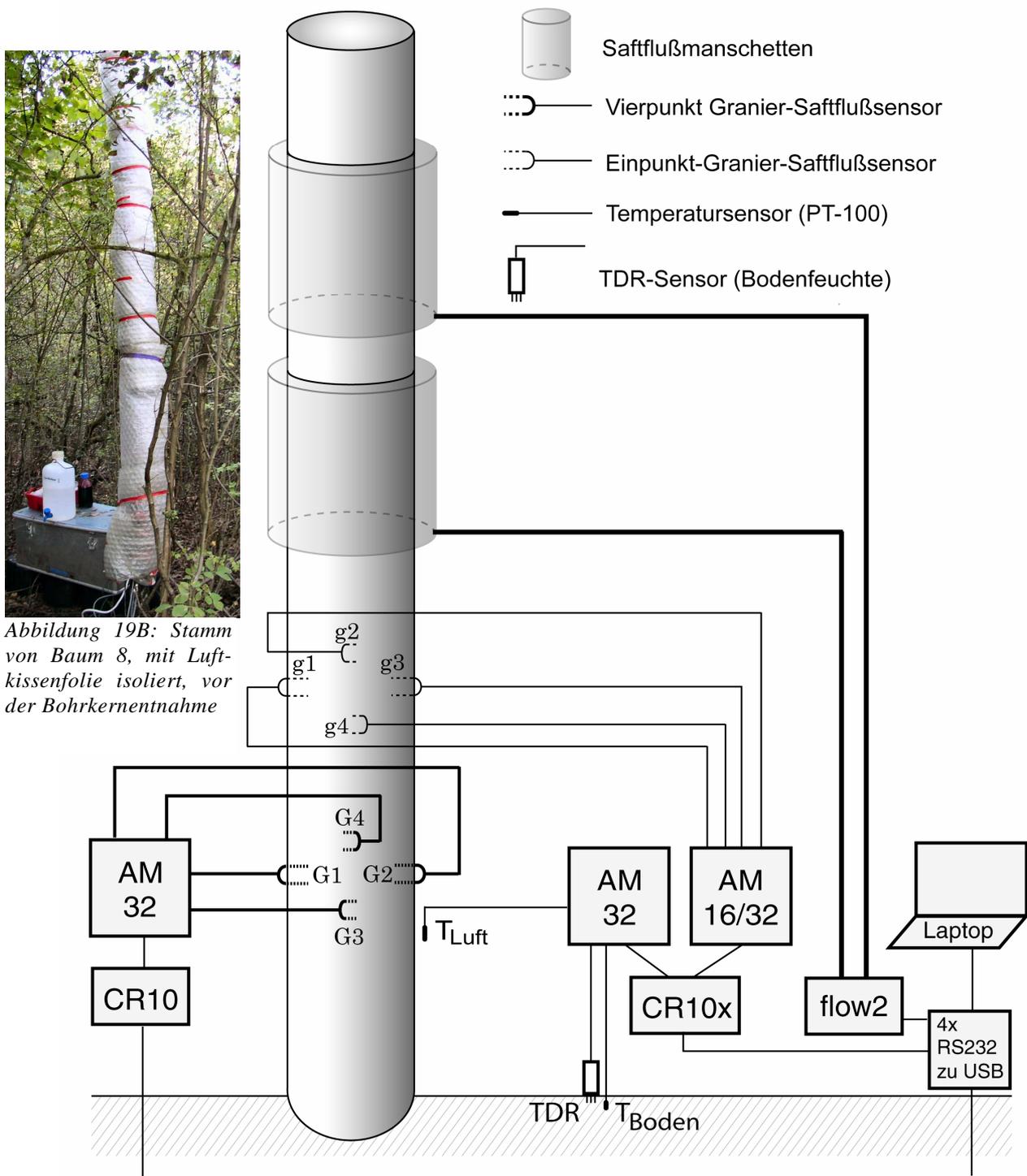


Abbildung 19B: Stamm von Baum 8, mit Luftkissenfolie isoliert, vor der Bohrkernentnahme

Abbildung 19 A: Schematischer Aufbau Messpunkte mit acht Graniersensoren (G1 bis G4 mit 4 Messpunkten in verschiedener Tiefe im Abstand von 1 cm, g1 bis g4 jeweils mit konstant 30 mm Messtiefe) und zwei Saftflussmanschetten. Zusätzlich wurden vom Loggersystem Bodenfeuchte sowie Boden- und Lufttemperatur im 5-Minuten-Takt aufgezeichnet. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde die Isolation der Saftflussmanschetten und Graniersensoren mit Luftkissenfolie nicht eingezeichnet. B: Foto-Illustration, links oben: während der Messung wurde die gesamte Stammbasis mit Luftkissenfolie isoliert. Abkürzungen: AM32: Signal-Multiplexer, CR10: Loggersystem, flow2: Logger mit eingebauter Ansteuerung der Saftflussmanschetten, TDR: Bodenfeuchtesensor, T: Temperatur, 4xRS232 zu USB: Schnittstellenwandler

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Die gesuchte Größe  $q_f$  lässt sich errechnen, indem von der Heizleistung  $P_{in}$  folgende Größen subtrahiert werden: die Rate des vertikalen Wärmeverlustes  $q_v$ , das heißt die über den Stamm nach oben und unten abgeführte Wärmemenge, sowie die radiale Komponente des Wärmeverlustes  $q_r$ , die Wärmemenge, die von der Manschette an die Umwelt abgestrahlt wird.

Die in vertikaler und radialer Richtung abgeführte Wärme wird durch folgende Formeln aus den Temperaturdifferenzen, die in der Manschette gemessen werden, und aus den spross- und manschettenspezifischen Größen berechnet:

$$q_v = A \cdot K_{St} \cdot \frac{\Delta T_B - \Delta T_A}{x}$$

|              |   |                   |
|--------------|---|-------------------|
| $A$          | Spross-Querschnittsfläche in der Region der Heizfolie   | [m <sup>2</sup> ] |
| $x$          | Abstand der Thermoelemente A und B zueinander   | [m]               |
| $\Delta T_A$ | Temperaturdifferenz der Temperaturmesspunkte A1 und A2  |                   |
| $\Delta T_B$ | Temperaturdifferenz der Temperaturmesspunkte B1 und B2  |                   |
| $K_{St}$     | Wärmeleitfähigkeit des Sprosses<br>(0,42 W m <sup>-1</sup> K <sup>-1</sup> für verholzte Pflanzen, Steinberg et al. 1989) |                   |

$$q_r = K_{Sh} \cdot \Delta T_R$$

$K_{Sh}$  Wärmeleitfähigkeit der Isolierung [W K<sup>-1</sup>]

Der Wert für  $K_{Sh}$  muss zu einem Zeitpunkt ermittelt werden, währenddessen kein Saftfluss stattfindet (im Freiland, insbesondere im Neandertal, in der Regel zwischen Mitternacht und den frühen Morgenstunden vor Sonnenaufgang, siehe Ergebnisteil: Tagesgänge).

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Die Massenflussrate  $F$  [ $\text{g s}^{-1}$ ] errechnet sich wie folgt:

$$F = \frac{P_{in} - K_{St} \cdot A \cdot \frac{\Delta T_B - \Delta T_A}{x} - K_{Sh} \cdot \Delta T_R}{c_p \cdot \frac{\Delta T_B + \Delta T_A}{2}}$$

$c_p$  spezifische Wärmekapazität des Xylemsafts

Für  $c_p$  kann in guter Näherung die Wärmekapazität des Wassers ( $4,186 \text{ J g}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ) eingesetzt werden, da der Xylemsaft zu 99% aus Wasser besteht (vgl. van Bavel 1993, Formeln aus: Smith und Allen 1996).

Bei der Saftflussmessung mithilfe der Saftflussmanschette wird zur Erzeugung einer homogenen Temperaturverteilung die Stammoberfläche durch den Einsatz von feinem Schmirgelpapier geglättet und Algenbewuchs entfernt. Zusätzlich zur messenden Manschetteneinheit wird oberhalb und unterhalb dieser je ein Isoprenring angebracht, der ebenfalls zur Isolation und zusätzlich als Auflagebasis für die nach außen folgenden Schichten dient, und darüber schließlich eine Aluminiumhülle über alle drei Manschetten montiert. Da sich diese Isolation, insbesondere im sonnenbeschienenen Abschnitt, als noch nicht ausreichend erwies, wurden die kompletten Manschetteneinheiten zusätzlich von fünf Lagen Luftkissenfolie umgeben und nach oben hin, gleichartig wie die Graniersensoren, mit Montageschaum gegen das Eindringen von Regenwasser abgedichtet.

Zur Datenaufzeichnung diente ein abgewandelter CR10-Logger, wie er auch bei den Graniermessungen verwendet wurde (Flow2-System, Dynamax Inc., Logan, Texas, USA). Dieses System zeichnete im 5-Minuten-Intervall die Messwerte auf und ist bei entsprechender Programmierung und Kalibrierung auch dazu in der Lage, direkt Saftflussraten zu berechnen. Bei den hier vorgenommenen Messungen wurden jedoch nur die Rohwerte aufgezeichnet, die Berechnung erfolgte, wie bei den Graniermessungen, anhand der oben genannten Formeln in einem Tabellenkalkulationsprogramm.

Mit einem ähnlichen Versuchsaufbau erfolgten bereits an *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* im gleichen Versuchsgelände (Stöhr 2003) Messungen (ohne die hier eingesetzten Vierfach-Graniersensoren und mit deutlich geringerer Isolation des Stammes).

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Diese Messmethodik wurde bereits mehrfach erfolgreich an *Sambucus nigra* L. und *Sorbus aucuparia* L.-Jungwuchs sowie an verschiedenen krautigen Pflanzen erprobt (Vogt 1998, Vogt & Lösch 1999).

Der Vorteil der hier beschriebenen Messmethodik gegenüber den Graniermessungen liegt darin, dass die saftleitende Fläche nicht für die Berechnung der Saftflussraten benötigt wird. Da nur physikalische Parameter in die Berechnungen eingehen, kann dieses Messverfahren verglichen mit Graniermessungen bei Abschätzung des saftleitenden Bereichs (ohne Färbungen und den Einsatz von Mehrfach-Graniersensoren) als das objektivere angesehen werden. Schwierigkeiten treten bei dieser Messmethodik jedoch auf, wenn eine gleichmäßige Erwärmung des untersuchten Stammsegments nicht gewährleistet werden kann, wie es zum Beispiel bei größeren Stammdurchmessern der Fall ist (Perämäki et al 2001). So sind bisher nur Manschetten bis zu einem Durchmesser von bis zu 15 cm verfügbar.

Zusätzlich zeigt sich das System störungsanfällig, wenn die zur Messung notwendigen steady-state-Bedingungen nicht gegeben sind: Beim Einsetzen des Saftflusses am Morgen wird das über Nacht in der Saftflussmanschette erhitzte Wasser durch kühleres Stammwasser verdrängt. Infolgedessen kommt es aufgrund der hohen Temperaturunterschiede zur Berechnung überhöhter Saftflussraten, so genannter „sun up events“ (Grime et al 1995). Die Messwert-Korrektur der Saftflussraten wird in solchen Fällen dadurch erreicht, dass die unter steady-state-Bedingungen gewonnenen Daten vor und nach Einsetzen des Saftflusses linear interpoliert und die dazwischen ermittelten Messwerte verworfen werden (van Bavel 1993).

Die von Stöhr (2003) beschriebenen Kambium-Schädigungen beim Auftragen von Silikongel (G4, Dow Corning Corporation, Midland, MI, USA) auf die Rinde zur besseren Wärmeleitung und zur Abwehr von Feuchtigkeit traten bei *Betula pendula* nicht auf, sodass das Silikongel an dem untersuchten Gehölz uneingeschränkt eingesetzt werden konnte.

#### 2.4.7 MESSUNGEN DES STAMM-WASSERPOTENTIALS

Das Wasserpotential beschreibt den energetischen Zustand des Wassers (vgl. Slayter & Taylor 1960, Passioura 1982). Ein Maß für die effektive Verfügbarkeit des Wassers in Pflanzen, im Boden oder in der Luft ist das chemische Potential. Das chemische Potential beschreibt die Änderung der Gibbschen freien Enthalpie des betrachteten Systems bei

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Änderung der Stoffmenge. Die Stoffmenge kann man dabei durch die Molzahl beschreiben, also durch Angabe der Anzahl an Molekülen.

Auf Basis des chemischen Potentials beschreibt das Wasserpotential eine Potentialdifferenz. Als dessen Bezugspunkt wurde Folgendes definiert: Die Berechnung des Wasserpotentials erfolgt, indem die Differenz des chemischen Potentials der betrachteten Lösung zum chemischen Potential von reinem Wasser bei gleicher Temperatur und gleichem Atmosphärendruck angegeben wird. Damit ist das Wasserpotential ein Maß für den Betrag, um den ein Mol Wasser in Lösung enthalpieärmer ist als reines Wasser unter gleichen Bedingungen. Anders formuliert, beschreibt das Wasserpotential, wie viel Arbeit aufgewendet werden müsste, um ein Mol der Lösungskomponente Wasser auf den Enthalpiezustand der reinen Komponente zu bringen (von Willert et al. 1995).

Als allgemeingültige Konvention wurde für das Wasserpotential Folgendes festgelegt:

1. Reines Wasser hat das chemische Potential Null.
2. Das chemische Potential von Wasser in Lösungen ist negativ, da das Wasser in Lösungen eine niedrigere Enthalpie besitzt als reines Wasser (also beispielsweise Energie aufgewendet werden müsste, um Wasser in Lösung auf das gleiche Enthalpieniveau zu bekommen wie reines Wasser).

Unter atmosphärischen Standardbedingungen ist das Wasserpotential demnach im Normalfall negativ. Als Dimension ergibt sich bei der Division des chemischen Potentials durch das partielle Molvolumen von Wasser eine Druckeinheit. Gebräuchlich ist dabei die Angabe des Wasserpotentials in Megapascal (MPa).

Nach Tyree & Jarvis (1982) setzt sich das Wasserpotential pflanzlicher Zellen aus folgenden Komponenten zusammen:

$\Psi_{\pi}$ : Osmotisches Potential

$\Psi_p$ : Druckpotential

$\Psi_r$ : Matrixpotential

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Das Wasserpotential einer pflanzlichen Zelle ergibt sich aus der Summe dieser drei Größen:

$$\Psi = \Psi_{\pi} + \Psi_P + \Psi_{\tau}$$

Die drei Teilkomponenten, aus denen sich das Gesamtwasserpotential zusammensetzt, können – je nach Umgebungsbedingungen – unterschiedlichen Anteil am Gesamtwert haben. Innerhalb einer Zelle ist das Wasserpotential einer Zelle in der Zellwand, im Zytoplasma und im Zellkern gleich, solange sich die Zelle im Gleichgewicht mit ihrem Umgebungsmilieu befindet.

Das Wasserpotential wird im Symplasten (Zellinneren) durch die Anzahl der im Zellsaft gelösten, osmotisch wirksamen Moleküle bestimmt. Durch die osmotisch wirksamen Substanzen kommt es zu einem Wassereinstrom in die Zelle, der zu einer Dehnung der meist elastischen Zellwand führt. Dem Wassereinstrom wirkt das durch die Zellwanddehnung sich aufbauende Druckpotential  $\Psi_P$ , auch Turgor genannt, entgegen. Die Werte für das Druck- oder Turgorpotential sind meist positiv.

In den Leitelementen des Xylems eines transpirierenden Laubbaums wird das Druckpotential negativ sein („Transpirationssog“). Das osmotische Potential des Xylemsafts ist die meiste Zeit über vernachlässigbar gering. Lediglich im Frühjahr, bei der Mobilisation der Speicherstoffe und deren Abgabe in die Leitelemente des Xylems, können höhere Konzentrationen osmotisch wirksamer Substanzen auftreten. Während der Vegetationsphase wird das Wasserpotential des Baumes als Folge daraus hauptsächlich durch das Druckpotential  $\Psi_P$  bestimmt.

Nicht zu vernachlässigen bei der Untersuchung höherer Bäume ist auch die zu leistende Arbeit, um das Wasser in die Blätter der oberen Baumkrone zu transportieren. Dabei muss das Wasser entgegen der Erdanziehung bewegt werden. Um auch diese zu berücksichtigen, wird zu dem Wasserpotential  $\Psi$  der Gravitationsterm  $\Psi_g$  hinzuaddiert, woraus sich das Gesamtwasserpotential  $\Psi_t$  ergibt (von Willert et al. 1995). Bei einer Wuchshöhe von 15 bis 25 m und einem Anstieg des Gravitationsterms von 0,01 MPa pro Meter Wuchshöhe ist bei den untersuchten Birken von einem Gravitationswasserpotential von 0,15 bis maximal 0,25 MPa auszugehen.

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Zur Bestimmung des Stammwasserpotentials wurde die in-situ-Stammpsychrometrie in Verbindung mit Autosamplern (Plant Water Status Instruments, Guelph, Ontario) genutzt. Die Datenaufzeichnung erfolgte dabei über den Milliampere-Eingang der bereits erwähnten 12-Bit-Squirrel-Data-Logger.

Die Stammpsychrometrie basiert auf der erstmals von Spanner (1951) beschriebenen Methode der Hygrometrie. Die Messapparaturen ähneln denen der Blattpsychrometrie (Calissendorf & Gardner 1972): In der Gasphase über einem zu untersuchenden Bereich Xylemgewebe stellt sich in einer von der Umgebung luftdicht abgeschlossenen Kammer ein Wasserpotentialgleichgewicht zwischen gasförmiger und flüssiger Phase ein. Aus der gemessenen relativen Luftfeuchte kann dann das Wasserpotential bei der gegebenen Temperatur berechnet werden.

Im Messbereich zwischen Null und minus sieben Megapascal ist diese Beziehung linear (Wescor Inc. 1986). Die psychrometrische Bestimmung des Xylem-Wasserpotentials erfolgt dabei durch ein in die Messkammer integriertes Thermoelement im Zusammenwirken mit einem Peltier-Element. Durch Anlegen einer Spannung an das Peltier-Element wird die Kammer unter die Taupunkttemperatur gekühlt. Beim passiven Erwärmen der Kammer auf die Umgebungstemperatur beginnt ab einer bestimmten Temperatur das Wasser zu verdunsten. Beim Erreichen des Taupunkts kommt es dabei zu einer deutlich messbaren Verzögerung der Temperaturzunahme. Je nach Luftfeuchte und Umgebungstemperatur ist die Temperaturzunahme mehr oder weniger verzögert. Als Folge ergeben sich unterschiedlich hohe Temperaturdifferenzen, auch psychrometrische Differenzen genannt.

Zum Messen einer Temperaturdifferenz muss es einen Bezugspunkt geben. Dieser Bezugspunkt ist die Messkammer-Temperatur. Sie wird durch ein in das Kammergehäuse integriertes Thermoelement ermittelt.

Die angeschlossenen Autosamplern sorgen dafür, dass die für die Wasserpotentialmessungen notwendige Kühlung der Kammer elektronisch in festen Zeitintervallen erfolgt. Gleichzeitig wird der Messwert im Autosampler gespeichert und temperaturkorrigiert. Zur Temperaturkorrektur ist dabei ein Thermoelement in die Kammer integriert, welches aus der Kammer herausragend die Temperatur des zu untersuchenden Xylemgewebes registriert.

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Letztendlich registriert diese Messanordnung automatisch und temperaturkorrigiert die relative Luftfeuchte über dem Xylem. Durch eine vor der Messung durchgeführte Eichung der Kammern gegen Lösungen bekannten Wasserpotentials kann so das Stammwasserpotential im Tagesgang aufgezeichnet werden (vgl. Dixon & Tyree 1984, PWS Inc. ohne Jahresangabe).

Bei der Eichung der Psychrometer, die vor deren Einsatz erfolgte, wurden nacheinander NaCl-Lösungen folgender Konzentrationsstufen und damit bekannten Wasserpotentials (Lang 1967) eingesetzt: 0,1 ; 0,3 ; 0,5 ; 0,7 und 0,9 mol/l. Die Eichung erfolgte bei Raumtemperatur.

Vor der Montage der Stammpsychrometer wurde mit Hilfe einer Stereolupe und einer Präparationsnadel das über die Kammer hinausragende Thermoelement so zurechtgebogen, dass es beim Aufsetzen der Kammer das freigelegte Xylem berührte. Danach wurde auf der sonnenabgewandten Seite des Stammes dem Durchmesser der Kammer entsprechend Rinde, Bast und Kambium entfernt. Dabei wurde darauf geachtet, dass die äußeren, bereits funktionstüchtigen Leitgefäße unbeschädigt blieben. Das freiliegende Xylem wurde dann mit destilliertem Wasser gründlich gespült, damit möglichst keine Kambiumreste oder Schmutzpartikel zurückblieben. Flüssigkeitsrückstände wurden auf der freiliegenden Fläche vorsichtig abgetupft. Anschließend wurde das Stammpsychrometer mit einer Schreinerzwinde so gegen den Stamm gepresst, dass die Kammer dicht auf der Holzoberfläche auflag. Danach wurde der dem Xylem aufliegende Gehäuserand zusätzlich mit reichlich Vaseline abgedichtet, das Sensorgehäuse mit Schaumstoff und Alufolie nach außen isoliert und, ähnlich wie die Graniersensoren, mit Montageschaum nach oben gegen am Stamm ablaufendes Regenwasser abgedichtet. Die Montage von zwei Stammpsychrometern erfolgte im August 2001 in Zusammenarbeit mit Frau Dr. Ute Vogt (vgl. Vogt 1998, Vogt & Lösch 1999) an Baum 3 in ca. 2 m Höhe. Messwerte wurden bis Ende Oktober aufgezeichnet. Allerdings gab es bereits vor Abschluss der Messungen Mitte September nach starken Niederschlägen bei einem Psychrometer eine Messwertabweichung aufgrund von Oxidationsprozessen am Thermoelement. Beobachtet wurden die Oxide erst bei der Demontage der Psychrometer. Grund der Oxidationsprozesse war eingedrungenes Regenwasser (vgl. Abbildung 31: Niederschlagsdiagramm). Die nach Einsetzen der Niederschläge aufgezeichneten Daten wurden daher verworfen.

### 2.4.8 OPTISCHE MESSUNG DER SAUERSTOFFKONZENTRATION

Zur Messung der Sauerstoffkonzentration im Pflanzengewebe wurde ein System (MICROX) eingesetzt, welches mit einer optischen Messwerterfassung (Optode) arbeitet, (beides PreSens GmbH, Regensburg, Deutschland).

Das System besteht aus einem Analysator mit einer Lichtquelle (LED) für die Anregung des Sensors und einem Photodetektor als Signalempfänger und -verstärker. Der sauerstoffempfindliche optische Sensor ist über eine Glasfaser, die als Signalüberträger (Lichtleiter) dient, mit dem Messgerät verbunden (Abbildung 20).

Der optische Sensor (Durchmesser 30  $\mu\text{m}$ ) wird durch eine Edelstahlkanüle (Durchmesser 0,5 mm, Länge 37 mm) und eine kleinen Spritze (Durchmesser 7 mm) geschützt und geführt.

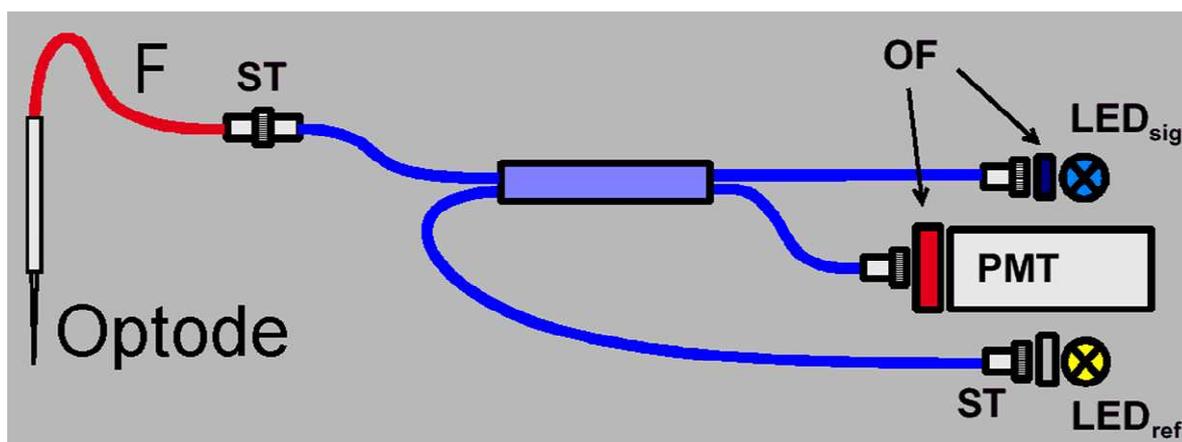


Abbildung 20: Messaufbau der Optoden-Sauerstoffmessung, OF: optische Filter, PMT: Photomultiplier zur Signalverstärkung, OF: optische Filter, ST: Standard-Glasfaser-Anschlüsse LED: Licht emittierende Diode, LED<sub>sig</sub>: Signal-Lichtquelle, LED<sub>ref</sub>: Referenz-Lichtquelle, blau: Lichtwege im Gerät, rot: externe Glasfaser, die zum Sensor führt (nach Gerätemanual PreSens, 1999, verändert)

Sauerstoff ist als Triplettmolekül in der Lage, die Fluoreszenz bestimmter Luminophoren zu „quenchen“: Die Anregungsenergie eines Lichtimpulses, welche ansonsten als Fluoreszenz emittiert würde, wird durch eine Metall-Organoverbindung auf das Sauerstoffmolekül übertragen.

Dieser Vorgang ist in Abbildung 21 erläutert: Es findet eine Energieübertragung (D)

zwischen angeregter Luminophore (B) und Sauerstoffmolekül (X) statt, solange Sauerstoff vorhanden ist (Fall 2). Bei Nichtvorhandensein von Sauerstoff hingegen wird Anregungslicht zeitversetzt abgestrahlt (Fall 1, C).

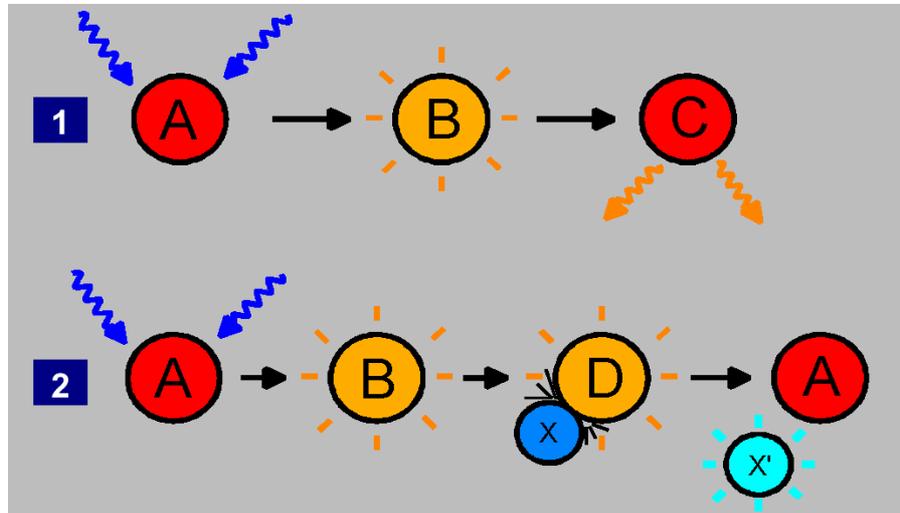


Abbildung 21: Fluoreszenz der Luminophore, A: Die Metall-Organoverbindung (Luminophore) empfängt Anregungsenergie (gepulstes Laserlicht) B: Die Luminophore befindet sich nach dem Lichtpuls im angeregten Zustand, C: Emission der Anregungsenergie in Form von längerwelligem Licht, D: Energieübertragung von der angeregten Luminophore auf ein Sauerstoffmolekül, X: Sauerstoffmolekül, bevor es die Energie aufgenommen hat, X': Sauerstoffmolekül im angeregten Zustand (nach Gerätemanual PreSens, 1999, verändert)

Dieser Vorgang kann durch die Stern-Volmer-Gleichung beschrieben werden:

$$\frac{I}{I_0} = \frac{\tau}{\tau_0} = \frac{1}{(1 + K_{SV} \cdot [O_2])}$$

I und  $I_0$  sind dabei die Lumineszenz-Intensitäten in Abwesenheit und Anwesenheit von Sauerstoff und  $\tau$  sowie  $\tau_0$  die Lumineszenz-Zeiten. Die Quenching-Konstante  $K_{SV}$  quantifiziert dabei die Quenching-Effektivität und damit auch die Effektivität des Sensors. Dieser Quenching-Effekt ist für Sauerstoff hochspezifisch. Störgrößen wie Änderungen des pH-Werts oder Wechselwirkungen mit Ionen werden durch das Einbetten des Sensors in eine Ionen-impermeable Matrix verhindert. Dies beeinträchtigt nicht den Energieübergang zwischen Luminophore und Sauerstoff. Im Vergleich zu amperometrischen Sauerstoffmessungen befinden sich die Mikrooptoden in einem thermodynamischen Gleichgewicht und nicht in einem Fließgleichgewicht (steady-state), so dass bei der

Sauerstoffmessung kein Sauerstoff verbraucht wird und die Messung dadurch unabhängig von Strömungsgeschwindigkeiten ist. Dies ist eine wesentliche Voraussetzung für die Anwendbarkeit dieses Messprinzips zur Analyse der Sauerstoffverhältnisse sowohl in der Gasphase als auch im ruhenden Xylemsaft.

Die Luminophore, also die sauerstoffempfindliche Schicht des Sensors, befindet sich an der Spitze der lichtleitenden Glasfaser und überzieht diese als sehr dünne Beschichtung. Durch eine Phasenmodulation des eingestrahnten Lichts wird die Lumineszenzzeit des Indikators ermittelt. Die Anregung mit sinusförmig moduliertem Laserlicht erzeugt durch die Lumineszenzzeit der Luminophore eine Verzögerung des zum Photomultiplier gelangenden Signals. Diese Verzögerung spiegelt sich im Signal als Phasenmodulation wieder: Der Phasenwinkel ändert sich also mit wechselnder Sauerstoffkonzentration und ist umgekehrt proportional zur Sauerstoffkonzentration.

Da die Messung mit den vom Hersteller gelieferten optischen Sensoren erster Generation stark temperaturabhängig war, mussten diese vor dem Einsatz im Freiland aufwändig temperaturkalibriert werden. Zur Kalibrierung dieser Typ-A-Optoden wird jede Mikrooptode in sauerstoffgesättigtes und in sauerstofffreies Wasser einer bekannten Temperatur gehalten. Die sich ergebenden Messwerte für den Phasenwinkel ( $\phi_{20}$  und  $\phi_0$ ) werden festgehalten.

Die Quenching-Konstante  $K_{SV}$  berechnet sich wie folgt:

$$K_{SV} = \frac{\frac{f}{\frac{\tan(\Phi_{20})}{\tan(\Phi_0)} - 1 + f}}{100\%}$$

Dabei ist  $f$  ein konstanter Wert (die Anregungsfrequenz), der für jeden Sensor spezifisch ist. Es wurden Sensoren mit einer Anregungsfrequenz von 37,5 kHz ( $f = 0,85$  für Typ A) und 5 kHz ( $f = 0,89$  für Typ B2) verwendet. Wie sich bei Testmessungen herausstellte, zeigt hier  $K_{SV}$  eine nahezu lineare Temperaturabhängigkeit. Da die Sensoren des Typs A untereinander in den Phasenwinkeln leicht variieren, musste jeder manuell im physiologischen Temperaturbereich geeicht werden (2 – 40 °C).

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

Diese Individualkalibrierung wurde als notwendige Vorarbeit für die eigentlichen Messungen für mehr als 20 Sensoren mit jeweils mindestens sieben Temperaturstufen durchgeführt.

Für verbesserte Modelle dieses Gerätetyps, die ab der Vegetationsperiode 2002 eingesetzt wurden, war diese Kalibrierung nicht mehr notwendig, da die Sensoren im Signal weniger voneinander abwichen und so einheitlich temperaturkorrigiert werden konnten. Zu diesem Zweck wurde bei den neuen Messgeräten die Temperaturerfassung in der LIPAX-Einheit zur Kompensation der Messwerte genutzt.

Die Temperaturmessung erfolgte dafür über Pt-100-Messfühler in der LIPAX-Einheit bzw. im Xylem, die direkt an das Microx TX – Messgerät angeschlossen wurden. Die Elektronik im Messgerät berechnete mithilfe der so gemessenen Temperatur den exakten, temperaturunabhängigen Sauerstoffmesswert.

Der Sauerstoffkonzentrations-Berechnung in Prozent des Luft-Sauerstoffgehalts bei einer gegebenen Temperatur liegt folgende Gleichung zugrunde:

$$[O_2] = \frac{1 - \frac{\tan(\Phi_m)}{\tan(\Phi_0)}}{K_{SV} \cdot \left( \frac{\tan(\Phi_m)}{\tan(\Phi_0)} - 1 + f \right)}$$

Der gemessene Phasenwinkel geht hier als  $\phi_m$  in die Gleichung ein.

Sauerstofflöslichkeit und Sauerstoffsättigung von Wasser lassen sich nach folgender Formel berechnen (Gesetz nach Henry):

$$c(O_2) = p(O_2) * c(H_2O) / K(O_2)$$

Dabei repräsentiert  $p(O_2)$  den Partialdruck von Sauerstoff in der Atmosphäre (21,278 KPa),  $c(H_2O)$  beschreibt die Anzahl an Wassermolekülen in der Einheit Mol pro Liter Wasser (55,6 Mol/l: partielles Molvolumen des Wassers), und  $K(O_2)$  die Löslichkeitskonstante von Sauerstoff in Wasser. Letztere lässt sich für einen physiologischen Temperaturbereich vereinfacht berechnen mit:

$$K(O_2) = 0,0729 * T + 2,694$$

Diese Formel ergibt sich aus einer linearen Regressionsberechnung der  $K(O_2)$ -Werte, welche bei verschiedenen Temperaturen bestimmt wurden (von Willert al. 1995). Eine Änderung der Sensor-Messempfindlichkeit durch Druckschwankungen ist laut Hersteller ausgeschlossen.

Seit dem Jahr 2001 wurde ein neuer Fertigungstyp der Glasfaser-Sensoren eingesetzt (flat broken), bei dem die Glasfaser nicht am messenden Ende angespitzt sondern flach abgebrochen wird. Diese Optoden zeigen wegen der größeren Sensorfläche gegenüber den Vormodellen eine deutlich höhere Langzeitstabilität bei mehrwöchigen Sauerstoffmessungen und besitzen zudem eine höhere mechanische Stabilität bei der Installation.

Der in den Jahren 2002 und 2003 eingesetzte Typ von Optoden (Typ B2) besitzt zusätzlich zur einfacheren Temperaturkompensation eine deutlich höhere Auflösung im untersuchten Sauerstoffkonzentrationsbereich (erhöhte Phasenwinkelspreizung im Bereich von 0 bis 100 Vol.-% Sauerstoff) und damit auch eine deutlich erhöhte Langzeitstabilität. Diese Sensoren konnte somit auch für mehrmonatige, kontinuierliche Messungen problemlos eingesetzt werden.

#### **2.4.9 ENTNAHME VON BOHRKERNEN, FÄRBUNGSEXPERIMENTE**

In den Jahren 2001, 2003 und 2004 wurde die radiale Ausdehnung des saftleitenden Xylems an den untersuchten Birken durch Anfärbung und durch Bohrkernentnahme quantifiziert.

Vor der Bohrkernentnahme wurde der wasserleitende Xylembereich mit gesättigter und durch Zentrifugieren aufbereiteter Fuchsinlösung angefärbt. Die Fuchsinapplikation erfolgte durch Bohrlöcher von mindestens 4 cm Tiefe und 8 mm Durchmesser. Je nach Radius und Färbung des ersten entnommenen Bohrkerns wurde danach tiefer gebohrt, minimal 4 cm über das Ende der Färbung hinaus und maximal bis zum Mittelpunkt des untersuchten Baumes. Vor der Bohrung wurde ein Wasserreservoir am Stamm befestigt, welches die Bohrungsstelle mit Wasser flutete (vgl. Abbildung 22 und Stöhr 2003). Wassernachschub während des Bohrvorgangs minimierte die Emboliebildung vor dem Färbungsexperiment. Das gebohrte Loch wurde gründlich mit Wasser gespült. Dadurch konnte das Zurückbleiben von störendem Bohrgrus verhindert werden. Unmittelbar im Anschluss an die Spülung des Bohrlochs

## MATERIAL UND METHODEN

### ERFASSTE PARAMETER

wurden 20 ml Fuchsin über das Bohrloch appliziert. Die Bohrkernentnahme erfolgte oberhalb der Anfärbungsbohrung senkrecht zum Xylemverlauf über eine Länge von maximal 9 cm. Dazu wurde ein Hohlbohrer eingesetzt, der fräsenartig einen Bohrkern mit einem Durchmesser von 1 cm aus dem Baum schneidet.



*Abbildung 22: Anbohren des Xylems unter Wasser zur Fuchsinapplikation*

Die so gewonnen Bohrkern wurden direkt vor Ort ausgemessen. Der angefärbte Bereich sowie die Borkendicke wurden bestimmt und die so ermittelten leitenden Xylemtiefen zur Messwertkorrektur bei den Graniermessungen und zur Berechnung der Saftflussmengen genutzt.

Alle Bohrkern wurden danach in ein Alkohol-Essigsäure-Gemisch (80% Alkohol, 20% Essigsäure) überführt und bei +4 bis +8°C gelagert. Im Labor der Abteilung Geobotanik wurden die Bohrkern dann nochmals ausgemessen und maßstabgerecht digital fotografiert (vergleiche Abbildung 41).

Im ersten Entnahmehjahr (2001) wurde diese Bohrtechnik kurz vor Ende der Vegetationsperiode an allen zu diesem Zeitpunkt untersuchten Bäumen (1 bis 4) eingesetzt. Im Jahr 2003 fand ebenfalls kurz vor Ende der Vegetationsperiode ergänzend eine Beprobung der Bäume 5 bis 8 statt. Im Jahr 2004 wurden mitten in der Vegetationsperiode (Mitte Juni bis Mitte Juli) zusätzliche Vergleichsmessungen an den Bäumen 1 bis 7 durchgeführt.

## 2.5 DETAILLIERTE BESCHREIBUNG UND ABWANDLUNGEN DER MESS-METHODIK

### 2.5.1 DER ZUGANG ZUM XYLEM UNTER WASSER

Mit Hilfe der in Zusammenarbeit mit Dr. Gansert (Abteilung Geobotanik Düsseldorf) entwickelten LiPAX-Einheit (Abbildung 24: Lock for in situ Physio-chemical Analysis of Xylem sap of woody Plants; Gansert et al. 2001) ist ein Zugang zum leitenden Xylem ohne Unterbrechung des Xylemsaftstroms möglich. Die Messkammer wurde im Rahmen dieser Arbeit erprobt, eingesetzt und weiterentwickelt. Das Grundprinzip basiert auf einem Anbohren des Xylems in einer unter Überdruck stehenden, mit entgastem Wasser gefüllten Kammer. Der Überdruck des Wassers verhindert das Eindringen von Luft in das Bohrloch, sodass der Wasserstrom von den Wurzeln zu den Blättern nicht unterbrochen wird.



Abbildung 23: Vorbereitung des Birkenstammes zur Montage der LiPAX-Kammer direkt auf dem Kambium. Die seitlich abstehenden Sensoren erfordern je nach Stammgeometrie ein partielles Abtragen der Borke.

Die LiPAX-Einheit besteht aus einer runden Edelstahlkammer mit einem Durchmesser von 22 mm, welche mit Ventilen, Sensoren und einem Zugang für Bohrer und externe Sensoren ausgerüstet ist. Diese Kammer wird auf die Rinde oder das freigelegte Kambium eines Baumstammes oder Astes montiert (Abbildung 23) und mit Hilfe von Silikonmasse (Loctite Nr. 5910) nach außen hermetisch abgedichtet.

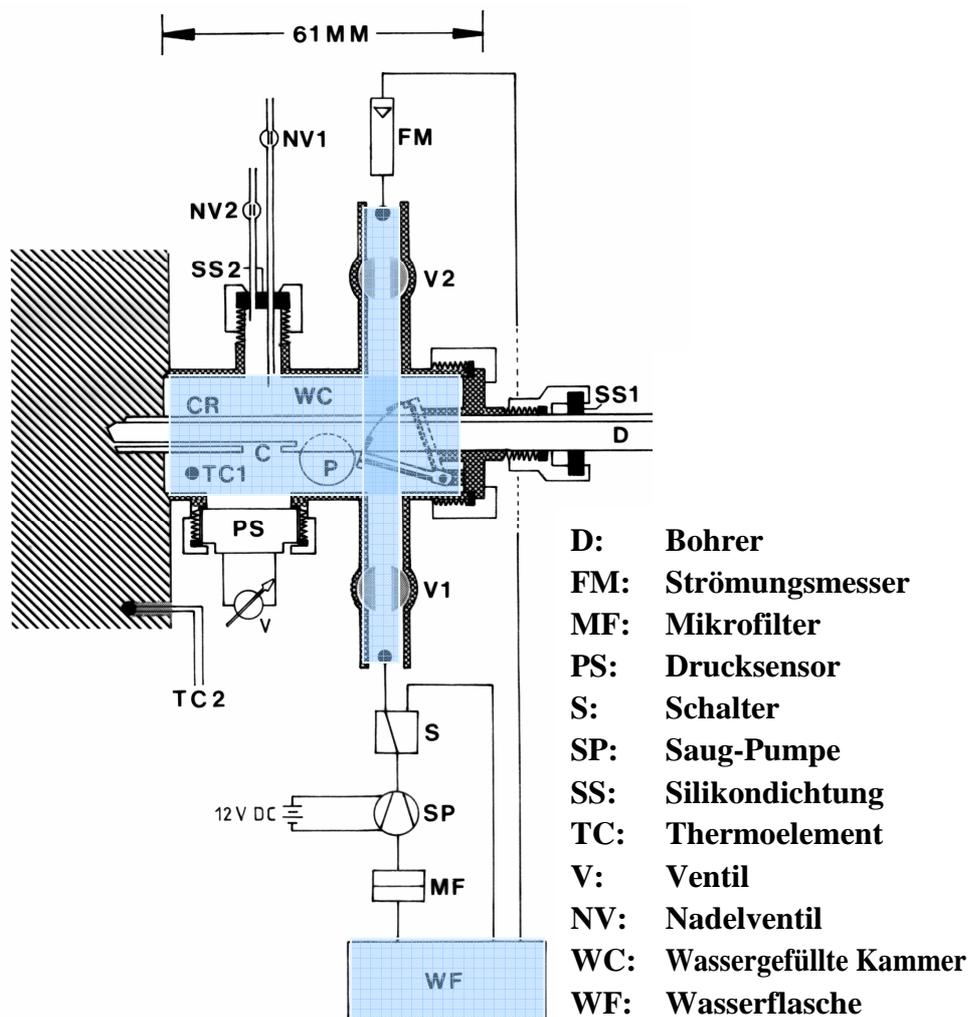


Abbildung 24: LiPAX-Einheit zum Anbohren des Xylems unter Wasser, Längsschnitt, der schraffierte Bereich symbolisiert das Splintholz (Gansert et al. 2001). Weitere Erläuterungen zur Abbildung und zu den Abkürzungen finden sich im Text.

An die Ventile (V1, V2) wird ein Wasserkreislauf, bestehend aus einem Wasserreservoir (WF), einem Mikrofilter (MF), einer selbstansaugenden Pumpe (SP), einem Schalter (S) und einem Durchflussmessgerät (FM) angeschlossen. Bei geöffneten Ventilen und geschlossenem Zugang von außen wird entgastes, sterilisiertes und deionisiertes Wasser in die Kammer gepumpt, bis die gesamte Luft entwichen ist. Durch Verminderung des Wasserausflusses am Auslassventil wird ein Druck von 2 bar (= 200 kPa) in der Kammer aufgebaut. Nach einer Stunde Äquilibration wird ein Spezialbohrer (TBT-Tiefbohrtechnik GmbH+Co, Dettingen, Deutschland) in die Kammer eingeführt. Dichtungen und Wassernachschub verhindern dabei einen Druckabfall. Ein Hohlraum im Spezialbohrer ermöglicht einen Wassertransport an die

## MATERIAL UND METHODEN

### DETAILLIERTE BESCHREIBUNG UND ABWANDLUNGEN DER MESS-METHODIK

Bohrerspitze, während sich diese in den Stamm schraubt, sodass im Moment des Anschneidens der Gefäße durch den Überdruck des applizierten Wassers der in den Gefäßen herrschende Unterdruck unverzüglich aufgehoben wird. Während des Bohrens wird ein Maximaldruck von 2,7 bar = 270 kPa aufgebaut. Das Pumpsystem sorgt gleichzeitig für den Abtransport von Holzpartikeln während des Bohrvorgangs. Durch den Überdruck während der Bohrung wird Kavitation im Xylem weitgehend verhindert oder rückgängig gemacht, da der unter Spannung stehende Wasserfaden in den Gefäßen unter diesen Umständen nicht, beziehungsweise nicht dauerhaft, abreißen dürfte. Zusätzliches Ausspülen der Kammer und des Bohrlochs nach dem Bohrvorgang vermindert das Zurückbleiben von Bohrgrus in der Kammer, welcher zu artifiziellen, sauerstoffzehrenden Abbauprozessen führen könnte.

Bei den Experimenten im Jahr 2000 standen eine LIPAX-Kammer sowie ein Bohrer mit dem Durchmesser von 7 mm zur Verfügung. In der Vegetationsperiode 2001 wurden zusätzliche Kanülen sowie zwei LIPAX-Einheiten simultan an einem Baum (Baum 3) in einem Meter Abstand zueinander eingesetzt (vergleiche Abbildung 26). In ähnlicher Anordnung, jedoch ohne den Einsatz von Kanülen, erfolgte in den Jahren 2002 und 2003 die Montage von zwei LIPAX-Kammern an einem Baum (Baum 5).

Nach dem Bohrvorgang wird der Druck in der Kammer reduziert, der Bohrer unter weiterem leichtem Überdruck entfernt und zur Messung der Sauerstoffkonzentration eine Mikrooptode (vgl. 2.4.8 Optische Messung der Sauerstoffkonzentration) an seiner Stelle so eingeführt, dass sich der Sensorbereich in der Mitte des Bohrlochs befindet. Dann kann der Überdruck langsam weiter auf Atmosphärendruck reduziert werden, die Ventile werden geschlossen und nur die wassergefüllte LiPAX-Einheit mit der eingesteckten Mikrooptode verbleibt am Baum. Mit dieser Messanordnung können Veränderungen der Sauerstoffkonzentration in der flüssigen Phase kontinuierlich aufgezeichnet werden.

Auf diese Art und Weise wurde jeweils an zwei übereinander liegenden Stellen an der Stammbasis, mit einem Meter Abstand zwischen den Kammern, die Sauerstoffkonzentration im Xylem bestimmt, sowohl unter natürlichen Bedingungen als auch unter Sauerstoffverminderung an der Stammbasis (10 Vol.-% Sauerstoff, also rund 50 % der natürlichen Sauerstoffkonzentration) im Jahr 2002.

Durch den Transpirationsstrom wird das Wasser in der Kammer nach und nach durch Xylemsaft ersetzt. Während der Blutungsphase im Frühjahr ist in der Kammer daher ein Überdruck messbar, während im weiteren Verlauf des Jahres ein Unterdruck herrscht. Eine kontinuierliche Druckkontrolle war dabei über einen Drucksensor (PS) Typ KPY 54-AK, Infineon Technologies, München möglich.

In der Kammer wird die Xylemsaft-Temperatur gemessen (TC1); sie ist im Rahmen der Messung zur Kalibrierung des Sauerstoffsensors notwendig.

Um auch unter Wasserstressbedingungen bei anhaltender Trockenheit das Aufrechterhalten des Xylemsaftstroms zu gewährleisten sowie um das Blockieren der Gefäße durch Wundsekretion lebender Zellen des Xylems zu verhindern (Bauch, Shigo & Starck 1980), wurde die Kammer regelmäßig mit entgastem und sterilisiertem Wasser gespült, in der Blutungsphase und bei Wasserstress wöchentlich, sonst im Abstand von maximal zwei Wochen.

#### **2.5.2 DER GASPHASEN-ZUGANG ZUM XYLEM**

Im Jahr 2002 wurde eine neuartige Sauerstoff-Messmethodik im Xylem getestet und erfolgreich eingesetzt. Mit dieser war eine Überprüfung der in den Vorjahren durchgeführten Sauerstoffmessungen im Rinden- und Xylembereich mit abgewandelter Methodik möglich:

Mit Hilfe der hierzu entwickelten Applikationsapparatur wurden optische Sauerstoff-Sensoren so in luftgefüllte Bohrungen eingesetzt, dass sie in den zu untersuchenden Xylembereich hineinreichten. Die Vorgehensweise ähnelt damit der für die flüssige Phase beschriebenen Applikation (vergleiche 2.5.1 Der Zugang zum Xylem unter Wasser). Durch den Gasaustausch über die – auch im Xylem vorhandenen – Interzellularräume stellte sich, ähnlich wie bei den Messungen im Xylemsaft, ein Gleichgewicht zwischen Gaskonzentrationen im Bohrloch und im Holzkörper des Baumes ein. Es ist zu erwarten, dass aufgrund der höheren Diffusionsgeschwindigkeiten in der Gasphase Änderungen der Sauerstoffkonzentration – zumindest in den Phasen, in denen der Xylemsaft im Stamm ruht – schneller in der Gasphase verfolgt werden können. Die so gewonnenen Messergebnisse wurden zur Überprüfung dieser Vermutung mit den Ergebnissen aus simultan durchgeführten

## MATERIAL UND METHODEN

### DETAILLIERTE BESCHREIBUNG UND ABWANDLUNGEN DER MESS-METHODIK

Sauerstoffmessungen in der flüssigen Phase verglichen.

Im Jahr 2003 und 2004 wurde diese neue Form der Sensorapplikation und Sauerstoffmessung in der Gasphase des Xylems bzw. des Rindengewebes weiterentwickelt, erfolgreich erprobt und für Langzeitmessungen eingesetzt. Sie ähnelt von der Zeitdauer der Messung der mit sehr viel geringerer Auflösung und mit deutlich größerem technischem Aufwand von Eklund (2000) und Mitarbeitern getesteten Methodik. Im Gegensatz zu einer wöchentlichen ist hier eine minutengenaue Auflösung von Sauerstoffmessungen möglich. Zudem kann die Messung über mehrere Monate am gleichen Ort erfolgen, ohne dass, und damit anders als bei Eklund (1990, 1993, 2000), ein Eingriff am Messpunkt zum Absaugen des zu untersuchenden Gases erfolgen muss.

Zur Sensorapplikation wurde mit einem Holz-Spiralbohrer ein Loch ins Xylem gebohrt (Durchmesser 8 mm, Tiefe bei den hier untersuchten Bäumen minimal 3 cm). Im Bohrloch befindliche Holzspäne wurden entfernt. Auf der nach außen gerichteten Seite der Applikationseinheit wurde zur Montage ein massiver Metallkopf aufgeschraubt. Danach wurde die Applikationseinheit soweit in das Bohrloch eingeschlagen, dass die Edelstahlhülse den Bereich des Bohrlochs bis zum Kambium abdeckte. Nun wurde der Metallkopf gegen die bereits bei der LIPAX-Applikationseinheit beschriebene Eindichtung für Sauerstoffoptoden ausgetauscht und der Sauerstoffsensor in die Halterung eingeführt (siehe Abbildung 25).



Abbildung 25: Optodenhalterung zum Einschlagen in Xylem und Rindengewebe nach vorheriger Bohrung zusammen mit eingeführter Optode samt Spritzengehäuse. Bei der Applikation am Baumstamm wird die Spritzenkanüle 1 cm über das Ende der Edelstahl-Applikationseinheit montiert und die Glasfaser mindestens 5 mm weit in den ins Xylem gebohrten Hohlraum ausgefahren.

Als zusätzliche Abdichtung und Fixierung des Optodenstempels wurde dieser, ebenso wie die direkte Umgebung des Einschlagslochs, mit einer geringen Menge Terostat-Dichtungsmasse reversibel abgedichtet.

#### **2.5.3 VORUNTERSUCHUNG ZUR SAFTFLUSS- UND SAUERSTOFFMESSUNG MIT DEN NEU ENTWICKELTEN APPLIKATIONSGERÄTEN**

Während des Frühjahrs 2000 (24. März bis 20. April) wurden in ersten Orientierungsmessungen Änderungen in der Sauerstoffversorgung von Birkenstämmen und Schwankungen ihres Xylemsaftdrucks verfolgt. Hierbei handelte es sich um Messungen, bei denen die Methodik des Xylemzugangs für entsprechende Sensoren erprobt und verfeinert wurde (Diese Messungen fanden zusammen mit Dr. Dirk Gansert, Abteilung Geobotanik der Universität Düsseldorf, in einem Biotopbereich der Universität Düsseldorf statt). Die Untersuchungen wurden an einem Birkenstamm mit 31 cm Umfang in 75 cm Höhe über dem Grund durchgeführt. Die Birke hatte eine Gesamthöhe von 8 m. Ergebnisse aus diesen Messungen flossen indirekt in diese Arbeit ein; so wurde die Berechnung der Sauerstoffkonzentrationen sowie die Montagetechnik der Sauerstoffsensoren bei diesen Messungen entwickelt und getestet.

Zwischen Juli und Oktober 2000 wurden am Wuchsort der in den Folgejahren beprobten Birken auf dem Neandertal-Gelände Messungen der Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten sowie ab August 2000 zusätzlich simultan Messungen der Sauerstoffkonzentrationen im Splintholz mit hoher zeitlicher Auflösung (5-Minuten-Intervall) durchgeführt. Die Messungen erfolgten an einem Birkenstamm mit einem Umfang von 87 cm mit Applikation der Granier-Sensoren in 1,5 m Höhe. Sauerstoffmessungen wurden mit Hilfe der LIPAX-Einheit in ca. 1,2 m Höhe in der wässrigen Phase durchgeführt. Die Birke hatte eine Höhe von 30 m und wuchs in Nachbarschaft der von Stöhr (2003) untersuchten Bäume.

#### **2.5.4 AUFBAU DES SAFTFLUSS- UND SAUERSTOFFMESSFELDS IM JAHR 2001**

Während der gesamten Vegetationsperiode 2001 sowie im Winter 2001/2002 wurden die im Jahr 2000 begonnenen Messungen im Neandertal an einem neuen Standort auf der in Abbildung 11 markierten Berme fortgeführt und dabei die Anzahl der untersuchten Bäume und Messpunkte deutlich erhöht: Es wurden 16 Standard-Graniersensoren zur Messung des Xylem-Saftflusses eingesetzt, die seit Anfang Mai 2001 die einschlägigen Messwerte im 5-Minuten-Abstand erfassten und aufzeichneten. Die Sensoren wurden auf vier Birken mit ähnlichem Umfang (42; 55; 57 und 60 cm) und gleicher Wuchshöhe (ca. 20 m) verteilt, wobei jeweils drei Sensoren im 120°-Winkel am Baum allseitig den Xylemsaftstrom registrierten.

Ein unterhalb montierter Sensor diente als Kontrollsensor. Sauerstoffmessungen fanden zeitgleich an maximal zwei Stellen eines Stammes statt. Des Weiteren wurden Veränderungen des atmosphärischen Sauerstoffgehalts in mehrwöchigen Messkampagnen erfasst.

#### **2.5.5 VARIATIONEN DER SAUERSTOFFMESSUNGEN IN RINDE UND XYLEM IM JAHR 2001**

Im Jahr 2001 fanden Messungen statt, bei denen auch der Rindenstoffwechsel mitberücksichtigt wurde. Dabei näherte sich die Messposition des Sauerstoffsensors von außen schrittweise an das Xylem an. Zudem wurden zur Untersuchung der Sauerstoff-Transportprozesse bei geringen Sauerstoffkonzentrationen Stickstoff-Begasungsexperimente durchgeführt: Mit Hilfe von gasförmigen Stickstoff ( $N_2$ ) wurde die Sauerstoffkonzentration in der umgebenden Atmosphäre stark herabgesetzt. Bei diesen Messungen kamen zwei LIPAX-Sensorapplikationseinheiten zur Anwendung, welche im verschlossenen Zustand auf die von Algen befreiten Rinde von Baum 3 montiert und versiegelt wurden. Die Kammern waren bei den Rindenmessungen luftgefüllt. Die Messungen erfolgten synchron an zwei Stellen der Rinde, im Abstand von 1 m zueinander, die untere Kammer in 50 cm Höhe über dem Erdboden. Nach Abschluss der Messungen über der Rinde wurde in der oberen Kammer eine Kanüle 1 cm tief in die Rinde eingestochen, während in der unteren Kammer Messungen weiterhin über der Rinde stattfanden. Als Variationen fanden diese Messungen sowohl mit belichteter als auch mit verdunkelter Rinde statt.

Zur Abdunkelung und  $N_2$ -Begasung wurde ein Aluminium-Zylinder mit einem Durchmesser von 1 m und einer Höhe von 2 m um den Stamm montiert (Abbildung 26). Im Fall der Dunkelmessung bei normaler Gaszusammensetzung der Luft wurde der Zylinder auf lückig aufgestellten Ziegelsteinen gelagert, um einen Luftstrom entlang der Rinde zu ermöglichen, im Falle der Stickstoff-Begasung hingegen wurde der Zylinder in ein befeuchtetes Sandbett eingebettet und an der Oberseite mit Hilfe von mit Alufolie beschichteter Styroporplatten, Montageschaum und Aluminium-Klebeband weitgehend luftdicht verschlossen.

Durch kontinuierliche Zuleitung von gasförmigem Stickstoff (ca. 2 l/min) konnten Undichtigkeiten ausgeglichen werden. Die Gasverteilung im Zylinder erfolgte über einen ringförmig um den Stamm gelegten Schlauch mit Austrittslöchern im Abstand von 10 cm.

# MATERIAL UND METHODEN

## DETAILLIERTE BESCHREIBUNG UND ABWANDLUNGEN DER MESS-METHODIK

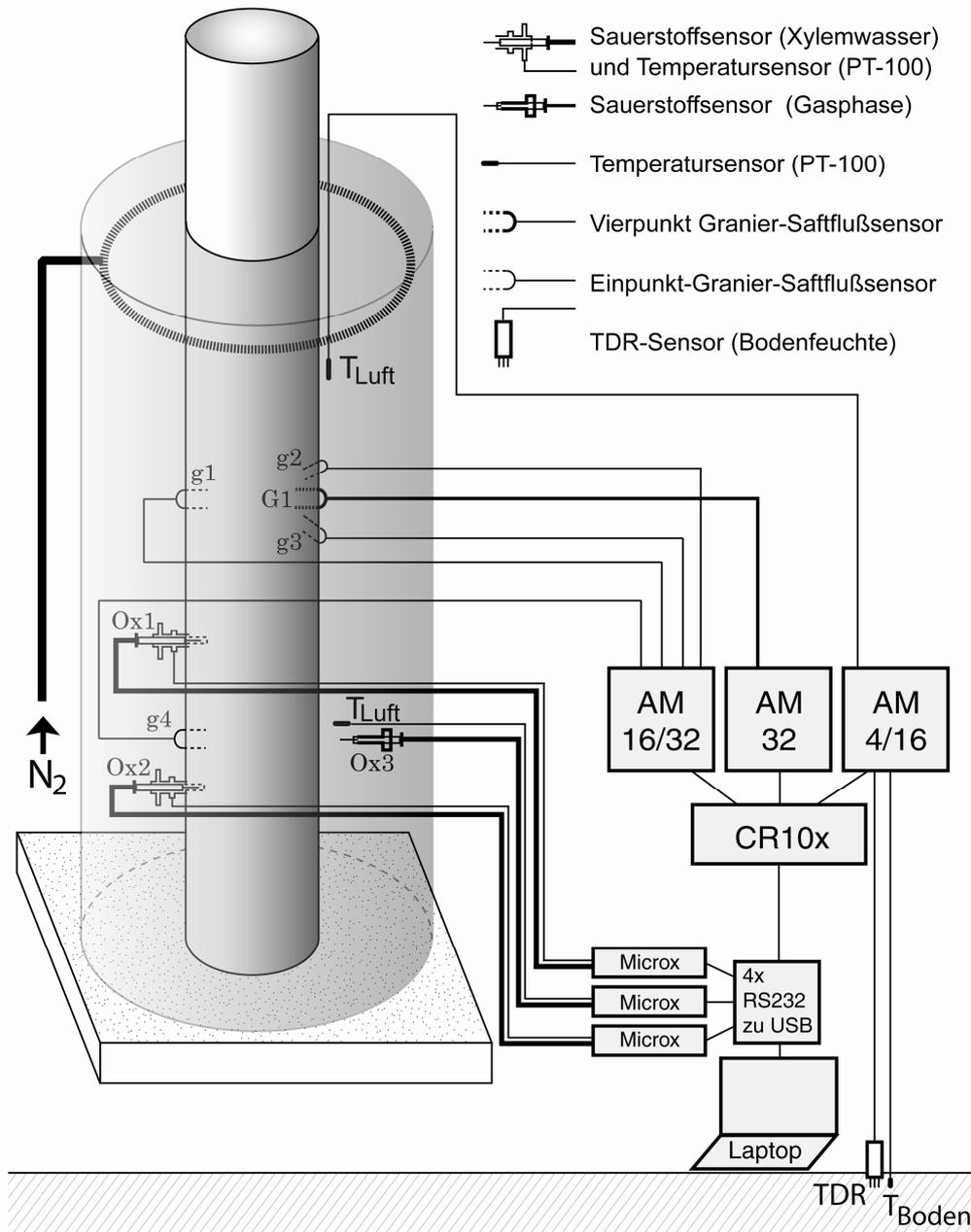


Abbildung 26: schematischer Aufbau des Sauerstoffabsenkungsexperiments 2001 an Baum 3. Sauerstoffmesspunkte befanden sich in wässriger Phase (Ox1, Ox2 mit LIPAX-Einheit) und in der Zylinderluft (Ox3). Der Vierpunkt-Graniersensor (G1) stand erst 2002, ein Jahr nach den Messungen mit den Einpunkt-Graniersensoren (g1-g4), zur Verfügung. Temperaturmessungen fanden im Xylem ( $T_{Stamm}$ ), in der Zylinderluft ( $T_{Luft}$ ) sowie im Boden ( $T_{Boden}$ ) statt. Die Bodenfeuchte wurde durch TDR-Sensoren ermittelt (TDR). Alle Messgeräte wurden über einen USB-RS232-Konverter mit einem Laptop verbunden, der zur Datenspeicherung und Steuerung der Sauerstoffmessgeräte (Microx) sowie des eingesetzten Loggers (CR10x) diente. Mit diesem Logger verbunden waren die Multiplexer (AM16/32, AM 32 und AM4/16), über die die Messwertaufzeichnung der Graniersensoren, der Temperaturen sowie der Bodenfeuchten stattfand. Zur Absenkung der Sauerstoffkonzentration wurde die Umgebungsluft in dem oben verschlossenen und unten durch ein feuchtes Sandbett abgedichteten Zylinder durch Stickstoffgas verdrängt.

## MATERIAL UND METHODEN

### DETAILLIERTE BESCHREIBUNG UND ABWANDLUNGEN DER MESS-METHODIK

Eine Übersicht über alle Varianten dieser Sauerstoffmessungen findet sich in der folgenden Tabelle 7:

*Tabelle 7: Varianten und zeitlicher Ablauf der Sauerstoffmessung im Jahr 2001 an Baum 3*

| Mess-Phase | <b>LIPAX-Kammer 1</b><br>oben (150 cm über dem Erdboden)                         | <b>LIPAX-Kammer 2</b><br>unten (50 cm über dem Erdboden)  |
|------------|--|---|
| A          | <b>MIT UMGEBUNGSLUFT GEFÜLLTE KAMMER ÜBER RINDE</b><br>15.6.-24.7.2001           | <b>MIT UMGEBUNGSLUFT GEFÜLLTE KAMMER ÜBER RINDE</b><br>15.6.-13.7.2001  |
| B          | <b>DURCHLÜFTEN</b><br>13.7.2001  | <b>DURCHLÜFTEN</b><br>13.7.2001   |
| C          | <b>PARALLEL BETRIEB ÜBER DER RINDE</b><br>Tagesgang                              | <b>TEST: FÜLLUNG DER KAMMER MIT N<sub>2</sub></b><br>24.-25.7. & 25.-26.7.2001,<br>danach Tagesgang aufgenommen |
| D          | <b>EINSTICH IN DIE RINDE</b><br>24.7.2001  | <b>DURCHLÜFTUNG</b><br>(24.7.2001, Optodenaustausch,<br>Optode bleibt über Rinde)                               |
| E          | <b>BESCHATTUNG DURCH ZYLINDER</b><br>ab 30.7.2001, Tagesgänge                    | <b>BESCHATTUNG DURCH ZYLINDER</b><br>Ab 30.7.2001, Tagesgänge   |
| F          | <b>BEGASUNG MIT N<sub>2</sub> IN DER RINDE</b><br>15.8.2001 18:37 MEZ            | <b>BEGASUNG MIT N<sub>2</sub> ÜBER DER RINDE</b><br>15.8.2001 18:37 MEZ   |
| G          | <b>ENTFERNUNG DES ZYLINDERS:</b><br><b>21.8.2001</b>                             | <b>ENTFERNUNG DES ZYLINDERS:</b><br><b>21.8.2001</b>  |
| H          | <b>ANBOHREN DES XYLEMS UNTER WASSER:</b><br>23.8.2001                            | <b>ANBOHREN DES XYLEMS UNTER WASSER UND EINSCHLAGEN EINER METALLSPITZE INS BOHRLOCH:</b><br>23.8.2001           |
| I          | <b>SPÜLUNG ALLE 3 TAGE</b><br>27.8./30.8./2.9.                                   | <b>SPÜLUNG ALLE 3 TAGE</b><br>27.8./30.8./2.9.  |
| J          | <b>UMBAU &amp; WECHSEL DER OPTODEN MIT SPÜLUNG DER KAMMERN</b><br>7.9.2001       | <b>UMBAU &amp; WECHSEL DER OPTODEN MIT SPÜLUNG DER KAMMERN</b><br>7.9.2001                                      |
| K          | <b>N<sub>2</sub>-BEGASUNG</b><br>9.9.2001 17:40 MEZ                              | <b>N<sub>2</sub>-BEGASUNG</b><br>9.9.2001 17:40 MEZ   |
| L          | <b>NEUE N<sub>2</sub>-BEGASUNG</b><br>12.9.2001 11:10 MEZ                        | <b>NEUE N<sub>2</sub>-BEGASUNG</b><br>12.9.2001 11:10 MEZ   |
| M          | <b>ENDE DER N<sub>2</sub>-BEGASUNG</b><br>18.9.2001 11:36 MEZ, Zylinder entfernt | <b>ENDE DER N<sub>2</sub>-BEGASUNG</b><br>18.9.2001 11:36 MEZ, Zylinder entfernt                                |
| N          | <b>ENDE DER SAUERSTOFF-MESSUNG IN DER VEGETATIONSPERIODE 2001</b><br>4.10.2001   | <b>ENDE DER SAUERSTOFF-MESSUNG IN DER VEGETATIONSPERIODE 2001</b><br>4.10.2001                                  |
| O          |  | <b>WINTERMESSUNG ÜBER DER RINDE</b><br>12.12.2001 bis 12.1.2002   |

### 2.5.6 VARIATIONEN DER XYLEM-SAUERSTOFFMESSUNG MIT ERGÄNZENDEN MESSUNGEN IN DER GASPHERE

Im Jahr 2002 standen neben der genaueren Erfassung der Xylemsaftfluss-Tiefenverteilung die Sauerstoffmessungen im Xylem im Mittelpunkt. Während in den Vorjahren bei Messungen im Xylem ein Rest des Rindengewebes über dem Xylem zurückblieb, konnte dieser im Jahr 2002 durch eine neue Präparationstechnik und verfeinerte Montage vollständig abgetragen werden ohne das Xylemgewebe nachhaltig zu schädigen. Bohrungen ins Xylem erfolgten, wie erläutert, mit dem in den Vorjahren bereits eingesetzten 7-mm-Bohrer. Bei der nachfolgenden Spülung wurde großen Wert auf möglichst vollständige Entfernung von Bohrgrus gelegt, da der Abbau von Holzrückständen im Bohrloch eine Veränderung der Sauerstoffmesswerte bewirken könnte. Auch im Jahre 2002 wurde ein Aluminiumzylinder zur Erzeugung einer hypoxischen Atmosphäre an der Stammbasis (von der Erdoberfläche bis auf eine Höhe von 2,4 m) verwendet (vgl. Abbildung 28A und Abbildung 29). Die Abdichtung des Zylinders nach oben erfolgte, anders als im Vorjahr, durch eine speziell an den untersuchten Baum 5 angepasste Aluminiumscheibe, die wiederum mit Montageschaum zum Baum hin abgedichtet wurde. Zwischen Zylinder und „Deckel“ erfolgte die Abdichtung durch eine Gummidichtung an der Oberkante des Zylinders (Abbildung 27 und Abbildung 28 A). Hierdurch wurde eine erhöhte Dichtigkeit auch dann erreicht, wenn sich der Deckel auf dem Zylinder, zum Beispiel durch Windbewegungen des Baumes, verschob.



Abbildung 27: Neue Abdeckung des Begasungszylinders. Durch eine Gummidichtung und durch die glatte Oberfläche des Aluminiumdeckels wird eine Abdichtung des Zylinders auch dann erreicht, wenn der Baum durch Windböen bewegt wird.

## MATERIAL UND METHODEN

### DETAILLIERTE BESCHREIBUNG UND ABWANDLUNGEN DER MESS-METHODIK



A: Isolierter Begasungszylinder



B: Graniersensoren und LIPAX-Einheit

Abbildung 28: Begasungszylinder (A), isoliert mit Luftkissenfolie und nach oben hin abgedichtet mit einem speziell an den Baum angepassten, mit Hartschaum befestigten Deckel. Die Abdichtung nach unten erfolgt, wie im Vorjahr, durch ein feuchtes Sandbett, welches zum Erhalt der Feuchtigkeit mit Kunststofffolie abgedeckt ist. In (B) erkennt man die mit Styropor isolierten Graniersensoren sowie die für Sauerstoffmessungen im Xylem notwendige LIPAX-Sensorapplikationseinheit (rechts am Stamm)

Zusätzlich zu den Sauerstoffmessungen im Zylinder wurden Messwerte auch unter natürlichen Bedingungen aufgezeichnet, sowohl während der Vegetationsperiode bei starkem Saftfluss als auch am Ende der Vegetationsperiode bei nachlassendem bzw. ohne Saftfluss. Beendet wurden die Messungen durch Diebstahl des Laptops, der die Sauerstoff-Messgeräte steuerte. Daten gingen nicht verloren, da die Messwerte im Halbstundentakt über eine speziell für diese Messungen aufgebaute Netzwerkverbindung gesichert wurden. Diese Netzwerkverbindung ermöglichte auch die Kontrolle und Fernabfrage der Sauerstoff- und Saftflussdaten.

## MATERIAL UND METHODEN

### DETAILLIERTE BESCHREIBUNG UND ABWANDLUNGEN DER MESS-METHODIK

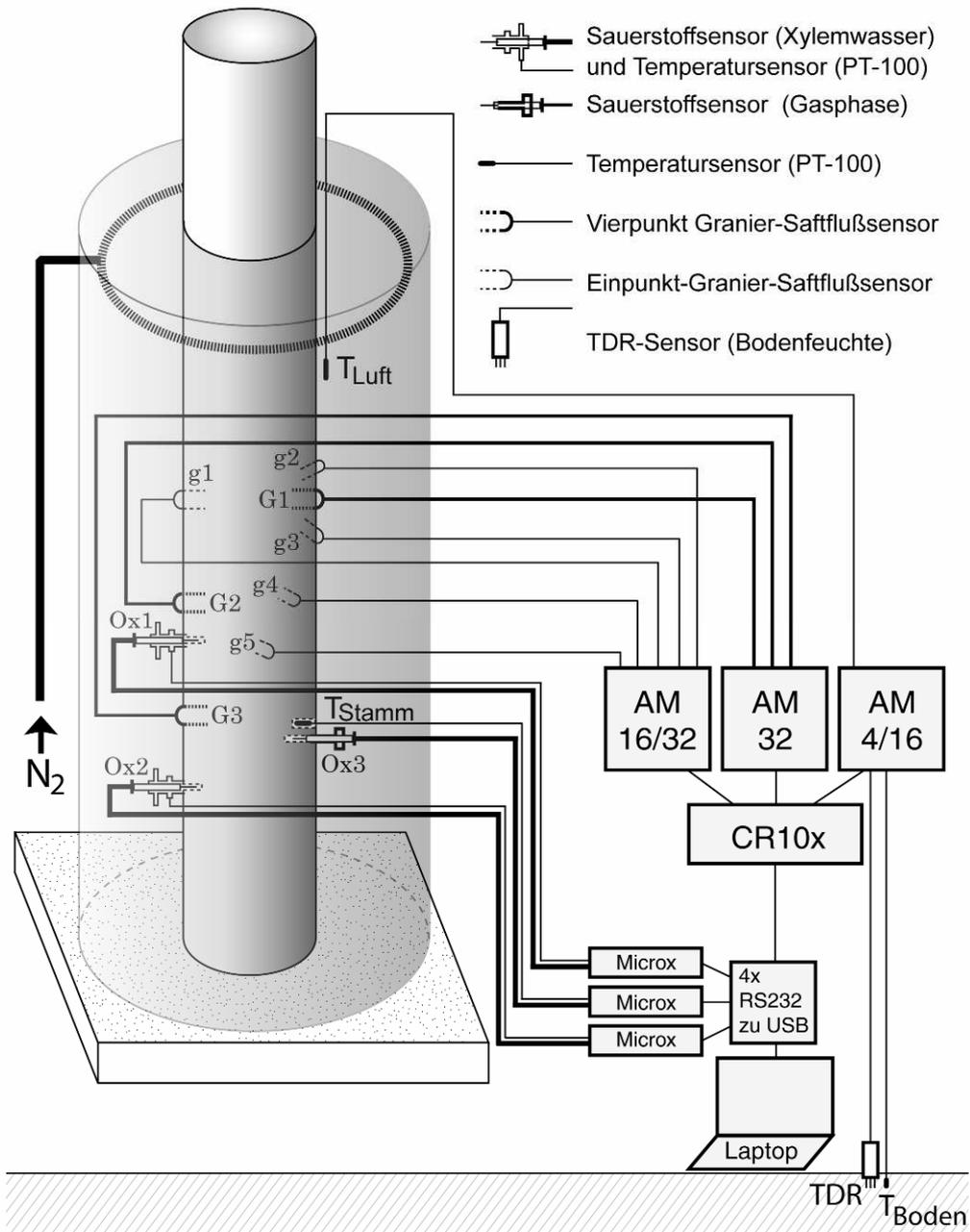


Abbildung 29: Schematischer Aufbau des Sauerstoffabsenkungsexperiments 2003, Baum 5. Sauerstoffmesspunkte befanden sich in wässriger Phase ( $Ox1$ ,  $Ox2$  mit LIPAX-Einheit) und in der Gasphase ( $Ox3$ ). Dort fanden Messungen mit Hilfe der neu entwickelten Applikationsapparatur (s.u.) statt. Die Lage der Vierpunkt- ( $G1$  -  $G3$ ) sowie der Einpunkt-Graniersensoren ( $g1$  -  $g5$ ) wurde so gewählt, dass gegenseitige Aufheizungseffekte minimiert wurden. Temperaturmessungen fanden im Xylem ( $T_{Stamm}$ ), in der Zylinderluft ( $T_{Luft}$ ) sowie im Boden ( $T_{Boden}$ ) statt. Die Bodenfeuchte wurde mit Hilfe von TDR-Sensoren ermittelt (TDR). Alle Messgeräte wurden über einen USB-RS232-Konverter mit einem Laptop verbunden, der zur Datenspeicherung und Steuerung der Sauerstoffmessgeräte (Microx) sowie des eingesetzten Loggers (CR10x) mitsamt der mit diesem verbundenen Multiplexer (AM16/32, AM 32 und AM4/16) diente. Zur Absenkung der Sauerstoffkonzentration wurde die Umgebungsluft in dem oben durch eine Metallplatte verschlossenen und unten durch ein feuchtes Sandbett abgedichteten Zylinder durch Stickstoffgas verdrängt. Zur Kontrolle der Hypoxie im Zylinder wurde ein Sauerstoffsensoren eingesetzt (Optode und Microx-Messgerät dieser Messung wurden nicht dargestellt, da diese Messungen im Wechsel mit Gasphasenmessungen stattfanden).

Ein neuer Sensortyp (B2) wurde bei den Sauerstoffmessungen ab dem Jahr 2002 erprobt und danach durchgängig erfolgreich genutzt: Dieser Sensortyp besitzt eine erhöhte Langzeitstabilität während der Messung und steigert damit die Messgenauigkeit.

### 2.5.7 BERECHNUNG NÄCHTLICHER SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN MIT EINER ATMUNGSFUNKTION

Zur Auswertung der nächtlichen Sauerstoff-Konzentrationsänderungen wurden die Messwerte statistisch mit einer nichtlinearen Regression einer reziproken Atmungsfunktion angepasst. Angenommen wurde dabei für die Atmung ein respiratorischer Quotient (RQ) von 1, da von einer Veratmung von Kohlenhydraten ausgegangen werden kann.

Die Regressionsgeraden wurden mit folgender Funktion berechnet:

$$[O_2] = \frac{1}{a * \exp(-b * 1000 / R * T)} = \frac{1}{[CO_2]}$$

mit  $R = 8,31441 \text{ J}/(\text{mol} * \text{K})$ , daher geht die Temperatur in Kelvin in die Formel ein. Die Anpassung der Parameter  $a$  und  $b$  erfolgte über die Regressionsfunktion der Software SigmaPlot 6. Als Startwerte wurden  $a = 100\,000\,000$  und  $b = 48$  angenommen. Wie sich aus der Betrachtung der in die Formel eingehenden Messgrößen und deren Einheiten ergibt, erhält man für  $b$  die Einheit  $\text{kJ}/\text{mol}$ . Dieser Wert  $b$  entspricht der Aktivierungsenergie für die ablaufenden Atmungsprozesse und damit für die Sauerstoffzehrung.

### 2.5.8 ERWEITERUNG DER GRANIER-SAFTFLUSSMESSUNGEN IM JAHR 2002

Die Granier-Saftflussmessungen aus dem Jahr 2001 wurden ab 2002 in ihrem Umfang deutlich erweitert und bis Ende 2004 fortgeführt. Nach der Auslegung der Messapparatur auf 16 Messpunkte im Jahr 2001 wurden ab dem Jahr 2002 bis zu 112 Messpunkte für Granier-Saftflussmessungen im 5-Minuten-Intervall erfasst und ausgewertet, verteilt auf acht Bäume (alle *Betula pendula* mit ähnlichem Umfang und annähernd gleicher Wuchshöhe wie die bereits untersuchten Exemplare), realisiert durch den Einsatz von 50 Sensorpaaren (bei hochauflösenden Sensoren mit vier Messpunkten pro Sensor, d.h. acht Messpunkten pro Sensorpaar). Sauerstoff wurde mit drei photooptischen Messeinheiten simultan im Xylem und in der Außenluft erfasst. Der Sauerstoffgehalt der Umgebungsluft wurde durch Applikation

von Stickstoff in einen Metall-Zylinder an der Stammbasis reversibel variiert (vgl. 2.5.6 Variationen der Xylem-Sauerstoffmessung mit ergänzenden Messungen in der Gasphase) und Rindenphotosynthese durch Abdunkelung während der Begasungszeiträume vollständig ausgeschlossen. Temperaturschwankungen wurden durch verstärkte Isolation (insbesondere durch den Einsatz mehrerer Lagen Luftkissenfolie) minimiert. Zudem wurde ein neuer Sensortyp (B2) bei den Sauerstoffmessungen erprobt und erfolgreich eingesetzt: Dieser besaß eine erhöhte Langzeitstabilität während der Messung und steigerte damit die Messgenauigkeit. Schließlich wurde ein neuer Applikationsweg für Sauerstoffoptoden in der Gasphase entwickelt und erfolgreich erprobt.

#### **2.5.9 HOCHAUFLÖSENDE UND VERGLEICHENDE SAFTFLUSSMESSUNGEN IN DEN JAHREN 2003 UND 2004**

Anders als bei den auf einer Vielzahl von Sensorpositionen und Baumindividuen ausgerichteten Messungen an wenigen Applikationsorten der Vorjahre stand im Jahr 2003 die mehrmonatige Eichung der Saftflussmessung für jedes Baumindividuum im Vordergrund, die exaktere Aussagen über die beobachteten Saftflussmengen zulässt.

Für die Eichung der Saftflussmessung wurden verstärkt Graniersensoren mit hoher räumlicher Auflösung (zusätzlich vier Sensoren mit je vier Messpositionen pro Sensornadel) sowie Saftflussmanschetten verwendet. An einem dünneren Baum wurden sowohl Saftflussmanschetten als auch alle verfügbaren Arten von Graniersensoren eingesetzt. Daneben wurden im vollen Umfang die Saftflussmessungen des Vorjahres fortgeführt und, soweit möglich, um hochauflösende Graniermessungen erweitert.

Gegen Ende der Vegetationsperiode 2003 und mitten in der Vegetationsperiode 2004 wurde, wie bereits im Jahr 2001, das saftleitende Xylem der untersuchten Bäume angefärbt und durch Bohrkernentnahme quantifiziert. Die so erhaltenen Messwerte wurden mit den Ergebnissen aus den gleichzeitig mit Hilfe von Tiefenprofil-Granier-Sensoren stattfindenden, hochauflösenden Saftflussmessungen verglichen.

---

### 3 ERGEBNISSE

---

Nach umfangreichen Vorarbeiten (Eichungen, Testmessungen, Aufbau und Verschaltung der Messgeräte) wurden zwischen April und Oktober 2000 in einzelnen Messkampagnen sowie ab Mai 2001 kontinuierlich und simultan die Sauerstoffkonzentrationen, Saftflussgeschwindigkeiten ausgesuchter Birken sowie die auf die Bäume wirkenden Mikroklimaparameter erfasst (Abbildung 30 und folgende).

#### 3.1 MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

Mikroklimadaten wurden sowohl zentral für das Forschungsgelände Neandertal (durch kontinuierliche Messungen seit 1997) als auch unmittelbar am Standort der untersuchten Bäume aufgezeichnet. Die Messungen beider Stationen sind in den folgenden Diagrammen auf Tagesbasis zusammengefasst und in Form von Jahresübersichten für die Jahre 2000 bis 2005 dargestellt. Für jedes Jahr wurden dabei zwei Übersichtsseiten erstellt.

##### 3.1.1 JAHRESÜBERSICHT DER BODEN- UND LUFTTEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE UND LUFTFEUCHTE

In der ersten Übersichtsserie wurden für jedes Untersuchungsjahr die Mittelwerte, Maxima und Minima von Bodentemperatur, Lufttemperatur und Luftfeuchte und die Tages-Niederschlagssummen aufgetragen. Darauf folgend wurden Maximalwerte sowie Tagessummen der Globalstrahlung sowie Minimal-, Mittel- und Maximalwerte des VPDs und darunter Tages-Mittelwerte der Bodenfeuchte für drei Standorte dargestellt.

Im Jahr 2000 erfolgte die Messwerterfassung in Zusammenarbeit mit Dr. Andreas Stöhr, der zu diesem Zeitpunkt am Standort der untersuchten Birke den Xylem-Saftfluss von Esche und Ahorn quantifizierte (Stöhr 2003: Luftfeuchte, Bodenfeuchte, Niederschlag und Temperatur). Zwischen Mai 2001 und Mai 2005 erfolgten die Mikroklimamessungen auf der höher gelegenen Birken-Messfläche unabhängig und dauerhaft mit einer dort errichteten Klimastation. Luftfeuchte und Niederschläge wurden ausschließlich an der zentralen Klimastation des Neandertals gemessen.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

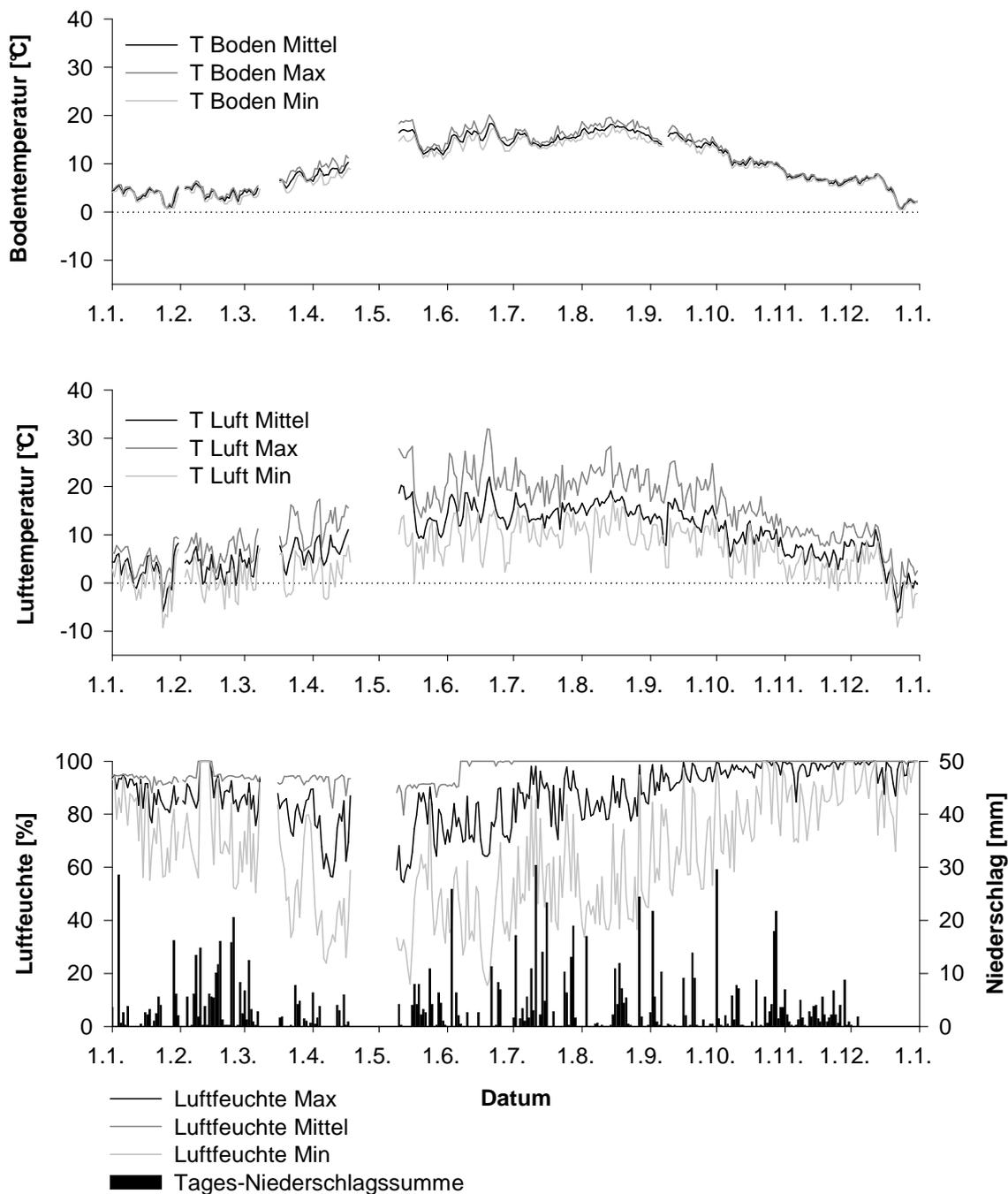


Abbildung 30: Klimadaten für das Jahr 2000, Klimastation Neandertal-Freifläche: Aufgetragen sind Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte, hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima. Unten sind die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Zwischen Februar und Mai kam es zwischenzeitlich zu Ausfällen der Datenaufzeichnung, während der Xylemsaftfluss-Messungen (Juli-November) war die Datenaufzeichnung lückenlos. Anfang Juni wurde der Luftfeuchtesensor gewechselt, wodurch sich eine Verschiebung der maximalen Luftfeuchtwerte bei Nacht ergab (Messfehler von max. 10 % bis Juni, nachts wurden über den gesamten Messzeitraum nahezu täglich 100 % Luftfeuchte erreicht).

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

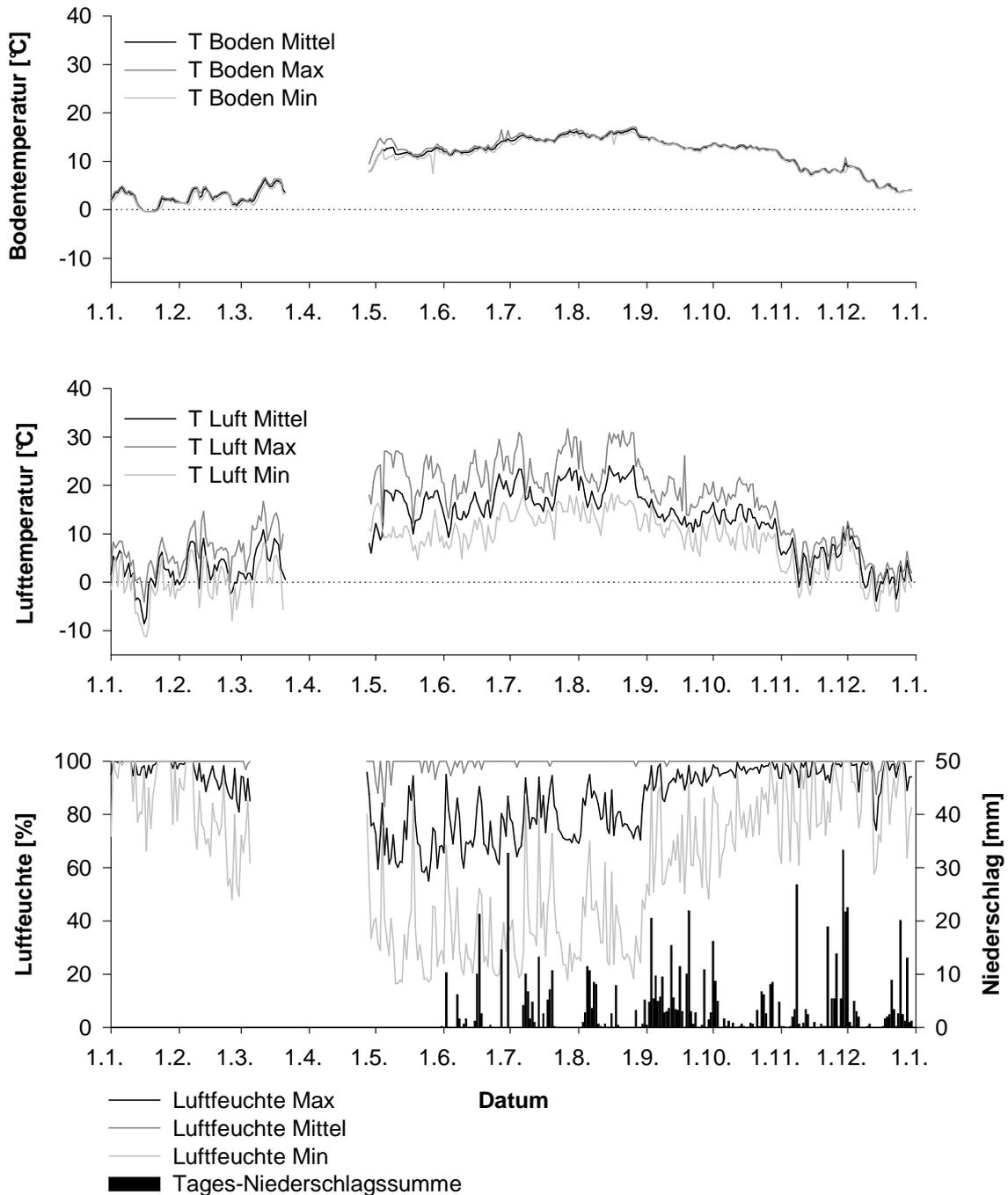


Abbildung 31: Klimadaten für das Jahr 2001, Klimastation Neandertal-Freifläche und Berme: Aufgetragen wurden Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte sowie hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima. Zusätzlich wurden im untersten Diagramm ab Juni die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Zwischen März und Mai kam es durch eine Fehlfunktion des Loggers zu einem Ausfall der Datenaufzeichnung. Ab dem 12.5.2001 sind die Temperaturwerte dargestellt, welche auf der Berme in unmittelbarer Nähe zur Xylemsaftflussmessung im 5-Minuten-Intervall gemessen wurden. Nur zwischen Mitte März und Mitte September traf das Sonnenlicht tagsüber auf die Berme und erwärmte dort Luft und Boden, im restlichen Zeitraum warf die oberhalb gelegene Steinbruchkante Schatten auf die Untersuchungsfläche.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

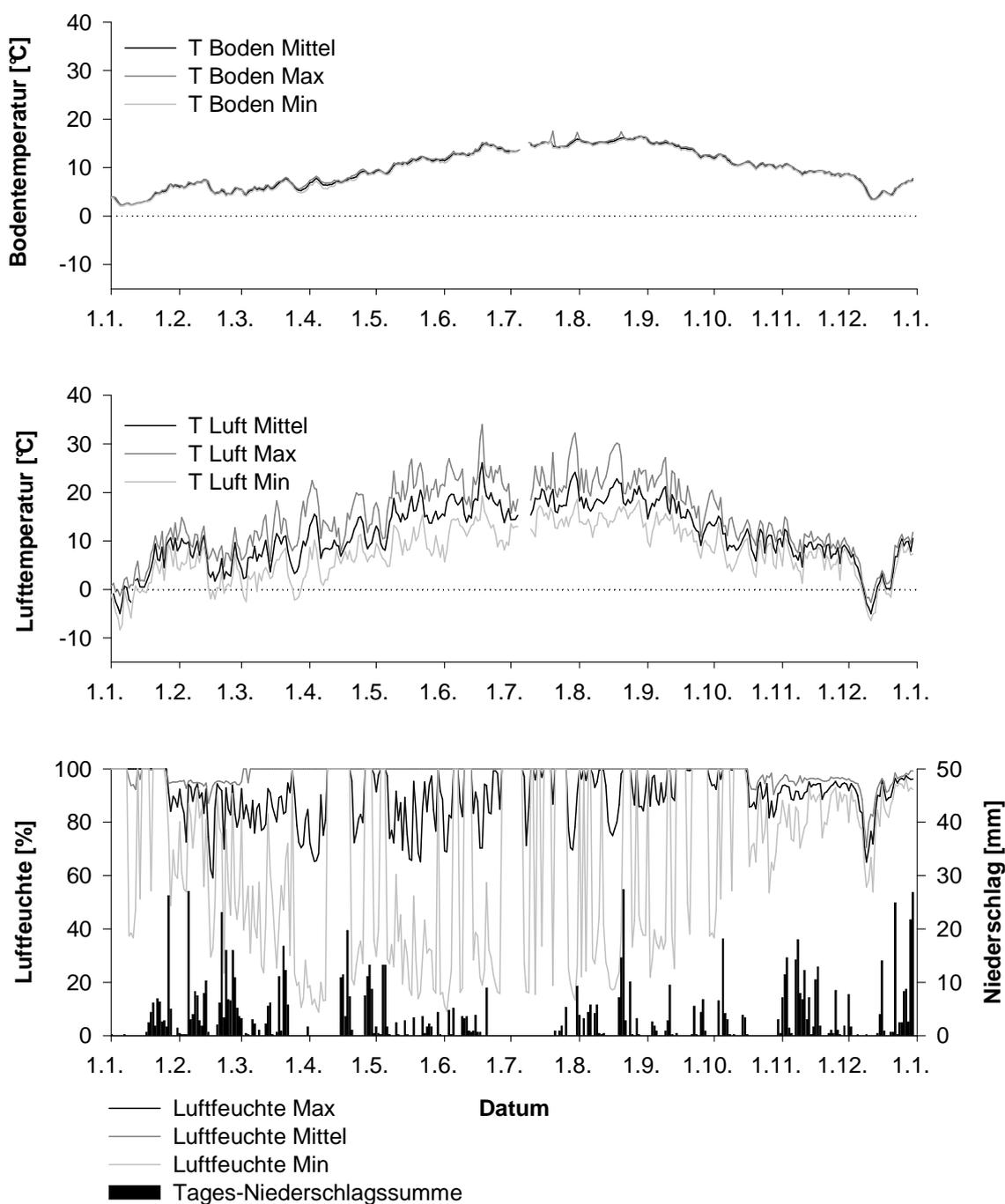


Abbildung 32: Klimadaten für das Jahr 2002: Aufgetragen wurden Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte sowie hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima; zusätzlich sind im untersten Diagramm die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Boden- und Lufttemperaturen wurden bei den untersuchten Gehölzen aufgezeichnet. Bis Mitte März und ab Anfang September traf nur noch in den Morgenstunden Sonnenlicht kurzzeitig auf die Berme, den restlichen Tag über warf die oberhalb gelegene Steinbruchkante Schatten auf die Untersuchungsfläche.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

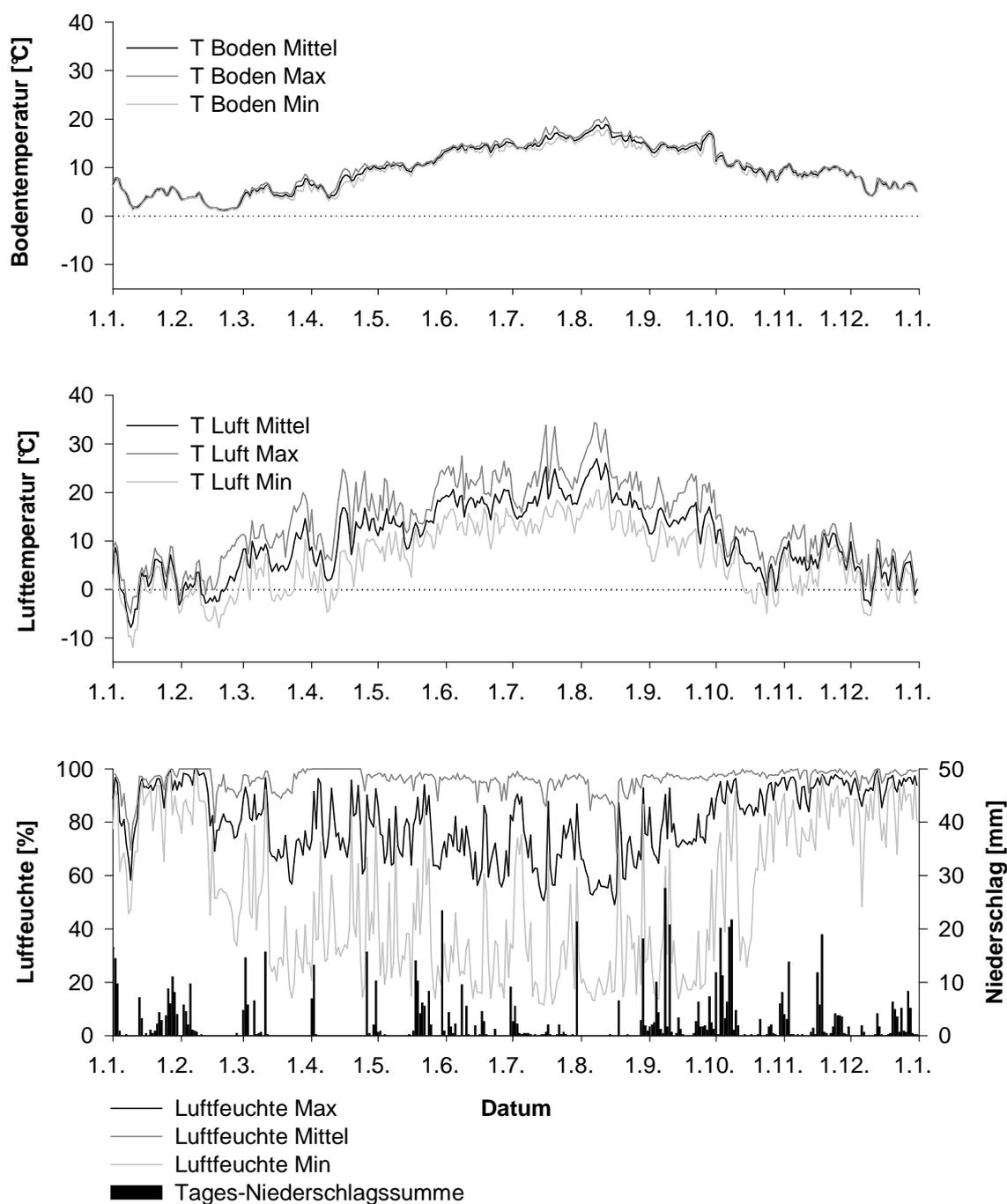


Abbildung 33: Klimadaten für das Jahr 2003, Klimastation Neandertal-Freifläche und Berme: Aufgetragen wurden Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte sowie hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima; zusätzlich sind im untersten Diagramm die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Boden- und Lufttemperatur wurden bei den untersuchten Gehölzen aufgezeichnet. Bis Mitte März und ab Anfang September traf nur noch in den Morgenstunden Sonnenlicht kurzzeitig auf die Berme, den restlichen Tag über warf die oberhalb gelegene Steinbruchkante Schatten auf die Untersuchungsfläche.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

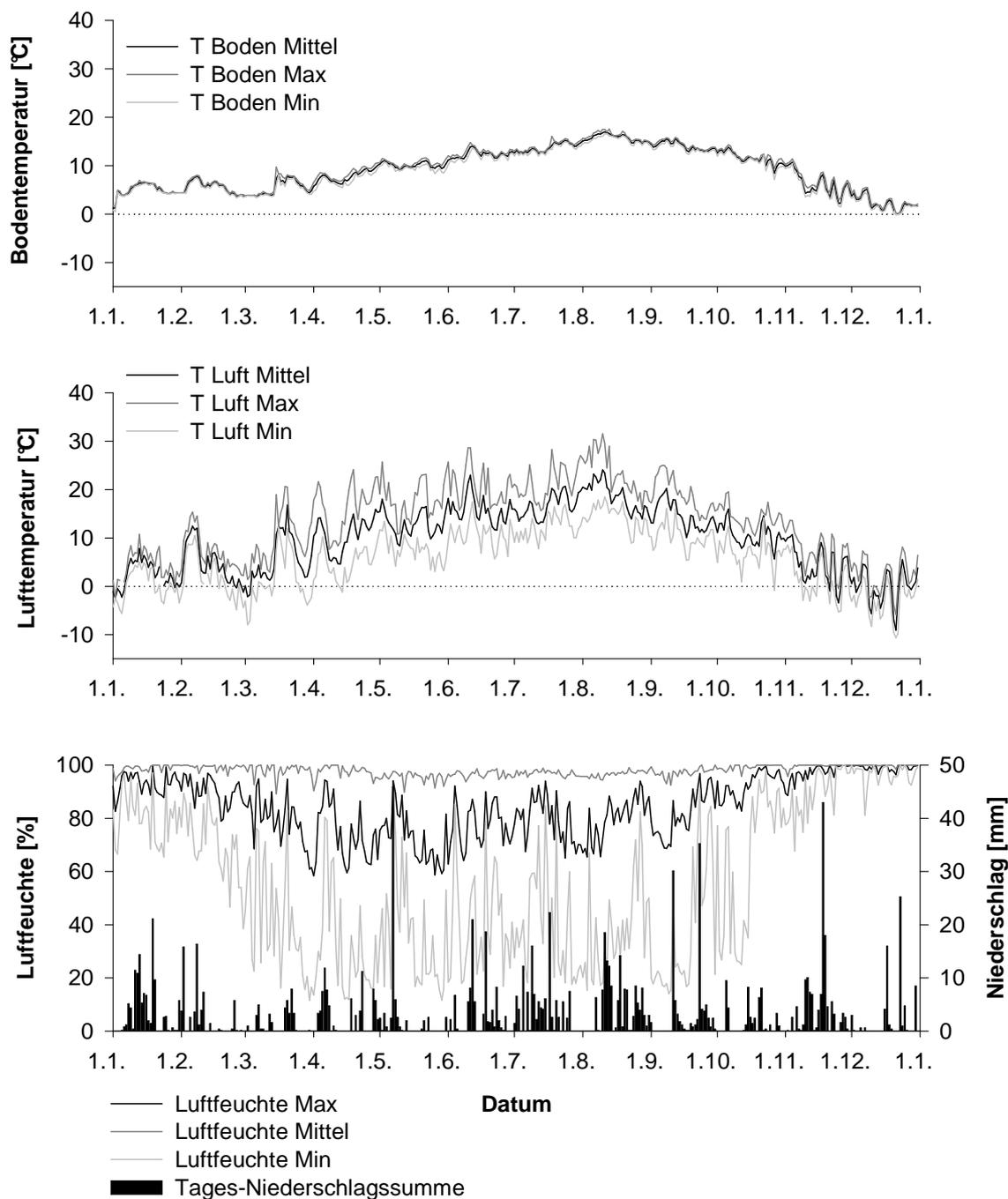


Abbildung 34: Klimadaten für das Jahr 2004, Klimastation Neandertal-Freifläche: Aufgetragen wurden Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte sowie hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima; zusätzlich sind im untersten Diagramm die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Boden- und Lufttemperaturen wurden bei den untersuchten Gehölzen aufgezeichnet. Bis Mitte März und ab Anfang September traf nur noch in den Morgenstunden Sonnenlicht kurzzeitig auf die Berme, den restlichen Tag über warf die oberhalb gelegene Steinbruchkante Schatten auf die Untersuchungsfläche.

### 3.1.2 JAHRESÜBERSICHT DER GLOBALSTRAHLUNG, DER BODENFEUCHTE UND DES VPD

Nettostrahlung, PPFd und Bodenfeuchte wurden in unmittelbarer Nähe der untersuchten Gehölze erfasst. Globalstrahlung, Luft- und Bodentemperaturen wurden sowohl an der zentralen Klimastation als auch auf der Berme aufgezeichnet. Auf der Freifläche der zentral gelegenen Klimastation traten keine Beschattungen durch Gehölze oder Felsvorsprünge auf. Daher erwies sich die dort in 2,5 m Höhe aufgezeichnete Globalstrahlung als die besser mit den Saftflussgeschwindigkeiten zu synchronisierende. Daher wurden nur die dort aufgezeichneten Messwerte für die Berechnung der Globalstrahlungssummen genutzt und in den folgenden Diagrammen für die Jahre 2000 bis 2004 aufgetragen. Aus dem gleichen Grund wurden auch die auf der Berme erfassten Nettostrahlungswerte und Photonenflussdichten nicht aufgetragen.

Die Messungen im Jahr 2000 fanden an einem schattigen Standort im Schluchtwald und methodisch leicht abgewandelt statt, verglichen mit den Messungen der Folgejahre auf der erhöht gelegenen Freifläche (vgl. Material und Methoden und Stöhr 2003). Deshalb können nur die in den Jahren 2001 bis 2004 aufgezeichneten Messwerte direkt miteinander verglichen und Unterschiede am Standort in diesen Jahren auf Unterschiede im Großklima zurückgeführt werden.

Im Messzeitraum des Jahres 2000 konnten für den untersuchten Standort vergleichsweise hohe Werte für VPD und Globalstrahlung ermittelt werden. In der zweiten Augushälfte kam es häufig zu Niederschlägen. Die Bodenfeuchte lag im Erfassungszeitraum zwischen 28 und 38 Volumenprozent und war damit im Vergleich zu den in den Folgejahren an anderen Standorten ermittelten Werten durchgängig hoch.

Im Jahr 2001 wurden kurze Trockenphasen immer wieder von ergiebigen Niederschlägen unterbrochen, so dass es nicht zu einem langfristigen Absinken der Bodenfeuchte während der Sommermonate kam. Im Jahr 2002 waren die Trockenperioden länger als 2001, jedoch weniger ausgeprägt als im darauf folgenden Jahr. Der Globalstrahlungsverlauf beider Jahre ähnelte sich: Tage starker Sonneneinstrahlung wechselten sich mit bewölkten und regnerischen Tagen mit geringer Einstrahlung ab.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

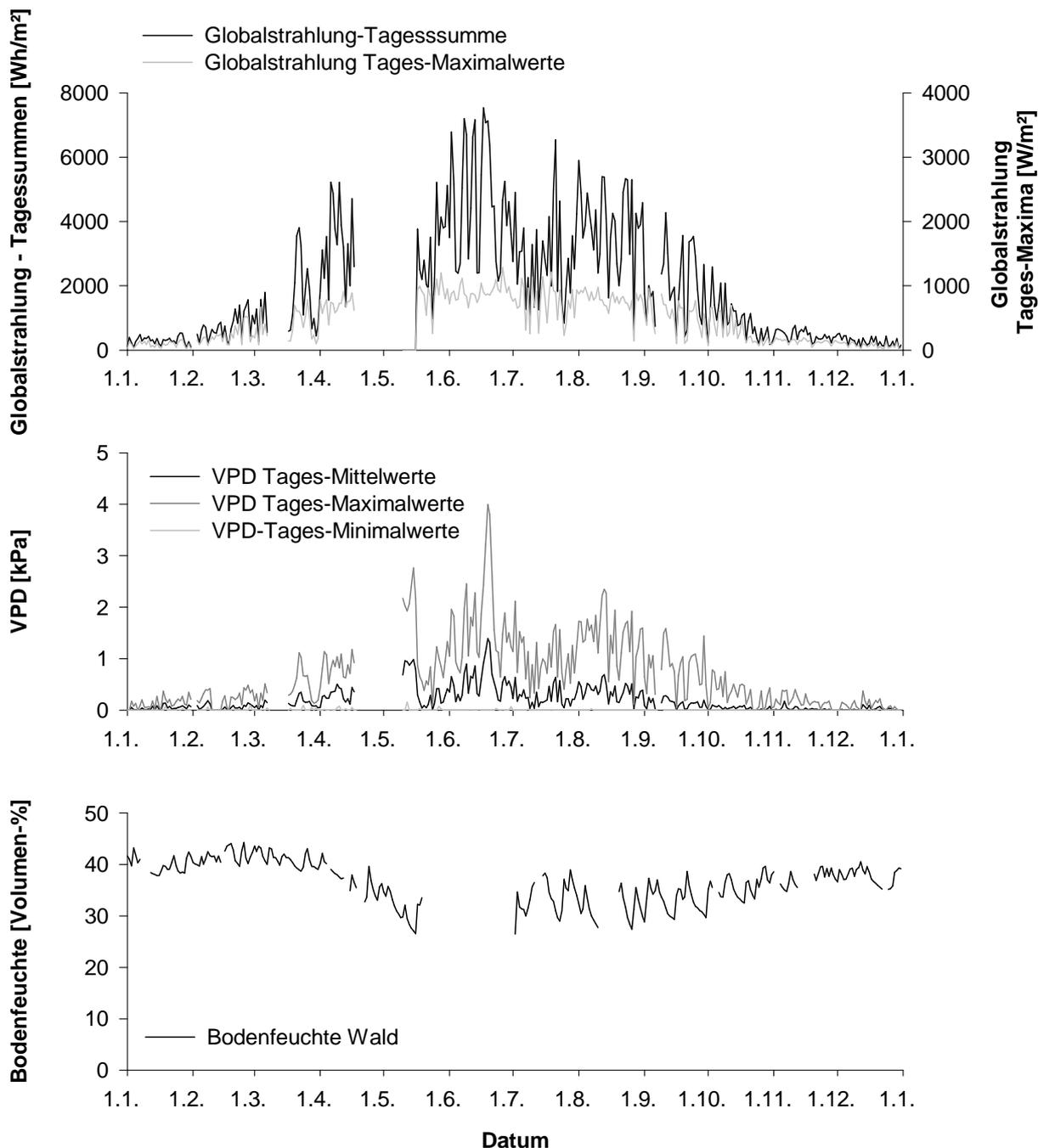


Abbildung 35: Klimaübersicht für das Jahr 2000, Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden mit der Klimastation auf der Freifläche gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Birke aufgezeichnet (Bodenfeuchte Wald, Bodenfeuchte-Messwerte von Dr. Andreas Stöhr (vgl. Stöhr 2003)). Längere Ausfälle der Datenaufzeichnung (über 3 Tage) betreffen bei Globalstrahlung und VPD den Zeitraum 9. – 16. März und 19. April – 9. Mai, bei der Bodenfeuchte den Zeitraum vom 20. Mai bis 1. Juli sowie 11. – 16. August und 13.– 19. November. Im Aufzeichnungszeitraum schwankte die Bodenfeuchte vergleichsweise geringfügig zwischen 45 Volumenprozent im Frühjahr und Herbst und 25 Volumenprozent im Sommer. Auch das VPD schwankte nur geringfügig, lediglich Mitte Mai und Juli werden für wenige Tage Tagesmittelwerte über ein kPa erreicht.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

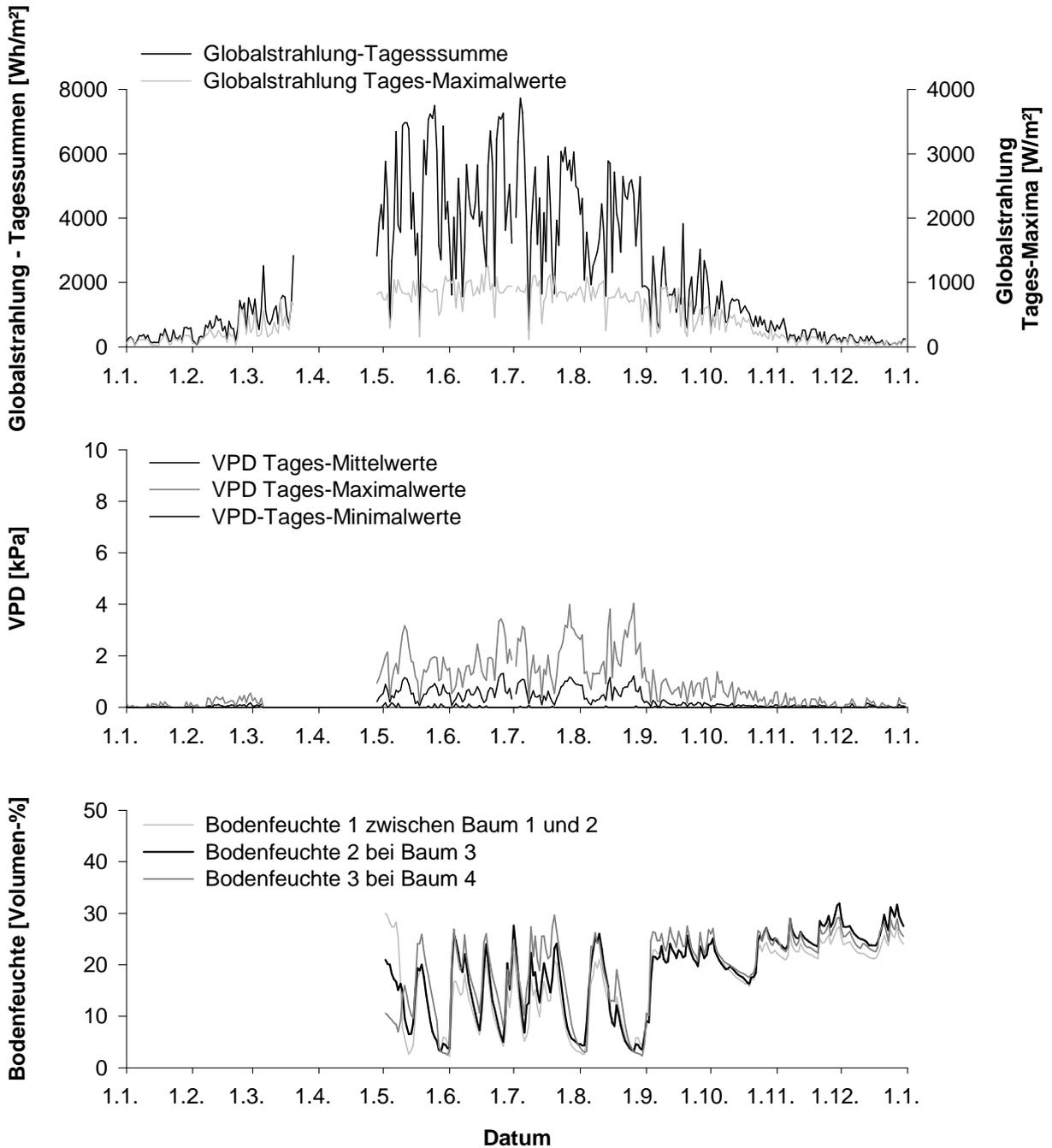


Abbildung 36: Klimaübersicht ab 2.Mai 2001. Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden an der Freiflächen-Klimastation gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet (Bodenfeuchte 1: Baum 1 und 2, 2: Baum 3, 3: Baum 4). Die Aufzeichnungen der Bodenfeuchte begannen zusammen mit den Saftflussmessungen am 2.Mai 2001, die Daten der fest installierten Klimastation von März bis Ende April gingen durch eine Logger-Fehlfunktion verloren. Im Gegensatz zum Vorjahr kam es zu starken Schwankungen des VPD und besonders der Bodenfeuchte in den Sommermonaten, wobei minimale Bodenfeuchtwerte um fünf Volumenprozent erreicht wurden.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

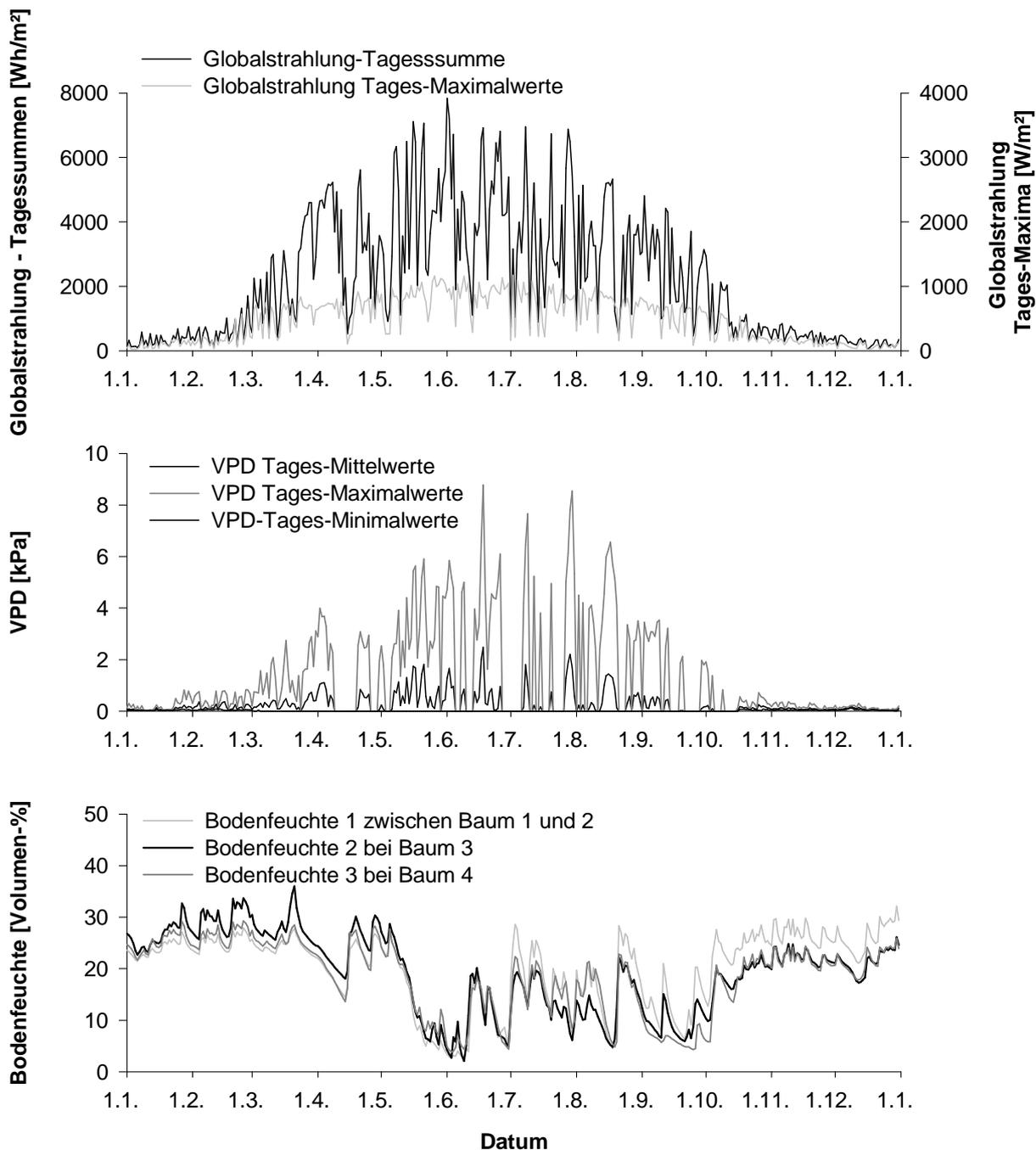


Abbildung 37: Klimäbersicht 2002. Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden auf der Freifläche gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet (Bodenfeuchte 1: Baum 1 und 2, Bodenfeuchte 2: Baum 3, Bodenfeuchte 3: Baum 4). In den Sommermonaten wurden hohe maximale VPD-Werte erreicht. Schon im März kam es zu einem starken Absinken der Bodenfeuchte, nach einer feuchteren Periode Mitte April ab Mitte Mai sanken die Bodenfeuchtwerte im Mai mehrwöchig sowie Ende Juni, Mitte August und im September erneut deutlich unter zehn Volumenprozent. Erst ab Mitte Oktober fiel die Bodenfeuchte nicht mehr unter 15 Volumenprozent.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

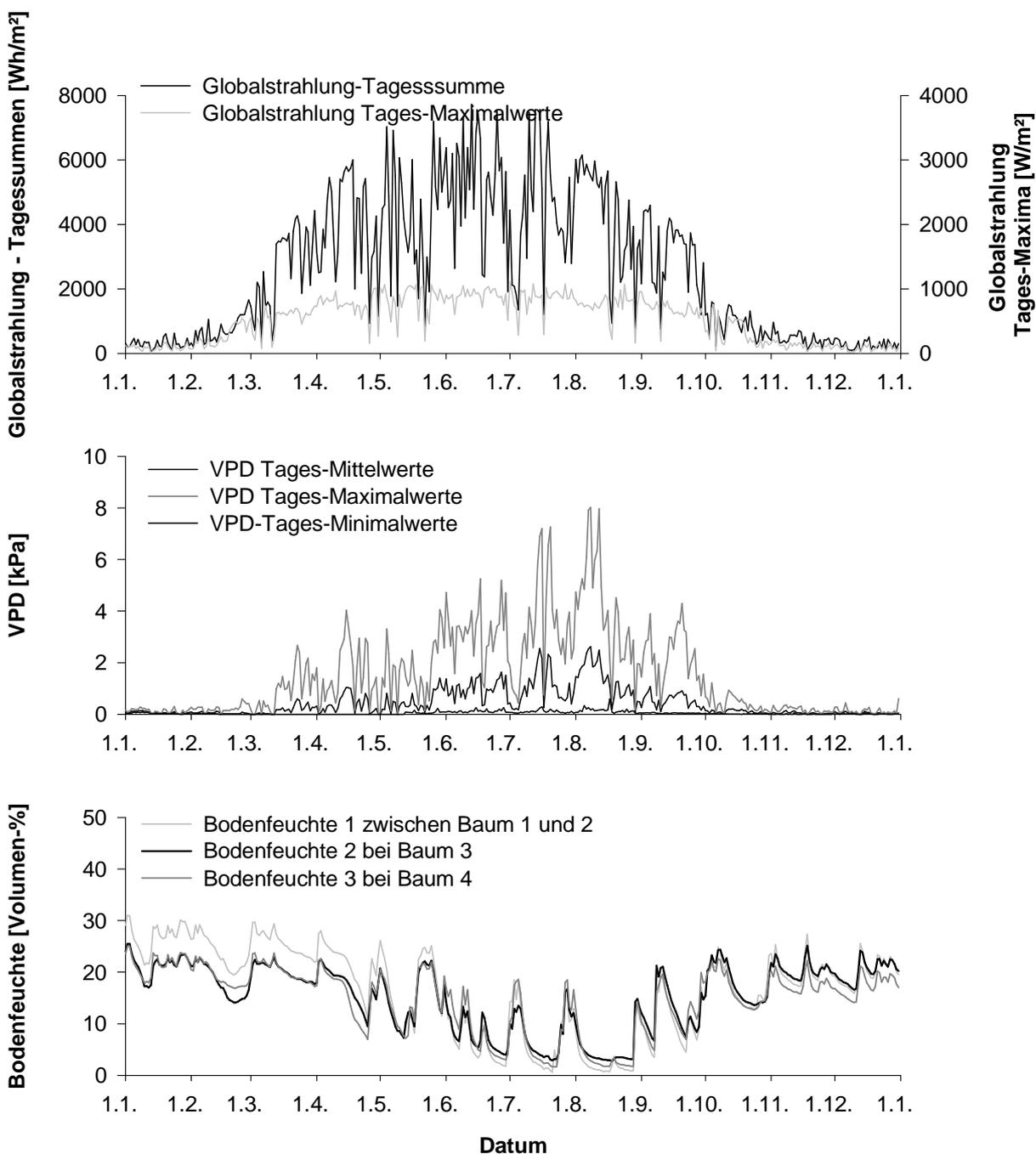


Abbildung 38: Klimäbersicht 2003. Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden mit der Klimastation auf der Freifläche gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet (Bodenfeuchte 1: Baum 1 und 2, Bodenfeuchte 2: Baum 3, Bodenfeuchte 3: Baum 4). VPD und Bodenfeuchte spiegeln den sehr trockenen Sommer wieder, so wurden von Mitte Mai bis Mitte September nahezu täglich maximale VPD-Werte um 2 erreicht, die Bodenfeuchte fiel mit Unterbrechungen ab März kontinuierlich ab. Zwischen Juni und Ende August wurden die niedrigsten an diesem Standort erfassten Messwerte aufgezeichnet, deutlich unter fünf Volumenprozent Bodenfeuchte.

## ERGEBNISSE

MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

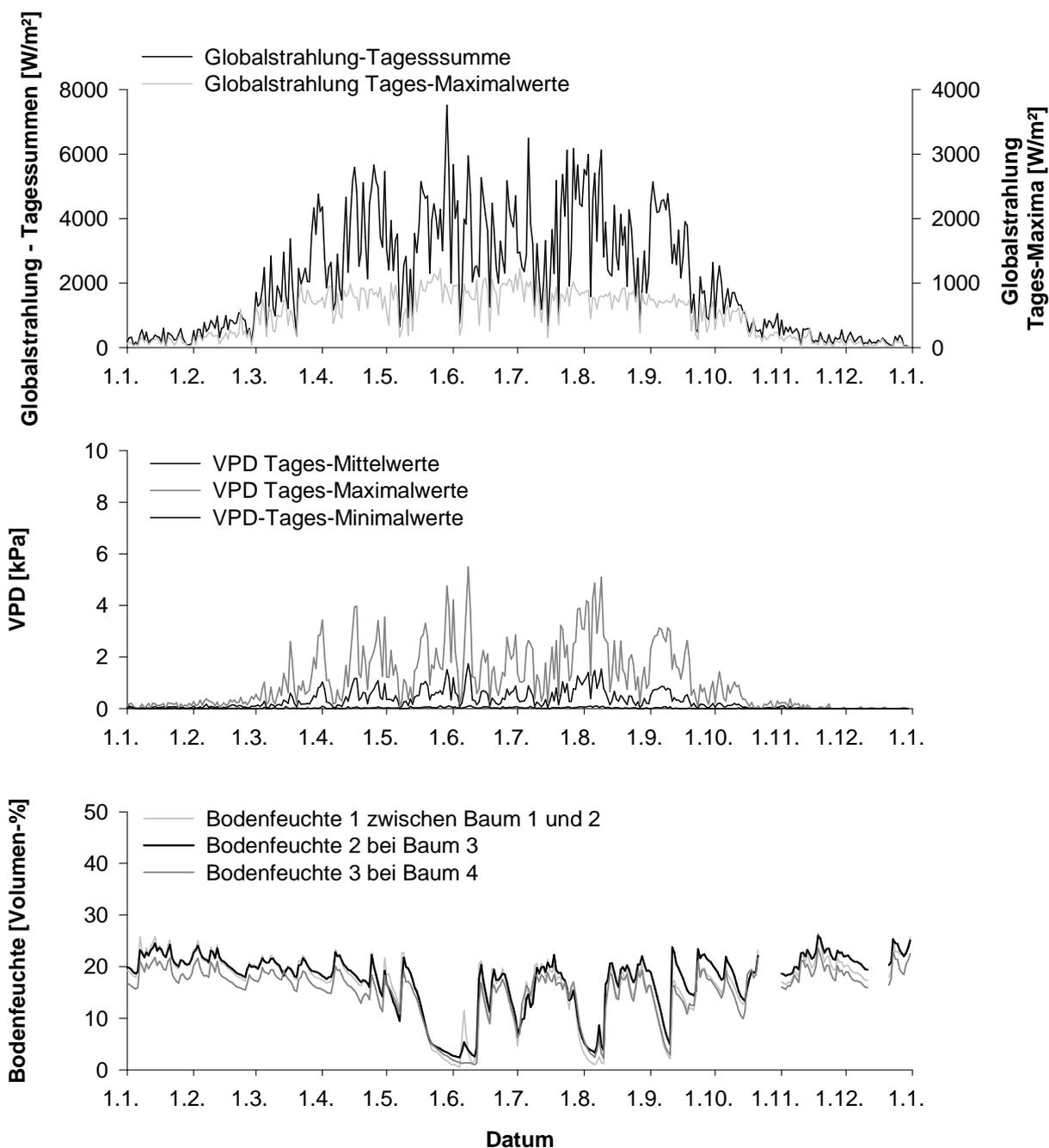


Abbildung 39: Klimaübersicht 2004, Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden auf der Freifläche gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet (Bodenfeuchte 1: Baum 1 und 2, Bodenfeuchte 2: Baum 3, Bodenfeuchte 3: Baum 4). VPD und Bodenfeuchte spiegeln die sehr trockenen Phasen des Früh- und Spätsommers wieder, so wurden im Mai und im September VPD-Werte um nahezu 5 kPa erreicht, die Bodenfeuchte sank Mitte Mai bis Mitte Juni stark ab. Anfang August traten nochmals sehr niedrige Bodenfeuchtwerte auf, ebenso Anfang September. Diese Trockenphasen wurden jedoch spätestens nach je zwei Wochen durch Regenschauer unterbrochen. Vom 21. bis 30.10. sowie vom 10. bis 21.12. fehlen Bodenfeuchtwerte.

## ERGEBNISSE

### MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

Das Jahr 2003 fiel durch Klimaextreme wie lange Trockenperioden, hohe Temperaturen im Sommer, häufig hohe Wassersättigungsdefizite der Luft sowie durch ein langfristiges Absinken der Bodenfeuchte von Mai bis September auf: Im Mai und Juni stieg die Bodenfeuchte durch wenig ergiebige Niederschläge für wenige Tage von 10 auf 15 bis 20 Volumenprozent an. Im Juli trocknete der Boden mehrwöchig und im August durchgängig aus. Während des gesamten Augusts wurden fünf Volumenprozent Bodenfeuchte nicht überschritten.

Für die Globalstrahlungs-Tagessummen ergaben sich, insbesondere im Zeitraum Mai-Juni sowie im gesamten August 2003, konstant hohe Werte. Im August werden täglich Globalstrahlungssummen von  $25000 \text{ W/m}^2$  erreicht. Diese summieren sich für das ganze Jahr auf den Höchstwert im Untersuchungszeitraum von  $3\,737\,458 \text{ W/(m}^2\text{-Jahr)}$ . Im Zeitraum Juli-August wurden auch die höchsten atmosphärischen Temperaturen von bis zu  $35^\circ\text{C}$  gemessen (Tabelle 10). Höhere Lufttemperaturen traten im gesamten Untersuchungszeitraum 2001 bis 2004 nicht auf. Auffällig ist jedoch, dass im gleichen Jahr auch die niedrigsten Lufttemperaturen im Messzeitraum auftraten: Anfang Januar waren atmosphärische Temperaturen zwischen  $-10$  und  $-12^\circ\text{C}$  messbar.

Im Jahr 2004 traten nur kürzere Trockenphasen zwischen Mitte Mai und Mitte Juni sowie Anfang August und Mitte September auf. Die restliche Zeit des Jahres lag die Bodenfeuchte um 20 Volumenprozent. Im Gegensatz zum Vorjahr konnten nur kurze, über das Jahr verteilte Phasen hoher Globalstrahlungsintensität besonders im Spätsommer beobachtet werden. Nur in diesen Phasen wurden auch etwas höhere VPD-Werte um 5 kPa erreicht, sie liegen damit deutlich unter den maximalen VPD-Werten des Vorjahres von bis zu 8 kPa.

Zwischen Spätherbst und Frühjahr wurden im gesamten Untersuchungszeitraum keine hohen Bodenfeuchte-Schwankungen beobachtet. Ausschließlich im Jahr 2003 kam es auch noch im Oktober zu Bodenfeuchte-Einbrüchen, die allerdings deutlich weniger stark ausgeprägt waren als in den Sommermonaten.

## ERGEBNISSE

### MIKROKLIMA: TEMPERATUREN, NIEDERSCHLÄGE, GLOBALSTRAHLUNG, VPD

*Tabelle 8: Niederschlags- und Globalstrahlungs-Jahressummen, Tages-Mittelwerte und Tages-Maxima in den Jahren 2000 bis 2004. Im Jahr 2001 fand die Aufzeichnung der Niederschlagswerte (\*) vom 31. Mai bis 31. Dezember statt, ansonsten ganzjährig. Die Aufzeichnung der Globalstrahlungswerte sind zwischen Februar und Mai 2000 sowie zwischen März und Mai 2001 unvollständig.*

| Jahr        | Globalstrahlung<br>[W/m <sup>2</sup> ] |            |      | Nieder-<br>schlag<br>[mm] |
|-------------|--|------------|------|---------------------------|
|             | Summe                                  | Mittel     | Max  |                           |
| <b>2000</b> | <b>2 476 695</b>                       | <b>78</b>  | 1285 | <b>977</b>                |
| <b>2001</b> | <b>2 827 209</b>                       | <b>90</b>  | 1260 | <b>*718</b>               |
| <b>2002</b> | <b>3 189 786</b>                       | <b>91</b>  | 1170 | <b>962</b>                |
| <b>2003</b> | <b>3 737 458</b>                       | <b>107</b> | 1121 | <b>771</b>                |
| <b>2004</b> | <b>3 039 289</b>                       | <b>87</b>  | 1226 | <b>1084</b>               |

*Tabelle 9: Mittelwerte, Maxima und Minima der Bodentemperaturen im Bereich der Bäume 1 bis 5 in den Jahren 2001 bis 2004. Im Jahr 2001 erfolgte die Messwerterfassung für die Bäume 1 bis 4 ab dem 3.5.2001, im Jahr 2002 erfolgte die Messwerterfassung für Baum 5 ab dem 1.7.2002. In der letzten Zeile sind Mittelwerte, Maxima und Minima des gesamten Messzeitraums angegeben.*

| Jahr        | Bodentemperaturen [°C] |      |     |             |      |     |             |      |     |            |      |      |
|-------------|------------------------|------|-----|-------------|------|-----|-------------|------|-----|------------|------|------|
|             | bei Baum 1 & 2         |      |     | bei Baum 3  |      |     | bei Baum 4  |      |     | bei Baum 5 |      |      |
|             | Mittel                 | Max  | Min | Mittel      | Max  | Min | Mittel      | Max  | Min | Mittel     | Max  | Min  |
| <b>2001</b> | <b>13,0</b>            | 22,0 | 2,9 | <b>11,9</b> | 17,1 | 3,5 | <b>12,1</b> | 18,2 | 2,9 |            |      |      |
| <b>2002</b> | <b>10,3</b>            | 20,6 | 1,2 | <b>9,7</b>  | 17,5 | 2,1 | <b>10,0</b> | 17,7 | 1,4 |            |      |      |
| <b>2003</b> | <b>10,0</b>            | 23,4 | 0,0 | <b>9,4</b>  | 18,0 | 1,2 | <b>9,7</b>  | 20,4 | 1,0 | <b>9,3</b> | 21,3 | -0,6 |
| <b>2004</b> | <b>10,1</b>            | 20,2 | 2,5 | <b>10,3</b> | 19,0 | 3,4 | <b>9,9</b>  | 17,5 | 3,4 | <b>9,5</b> | 18,6 | 1,9  |
| <b>Ø</b>    | <b>10,8</b>            | 23,4 | 0,0 | <b>10,3</b> | 19,0 | 1,2 | <b>10,4</b> | 20,4 | 1,0 | <b>9,4</b> | 21,3 | -0,6 |

*Tabelle 10: Mittelwerte, Maxima und Minima der Lufttemperaturen der Bäume 1 bis 5 in den Jahren 2001 bis 2004. Im Jahr 2001 erfolgte die Messwerterfassung für die Bäume 1 bis 4 ab dem 3.5.2001, im Jahr 2002 erfolgte die Messwerterfassung für Baum 5 ab dem 1.7.2002. In der letzten Zeile sind Mittelwerte, Maxima und Minima des gesamten Messzeitraums angegeben.*

| Jahr        | Lufttemperaturen [°C] |      |       |             |      |      |             |      |       |             |      |       |
|-------------|-----------------------|------|-------|-------------|------|------|-------------|------|-------|-------------|------|-------|
|             | bei Baum 1 & 2        |      |       | bei Baum 3  |      |      | bei Baum 4  |      |       | bei Baum 5  |      |       |
|             | Mittel                | Max  | Min   | Mittel      | Max  | Min  | Mittel      | Max  | Min   | Mittel      | Max  | Min   |
| <b>2001</b> | <b>12,8</b>           | 29,8 | -5,8  | <b>13,1</b> | 34,1 | -6,0 | <b>12,0</b> | 29,2 | -7,2  |             |      |       |
| <b>2002</b> | <b>10,8</b>           | 31,9 | -9,0  | <b>11,2</b> | 34,0 | -8,3 | <b>10,2</b> | 28,8 | -9,5  |             |      |       |
| <b>2003</b> | <b>10,7</b>           | 35,1 | -11,7 | <b>11,7</b> | 35,8 | -9,8 | <b>10,1</b> | 34,4 | -12,0 | <b>10,2</b> | 34,9 | -10,7 |
| <b>2004</b> | <b>10,4</b>           | 31,6 | -6,9  | <b>10,5</b> | 31,5 | -8,0 | <b>10,0</b> | 31,2 | -7,8  | <b>9,7</b>  | 29,6 | -9,0  |
| <b>Ø</b>    | <b>11,2</b>           | 35,1 | -11,7 | <b>11,6</b> | 35,8 | -9,8 | <b>10,6</b> | 34,4 | -12,0 | <b>10,0</b> | 34,9 | -10,7 |

## ERGEBNISSE

### XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

Tabelle 11: Bodenfeuchte-Mittelwerte im Wurzelbereich der Bäume 1 bis 8 in den Jahren 2001 bis 2004. Die Mittelwerte 2001 für die Bäume 1 bis 4 berücksichtigen Messungen ab dem 3.5.2001, die Mittelwerte 2002 für die Bäume 5 bis 8 berücksichtigen Messungen ab dem 1.7.2002. In der letzten Zeile sind Mittelwerte, Maxima und Minima des gesamten Messzeitraums angegeben.

| Jahr | Bodenfeuchte - Mittelwerte [Volumen-%] für Baum |      |      |   |      |      |      |
|------|---|------|------|---|------|------|------|
|      | 1 & 2   | 3    | 4    | 5   | 6    | 7    | 8    |
| 2001 | 16,9  | 18,5 | 19,5 | Messbeginn Mai 2001 (1-4) und Juli 2002 (5-8) |      |      |      |
| 2002 | 14,1  | 26,7 | 24,8 | 17,6  | 21,1 | 21,6 | 14,8 |
| 2003 | 16,6  | 15,3 | 14,8 | 15,0  | 18,2 | 17,6 | 15,0 |
| 2004 | 16,4  | 17,2 | 15,0 | 15,9  | 16,1 | 12,9 | 15,5 |
| Ø    | 16,0  | 19,4 | 18,5 | 16,2  | 18,5 | 17,4 | 15,1 |

### 3.2 XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

Zur Berechnung der Xylem-Saftflussmengen mit der Granier-Methode muss der saftleitende Anteil des Xylems bestimmt werden. Dafür wurden neben den Ergebnissen der Mehrpunkt-Graniersensoren auch die Ergebnisse der Anfärbungen xylemsaftleitender Stammsegmente genutzt.

#### 3.2.1 XYLEM-FÄRBUNGEN IN DEN JAHREN 2001 BIS 2004 ALS GRUNDLAGE DER SAFTFLUSSBERECHNUNGEN

Die Färbungen und Bohrkernentnahmen fanden, wie vorausgehend (2.4.9 Entnahme von Bohrkernen, Färbungsexperimente) beschrieben, in den Jahren 2001, 2003 und 2004 statt und sind in der folgenden Grafik zusammengefasst.

Mit steigendem Stammdurchmesser nahm auch die Färbung des saftleitenden Xylems zu ( $R^2 = 0,33$ ). Lediglich bei einer Birke konnte eine geringere Färbung des saftleitenden Xylems ermittelt werden, als sich durch die vorhergehenden Messungen interpolieren ließ: Der Baum 5 mit 900 mm Stammumfang besaß eine sehr rissige Borke und einen unregelmäßigen, eher ovalen Stammquerschnitt.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

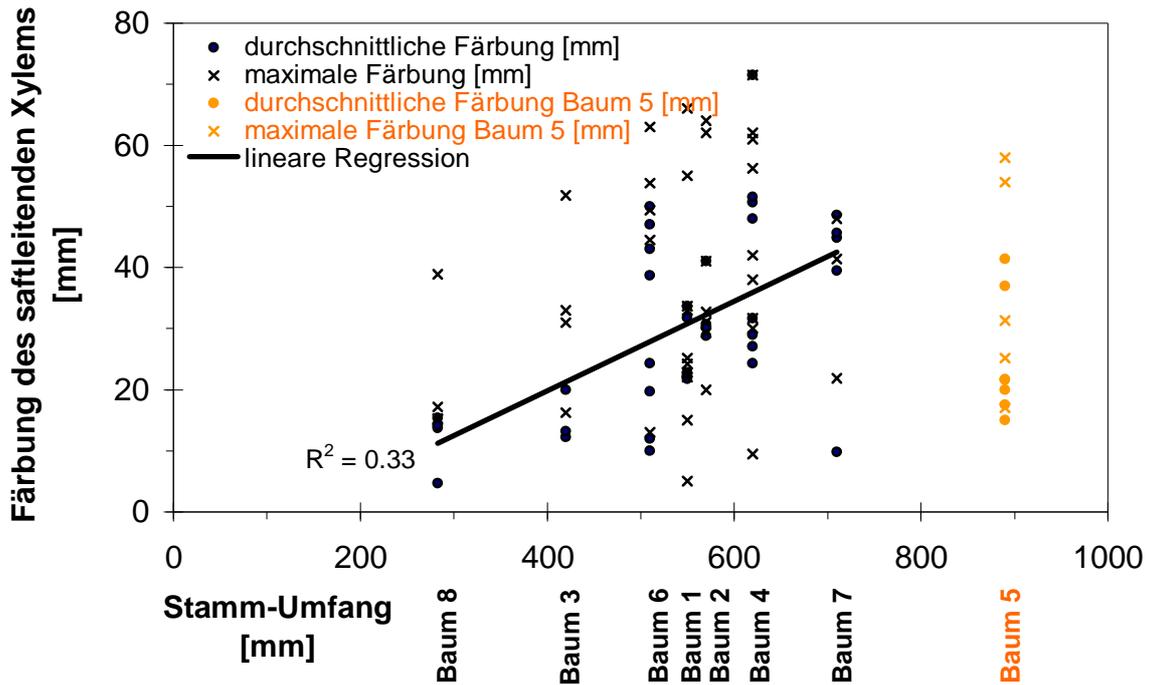


Abbildung 40: Ausdehnung des saftleitenden Xylems aufgetragen gegen den Stamm-Umfang, gemessen durch Anfärbung an allen acht Birken in den Jahren 2001, 2003 und 2004. Durchschnittliche und maximale Xylem-Färbung nahmen mit steigendem Stammdurchmesser zu. Lediglich bei Baum 5 mit 900 mm Umfang traf dies nicht zu (orange hervorgehoben). Dieser Baum besaß einen ovalen Stammquerschnitt und eine sehr rissige Borke. Die eingezeichnete Regressionsgerade berücksichtigt die Werte maximaler Färbung.

Daher gibt hier der von außen gemessene Umfang eventuell nur eingeschränkt den tatsächlichen Durchmesser des saftleitenden Xylems wieder. Deswegen wurden die Messwerte von Baum 5 bei der Erstellung der linearen Regressionsgeraden nicht mitberücksichtigt und farblich im Diagramm von den berücksichtigten Messwerten abgesetzt dargestellt.

Bei den Färbungsexperimenten konnte zudem eine starke Streuung der Messwerte beobachtet werden: Je nachdem, ob das Bohrloch sich in einem Bereich befand, der saftleitend war, oder auf einen ehemaligen Astansatz ohne Xylem-Saftfluss traf, wurden an einem Baum höhere oder geringere Werte ermittelt. Nur durch die Vielzahl von Bohrkernentnahmen konnten daher verlässliche Angaben zum saftleitenden Xylem erfolgen.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

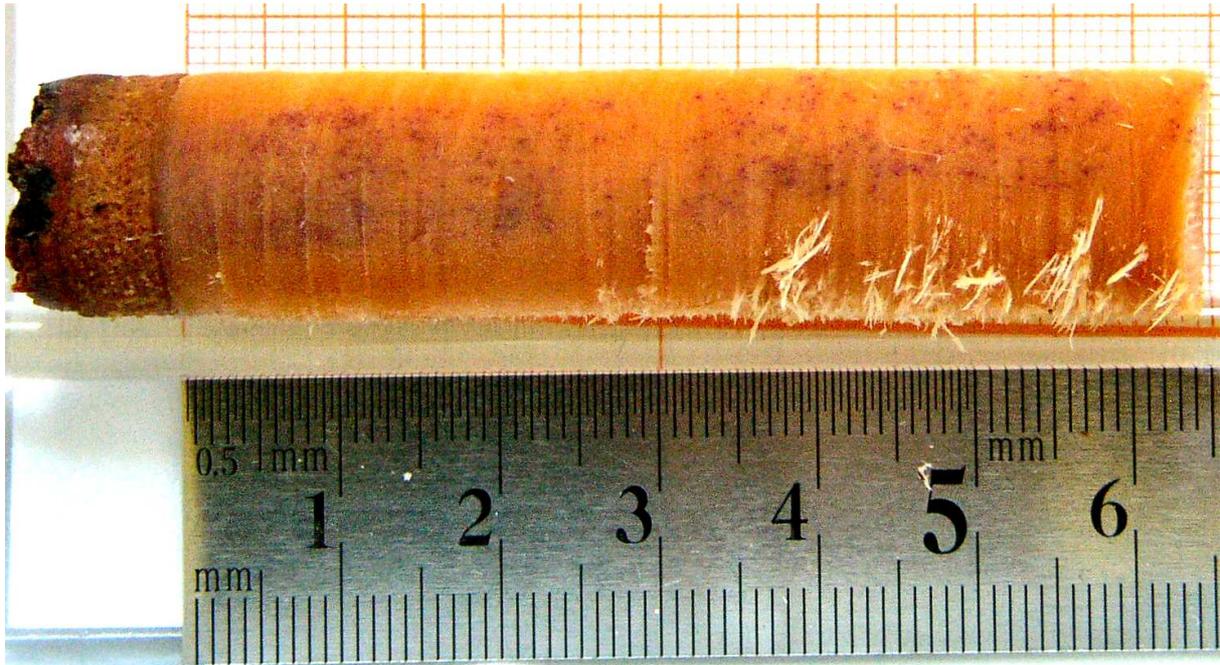


Abbildung 41: Fuchsin-Färbung des saftleitenden Xylems. Im gesamten Xylemabschnitt sind Anfärbungen der Leitungsbahnen zu erkennen. Damit ist davon auszugehen, dass das gesamte Xylem über den Radius von sechs Zentimetern saftleitend ist. Allerdings ist die Färbung im Anfangsbereich, proximal zum Stammzentrum, rechts, weniger stark ausgeprägt. Hier scheinen die Leitungsbahnen noch nicht vollständig ausdifferenziert zu sein.

Bei der Auswertung der Bohrkern wurde, soweit möglich, zwischen einem Bereich mit durchschnittlicher Färbung und einem Bereich maximaler Färbung unterschieden. War die Färbung des Bohrkerns homogen, so wurde nur die durchschnittliche Färbung aufgetragen. Daher sind in Abbildung 40 zum Teil Werte durchschnittlicher Färbung aufgetragen, die größer sind als die Werte maximaler Färbung, welcher bei anderen Bohrkernen ermittelt wurde.

Da bei einem Graniersensor der Länge 30 mm die Borke und das Phloem mit einer durchschnittlichen Mächtigkeit von 6 mm keinen Xylemsaft leiten, müssen von den 30 mm mindestens 6 mm subtrahiert werden. Die hier dargestellten Messwerte geben demnach den minimalen Saftfluss dieser Bäume an.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG



Abbildung 42: Fuchsin-Färbung des saftleitenden Xylems. Im Xylem sind Anfärbungen der Leitungsbahnen zu erkennen. Damit ist davon auszugehen, dass hier zumindest große Teilbereiche des Xylems über den Radius von sieben Zentimetern saftleitend sind. Die Färbung ist im mittleren Bereich weniger ausgeprägt, hier scheinen die Leitungsbahnen teilweise funktionslos zu sein. Der Bereich durchschnittlicher Färbung betrug bei diesem Bohrkern 5,5 cm, wohingegen eine maximale Färbung auch noch 7,2 cm proximal zum Kambium beobachtet wurde.

Bei Baum 1 zeigte die Anfärbung des Xylems, dass nur von einem durchschnittlichen saftleitenden Radius von 1,9 cm ausgegangen werden kann.

In Tabelle 12 sind die Kenndaten der untersuchten Bäume (Durchmesser, minimal saftleitender Radius, minimale saftleitende Fläche) tabellarisch zusammengestellt. „Minimal saftleitend“ bedeutet hierbei, dass nur die Fläche in die Berechnungen einfließt, die tatsächlich durch Graniersensoren erfasst wurde.

Tabelle 12: Kenndaten der sieben untersuchten Bäume. Messung des Umfangs erfolgte in Brusthöhe, als saftleitende Fläche wurde die Fläche angegeben, welche durch die Graniersensoren tatsächlich erfasst und durch Anfärben des Xylems bestätigt wurde (siehe auch Abbildung 40).

|                                    | Baum 1 | Baum 2 | Baum 3 | Baum 4 | Baum 5 | Baum 6 | Baum 7 |
|------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Umfang [cm]                        | 54     | 57     | 42     | 62     | 89     | 51     | 71     |
| Radius [cm]                        | 8,6    | 9,1    | 6,7    | 9,9    | 14,2   | 8,1    | 11,3   |
| Minimal leitender Radius [cm]      | 1,9    | 2,4    | 2,4    | 2,4    | 2,4    | 2,4    | 2,4    |
| leitende Fläche [cm <sup>2</sup> ] | 91,0   | 118,7  | 82,7   | 130,7  | 195,5  | 104,3  | 152,3  |

### 3.2.2 HOCHAUFLÖSENDES XYLEMSAFTFLUSS-TIEFENPROFIL IM TAGESGANG

Mit den für die vorliegende Studie entwickelten Mehrpunkt-Graniersensoren war es möglich die Tiefenverteilung des Xylemsaftstroms im Radialprofil zu messen. Dies wurde zur Hilfe genommen, um die Menge des transportierten Xylemsafts berechnen zu können. Im Unterschied dazu war es bei Messungen mit Standard-Graniersensoren, die über die gesamte Nadellänge integrieren, nur anhand der vorher dargestellten, aufwändigen Färbungsexperimente möglich, annähernd die saftleitende Fläche des Xylems zu erfassen, und dies nur zum Zeitpunkt der Färbung, wobei die Färbung oder spätestens die darauf folgende Bohrkernentnahme den Saftfluss nachhaltig beeinflussen konnte (Emboliebildung, Eindringen von Phytopathogenen, siehe auch Abschnitt 3.3).

Um dieser experimentellen Ungenauigkeit zu begegnen und eine vergleichsweise preiswerte und im Freiland längerfristig einsetzbare Lösung zu etablieren – abseits der Labormethoden der Computer- (Fromm et al. 2001) und der Kernspintomographie, wobei sich letztere nur bei geringerem Stammdurchmesser anwenden lässt (van As et al. 1986, Köckenberger et al. 1997, Rokitta et al. 1999) – wurden ab dem Jahr 2002 Graniersensoren eingesetzt, die anstatt eines Temperaturmesspunkts pro Graniernadel vier Messpunkte besitzen. Diese Bauweise, zusammen mit einer hochauflösenden Mess-Elektronik, ermöglichte im Jahr 2002 erstmals eine sowohl zeitlich hochauflösende (je 5 Minuten ein Messwert für jede Tiefe) als auch langfristige (mehrmonatige) Erfassung der Veränderungen im Saftflussprofil. Zudem konnte die Frage beantwortet werden, ob die Bohrung, welche für die Installation der Sauerstoffoptoden notwendig ist, das Saftflussprofil in der Umgebung der Sensornadel nachhaltig verändert bzw. ob durch die Sensorapplikation unter Wasser und die nachfolgenden Spülvorgänge (vgl. 2.5.1 Der Zugang zum Xylem unter Wasser) eine Veränderung des Saftflussprofils weitgehend vermieden werden kann:

Wie in Abbildung 83 unten für die Vierfach-Sensoren 2 und 4 sowie in Abbildung 84 in hoher Auflösung für Vierfach-Sensor 4 erkennbar, war die Kontinuität des Saftflusses nach den Bohrungen (Beginn der Sauerstoffmessungen) sowie während der Spül- und Messvorgänge (Sauerstoffpeaks jede Woche) gewährleistet. Die durch den neuen Sensortyp ermittelten Saftflussgeschwindigkeiten lagen pro Tiefenstufe etwas niedriger als die im Jahr 2001 und 2002 vom gesamten TDP-System (einfache Temperaturmessung) erfassten Messwerte. Allerdings muss beachtet werden, dass ein direkter Vergleich nur mit Sensoren

## ERGEBNISSE

### XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

der gleichen Messtiefe erfolgen darf, in diesem Falle mit dem Sensor TDP 10 (10 mm Messtiefe). Dies entspricht dem Abschnitt, der für jede der vier Messpositionen der 50 mm langen und damit ca. 40 mm ins Xylem hineinragenden Nadel zur Verfügung steht (also je 10 mm). Bei einem solchen Vergleich wurden ähnliche Messwerte ermittelt.

In Abbildung 43 bis Abbildung 45 sind die Xylemsaft-Geschwindigkeiten gegen die radialen Positionen der Messpunkte aufgetragen. Im Gegensatz zu den Messungen mit verschiedenen langen Granier-Sensoren und nur einer Messposition, deren Ergebnisse in Abbildung 61 präsentiert sind, wurden hier Sensoren eingesetzt, die an einer Stelle in jeweils vier verschiedenen Tiefen die Geschwindigkeit des Xylemsafts erfassen können, bei einer Gesamtlänge des Sensors von 5 cm und Punktdistanzen zwischen den Temperaturmesspositionen von jeweils 1 cm. Bei Baum 6 (Abbildung 43) ist deutlich der Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss zu erkennen: An beiden dargestellten Tagen brach die Fließgeschwindigkeit des Xylemsafts innerhalb weniger Minuten ein, sobald die Intensität der Globalstrahlung absank. Baum 6 erreicht mit 10 bis 12 cm/h nur niedrige Xylemsaft-Geschwindigkeiten. Zusätzliche Einbrüche der Saftflussgeschwindigkeiten (z.B. am 12.7. um 11:40 Uhr und am 30.7. um 12:00 Uhr) können ihre Ursache in gegenseitiger Beschattung der untersuchten Bäume haben. Da die in den Diagrammen aufgetragene Globalstrahlung zentral aufgezeichnet wurde, sind solche Beschattungen im Diagramm nicht sichtbar, wurden aber an der Klimastation auf der Berme ebenfalls beobachtet (vgl. Abbildung 61). Bei Baum 3 (Abbildung 44) waren deutlich höhere Saftflussgeschwindigkeiten zu beobachten; in allen drei dargestellten Tagesgängen wurden maximal Geschwindigkeiten um 25 cm/h erreicht.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

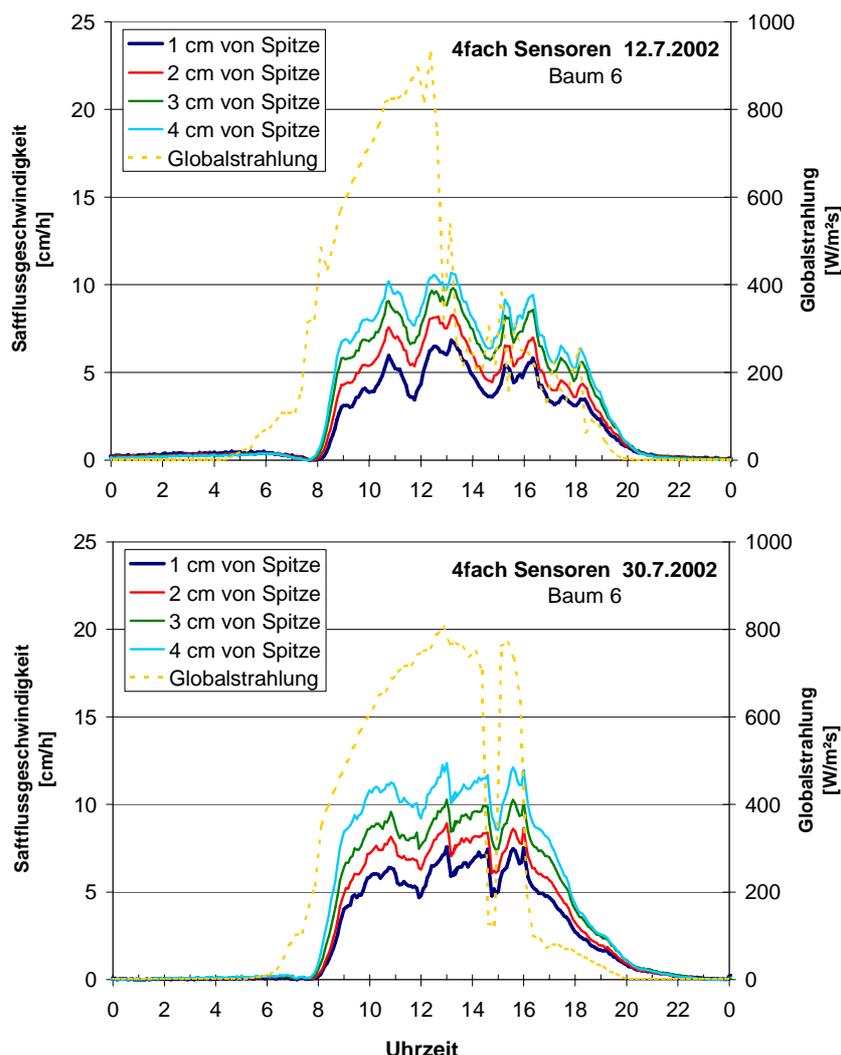


Abbildung 43: Xylem-Saftfluss-Geschwindigkeiten von Baum 6 an zwei Tagen im Juli 2002. Aufgetragen wurden die Messwerte im 5-Minuten-Intervall, jeweils in einer eigenen Farbe für jede Sensortiefe. Sensorpunkt 4 befindet sich in Kambiumnähe, Sensorpunkt 1 ist vier Zentimeter vom Kambium entfernt. Deutlich erkennbar ist die Abhängigkeit der Xylem-Saftflussgeschwindigkeit von der Globalstrahlung. Im inneren Xylem werden die geringsten Leitungsgeschwindigkeiten erreicht. Hinweisen sei auf die hohe Synchronität der Saftflussgeschwindigkeits-Veränderungen in den verschiedenen Tiefen des leitenden Xylems bei einer Abnahme der Strömungsgeschwindigkeit von der Stamm-Peripherie zum Zentrum hin.

Der Einfluss der Globalstrahlung ist auch am 8.7. und 12.7.2002 (Abbildung 44) deutlich erkennbar. In tieferen Xylembereichen, wo niedrigere maximale Saftflussgeschwindigkeiten erreicht wurden, hatte das Absinken der Globalstrahlung eine geringere Abnahme der Xylemsaft-Geschwindigkeiten zur Folge als in den äußeren Xylembereichen (beispielsweise am 8.7.2002).

Änderungen der Xylemsaft-Geschwindigkeit ohne Schwankungen der Globalstrahlungsintensität waren auch zu beobachten, dargestellt im Tagesgang vom 28.7.2002 (Abbildung 44). Die Ursache für die ebenfalls synchron über den Radius des

## ERGEBNISSE

### XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

leitenden Xylems hin messbaren Schwankungen im Transpirationsstrom waren kurzfristige Änderungen des VPDs (der Übersicht halber hier nicht dargestellt), die die Blatt-Wasserabgabe und damit den Gesamtwasserumsatz beeinflussten.

In Abbildung 45 wurden die drei oben dargestellten Tagesgänge von Baum 3 so aufgetragen, dass das Tiefenprofil der Xylemsaft-Geschwindigkeiten deutlich zu erkennen ist. Es wurden nur die Messergebnisse zwischen 8:00 und 14:00 Uhr aufgetragen. In diesem Zeitintervall ist eine Differenzierung der Saftflussgeschwindigkeiten deutlich, da hohe Xylemsaft-Geschwindigkeiten erreicht wurden und somit Differenzen zwischen Messwerten im Radialprofil größer und damit für die Messelektronik besser auflösbar und infolgedessen auch deutlicher erkennbar waren. Jedem Messintervall wurde eine eigene Farbe zugewiesen. Die relativen Unterschiede in den Saftflussgeschwindigkeiten abhängig von der Messtiefe und vom Messzeitpunkt, erwiesen sich als sehr konstant. Daher konnte auf eine Darstellung der Messzeiten in dieser Grafik verzichtet werden. Zudem steht bei dieser Auftragung die radiale Verteilung der Xylemsaft-Geschwindigkeiten im Vordergrund. Deutlich sichtbar ist die zunächst gegebene Zunahme der Xylemsaft-Geschwindigkeit vom Kambium zum saftleitenden Xylem hin. Ab einer Xylem-Tiefe von 2 cm ist dann aber eine deutliche Abnahme der Xylemsaft-Geschwindigkeiten zu beobachten. Dieses Absinken der beobachteten Geschwindigkeiten zwischen 2 und 4 cm vom Kambium zum Stamminneren hin war in den Tagesgängen vom 12.7. und 28.7.2002 deutlicher als die Zunahme der Geschwindigkeiten vom kambiumnahen Messpunkt 4 zum nächstinneren Messpunkt 3; sie setzte sich zur Stamm-Mitte hin fort.

Im Tagesgang vom 8.7.2002 hingegen nimmt die Saftflussgeschwindigkeit beiderseits der Bereiche höchster Wassertransportrate im Xylem, seitlich 1 cm zentripetal vom Kambium, nach innen und außen gleichmäßig ab. Sowohl der jüngere, äußere als auch der schon ältere, innere Xylembereich waren demnach etwas weniger funktionseffizient.

Allgemein besaßen demnach die sich an das Kambium anschließenden Bereiche des Xylems die höchste Leitfähigkeit, die zwischen dem Sensorpunkt, der unmittelbar auf das Kambium folgte, und dem darauf folgendem Messpunkt zunahm. An beiden Messpunkten im Xyleminneren wurden durchgängig niedrigere Temperaturdifferenzen und damit geringere Xylem-Saftflüsse gemessen als außen.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-ANATOMIE UND RADIALE XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

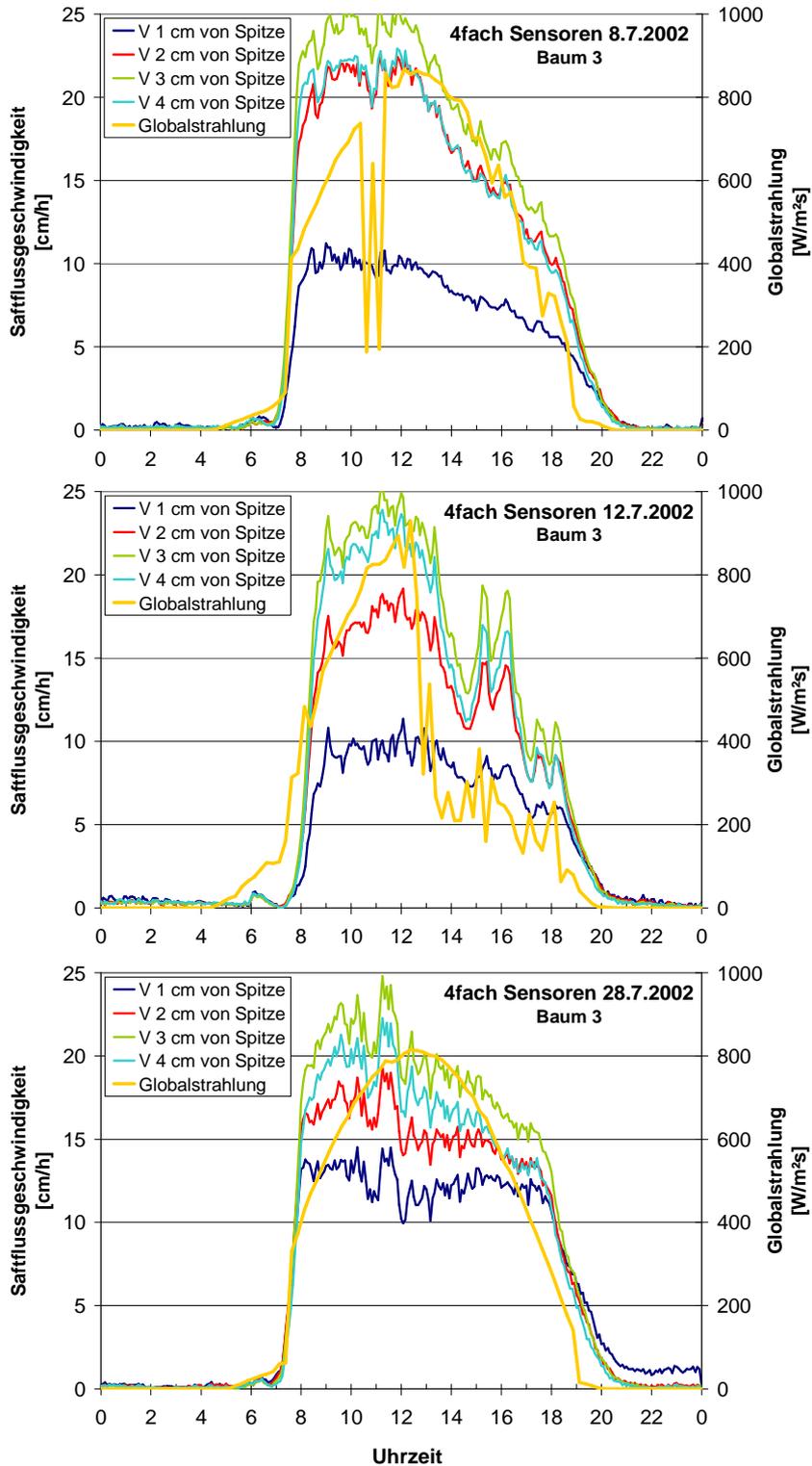


Abbildung 44: Xylemsaftfluss-Geschwindigkeiten von Baum 3 an drei Tagen im Juli 2002. Aufgetragen wurden die Messwerte im 5-Minuten-Intervall, jeweils in einer eigenen Farbe für jede Sensortiefe. Sensorpunkt 4 befindet sich in Kambiumnähe, Sensorpunkt 1 ist vier Zentimeter vom Kambium entfernt. Aufgetragen wurden die Tagesgänge, welche auch in den folgenden Tiefenprofilen wiedergegeben werden.



### 3.3 XYLEM-SAFTFLUSS IM JAHRESGANG

#### 3.3.1 SAISONALES EINSETZEN DES XYLEMSAFTFLUSSES IN VERSCHIEDENEN SEKTOREN DES STAMMES

Das unterschiedliche Einsetzen des Saftflusses in verschiedenen Stammsegmenten wird in Abbildung 46 beispielhaft anhand der Saftflussdaten von Baum 5 im April 2004 dargestellt. Dabei fällt auf, dass der Saftfluss zeitversetzt aufeinander folgend in verschiedenen Sektoren des Stammes zunimmt. Dargestellt ist dies in den Farben hellblau für den ersten Anstieg sowie grün für den nachfolgenden Anstieg. Ermittelt wurden die hier aufgetragenen Daten jeweils für im 120°-Winkel zueinander angeordnete Stammsektoren und mit Hilfe von Einpunkt-Graniersensoren der gleichen Länge (30 mm).

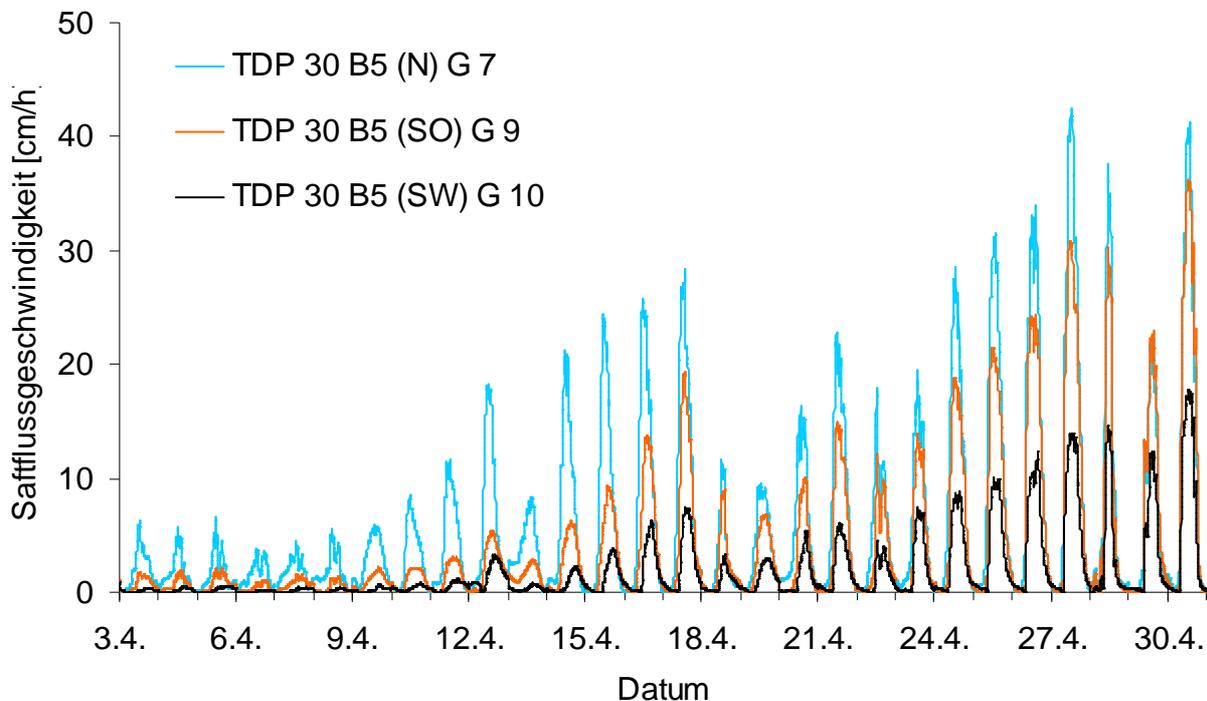


Abbildung 46: Beginn des Saftflusses im Frühjahr 2004 gemessen an Baum 5 (an dem 2002 – 2004 sämtliche Sauerstoffmessungen stattfanden). Auffällig ist das zeitlich versetzte Einsetzen des Saftflusses in den um 120° versetzten Sektoren (in Klammern die Himmelsrichtungen), die mit je 30 mm langen Sensoren untersucht wurden. Während der Saftfluss in Sektor des Sensors G7(hellblau, Ausrichtung Nord) bereits Anfang April einsetzt, ist ein Anstieg der Saftflussgeschwindigkeiten im Sektor des Sensors G9 (orange, SO) erst nach der ersten und im Sektor des Sensors G10 (schwarz, SW) erst nach der zweiten Aprilwoche zu beobachten. Zudem unterscheiden sich die Ende April erreichten, maximalen Saftflussgeschwindigkeiten deutlich – an Sensor G10 sind mit knapp 20 cm/h nur etwa halb so hohe Geschwindigkeiten messbar wie an den Sensoren G7 und G9

Deutlich zu erkennen ist, dass der Saftfluss jeweils um etwa eine Woche versetzt im Sektor des Sensors G7 begann, darauf folgend im Sektor des Sensors G9 anstieg und

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IM JAHRESGANG

schließlich auch im Sektor des Sensors G10 ein Anstieg der Saftflussgeschwindigkeiten zu beobachten war. Allerdings wurden an Sensor G10 nur etwa halb so hohe Saftflussgeschwindigkeiten wie an den beiden anderen Sensoren ermittelt. Dies zeigte sich besonders Ende April. Der hier dargestellte Ablauf fand sich in entsprechender Weise auch bei den anderen untersuchten Bäumen.

#### **3.3.2 XYLEM-SAFTFLUSS-JAHRESÜBERSICHTEN FÜR DIE JAHRE 2001 BIS 2004**

Die ab dem Jahr 2001 ermittelten Saftflussgeschwindigkeiten lagen deutlich über denen des Jahres 2000 (vgl. insbesondere Abbildung 47 und Abbildung 67). Dies ist vor allem auf die veränderten Strahlungs- und Temperaturbedingungen an dem im Jahr 2001 gewählten Standort der Bäume zurückzuführen.

Auf der Berme befinden sich die Birken nicht innerhalb eines geschlossenen Kronenraumes, wie es bei dem im Jahr 2000 beprobten Baum in Schluchtlage der Fall war, sondern stehen vereinzelt auf einer nur von Weißdorn- (*Crataegus monogyna*) und wenigen Hainbuchen-Sträuchern (*Carpinus betulus*) bedeckten Fläche etwa 10 m über dem Niveau der Talsohle. Dies führt zu einem deutlich abweichenden Klima und dadurch zu sich stark vom Vorjahr unterscheidenden Transpirations- und damit Saftflussverhalten bei den dort wachsenden Birken. Saftfluss-Spitzengeschwindigkeiten von kurzzeitig 50 cm/h zeigten dies sehr deutlich. Durchschnittlich wurden auch hier, wie im Vorjahr, um die Mittagszeit Saftfluss-Geschwindigkeiten von 15 bis 30 cm/h erreicht (Abbildung 67).

Im Sommer 2001 war am Bermen-Standort mehrfach für wenige Tage ein Absinken der Bodenfeuchte unter 10 Volumenprozent zu messen. Daher kann davon ausgegangen werden, dass zumindest kurzfristig Trockenstress vorlag. Trotzdem wurden erst sehr spät und nur leicht verminderte Saftflussraten bis Ende August 2001 festgestellt (Abbildung 47).

Erst mit Absinken des Sonnenstandes im Spätsommer und mit der hierdurch bedingten Dauerbeschattung des Kronenraumes der Birken jeweils am Nachmittag kam es zu deutlich verminderten Saftflussraten. Ende August 2001 erfolgte ein Wetterwechsel von der bis dahin sehr konstanten trocken-warmen Großwetterlage mit wenigen Niederschlägen zu einem feucht-kühlen Wetter mit vielen Niederschlägen. Dies führte ebenfalls zu einem Rückgang der Transpiration und damit zu einem Absinken der Xylem-Saftflussraten.

# ERGEBNISSE

## XYLEM-SAFTFLUSS IM JAHRESGANG

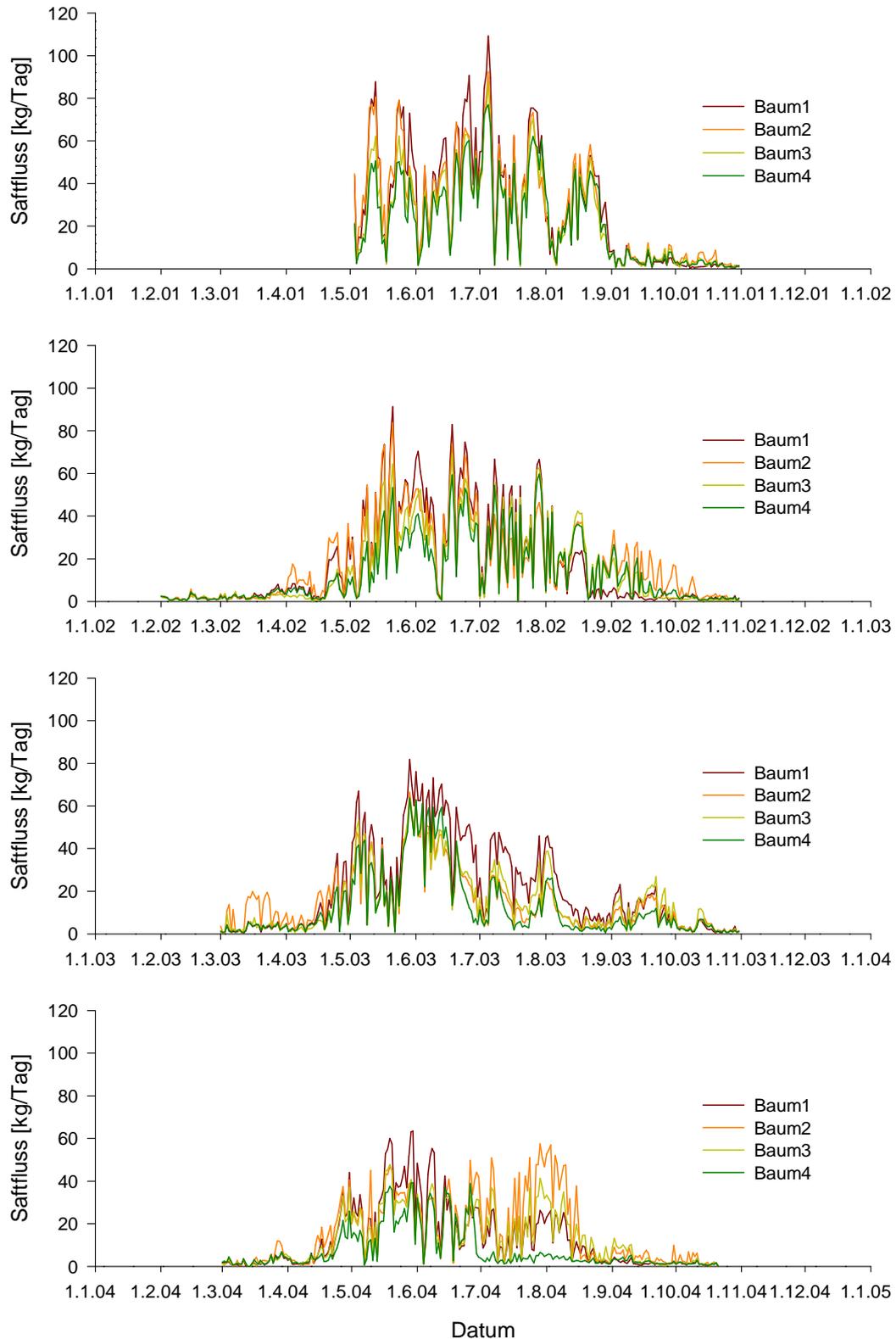


Abbildung 47: Xylem-Saftfluss der Bäume 1 bis 4 im Jahresvergleich 2001 bis 2004. Im Jahr 2001 begannen die Saftflussmessungen am 2. Mai; seitdem erfolgten die Messungen kontinuierlich bis Ende Oktober 2004 im 5-Minuten-Intervall. Für die Ermittlung des Saftflusses wurden die Messwerte von jeweils drei Graniersensoren, im 120°-Winkel um den Baum verteilt, gemittelt.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IM JAHRESGANG

Auch in den Folgejahren ist Ende August jeweils ein starker Rückgang des Saftflusses zu beobachten (Abbildung 47, Abbildung 48). In den Jahren 2003 und 2004 kann schon ab Mitte August kein mit den Vormonaten vergleichbarer Xylem-Saftfluss mehr nachgewiesen werden. Lediglich im Jahr 2002 konnten noch bis Mitte September nennenswerte Saftflussraten aufgezeichnet werden, allerdings auf einem deutlich niedrigeren Niveau als im August.

Beim Vergleich des Xylem-Saftflusses der Bäume untereinander fällt auf, dass sich in den ersten zwei Untersuchungsjahren nur geringe Unterschiede zwischen den einzelnen Saftflussraten in den verschiedenen Stämmen zeigten. Erst ab Ende August 2002 unterschieden sich die Saftflussraten in ihrem zeitlichen Auftreten deutlich: Bei Baum 1 war ein früherer Rückgang des Saftflusses zu beobachten als bei dem direkt benachbarte Baum 2. Die zeitlichen Veränderungen der Xylemsaftflussraten von Baum 3 und 4 lagen zwischen denen der anderen beiden Bäume.

An Baum 2 konnte im folgenden Jahr (2003) bereits früher ein stärkerer Xylem-Saftfluss gemessen werden als an allen anderen untersuchten Bäumen. Im sehr trockenen Sommer dieses Jahres sanken die Saftflussraten zwischen Anfang Juni und Ende Juli nahezu konstant ab, mit einem zusätzlichen Einbruch der Saftflussraten auf unter 20 Liter/Tag Anfang Juli. Baum 1 erreichte bis September die höchsten Saftflussraten. Die anderen drei Bäume zeigten durchweg niedrigere, allerdings untereinander dafür sehr ähnliche, Xylem-Saftflussraten. Im Vergleich der Bäume 5 bis 7 fällt Baum 5 durch den stärksten Xylem-Saftfluss auf (durchgängig oberster Graph). Dieser Baum war besonders vital und vergleichsweise stark belaubt. Zudem ist durch seinen von dichter Vegetation umgebenem Wuchsort, ähnlich wie bei Baum 4, von einer stärkeren Beschattung und damit einer geringeren Aufheizung des Bodens und als Folge daraus von einer besseren Wasserverfügbarkeit auszugehen. Ähnlich waren die Bedingungen bei Baum 7. Baum 6 hingegen zeigte eine verminderte Vitalität und auch im Vergleich die geringsten Saftflussraten.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IM JAHRESGANG

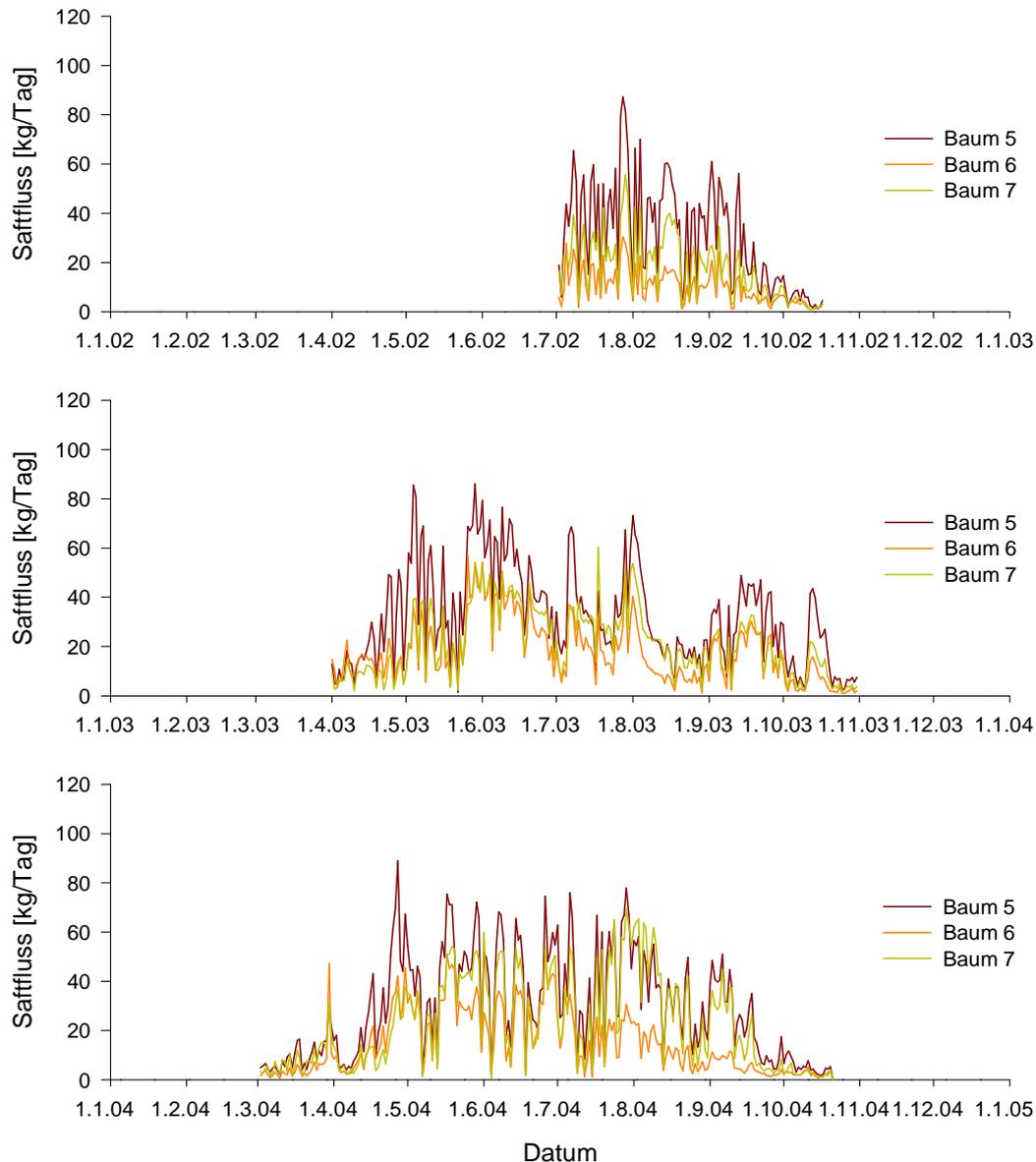


Abbildung 48: Xylem-Saftfluss der Bäume 5 – 7 im Jahresvergleich 2002 bis 2004, im Jahr 2002 begannen die Saftflussmessungen am 1. Juli, seitdem erfolgten die Messungen kontinuierlich bis Ende Oktober 2004 im 5-Minuten-Intervall. Für die Ermittlung des Saftflusses wurden die Messwerte von jeweils drei Graniersensoren, im 120°-Winkel um den Baum verteilt, gemittelt.

Bei der Betrachtung der Messergebnisse für das Jahr 2004 muss berücksichtigt werden, dass zwischen dem 14.6. und dem 19.7. dieses Jahres 24 Bohrkern auf alle sieben Bäume verteilt entnommen wurden. Dies führte zum Teil lokal zu einer starken Abnahme des Xylem-Saftflusses, teilweise (durch Umverteilung der genutzten Xylemgefäße im Stamm) auch zu Zunahmen der Saftflussgeschwindigkeit in bestimmten Bereichen des Stammes.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IM JAHRESGANG

#### 3.3.3 SUMMEN DES JAHRES-WASSERUMSATZES MEHRJÄHRIG UNTERSUCHTER BIRKEN

In Tabelle 13 ff sind der Gesamtwasserumsatz der untersuchten Bäume während der Granier-Saftflussmessungen in den Jahren 2001 bis 2004 zusammengestellt. Zur Berechnung wurde die Ausprägung des saftleitenden Xylems an jeder Messposition berücksichtigt. Aus den Messwerten von jeweils drei im Winkel von 120° zueinander montierten Sensoren wurde ein Mittelwert gebildet. Da die Messungen an den Bäumen 5 – 7 im Jahr 2002 erst am 1. Juli begannen, sind die Jahressummen für diese Bäume in Jahr 2002 unvollständig (kursive, kleinere Zahlen).

Der Wasserumsatz der meisten untersuchten Birken sank mit Fortschreiten der Untersuchungsdauer. Dies dürfte vor allem Folge der Bohrkernentnahmen und damit der Unterbrechung der Wasserleitungsbahnen im Xylem sein. Allerdings war diese Abnahme von Baum zu Baum und auch von Jahr zu Jahr unterschiedlich und bei zwei Bäumen war ein Anstieg des gemessenen Wasserumsatzes zu beobachten (Baum 2 2003-2004, Baum 7 2003-2004).

*Tabelle 13: Zusammenstellung des Jahres-Wasserumsatzes der sieben untersuchten Bäume. Achtung: Im Jahr 2002 begann die Messung des Saftflusses der Bäume 5 – 7 erst Anfang Juli, zudem führten Bohrkernentnahmen zu Beeinflussungen der Saftflussmessungen*

| Jahr                           | Baum 1<br>[kg a <sup>-1</sup> ] | Baum 2<br>[kg a <sup>-1</sup> ] | Baum 3<br>[kg a <sup>-1</sup> ] | Baum 4<br>[kg a <sup>-1</sup> ] | Baum 5<br>[kg a <sup>-1</sup> ]   | Baum 6<br>[kg a <sup>-1</sup> ] | Baum 7<br>[kg a <sup>-1</sup> ] | Bemerkung   |
|--------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---|---------------------------------|---------------------------------|---|
| <b>2001</b>                    | 5865                            | 5429                            | 4671                            | 4398                            | <i>Keine Sensoren verfügbar</i>   |                                 |                                 | 28.9.-10.10.<br><b>Bohrkern-</b><br><b>entnahme</b> |
| <b>2002</b>                    | 4521                            | 4652                            | 3940                            | 3523                            | <i>2926</i>   | <i>1130</i>                     | <i>2073</i>                     | ab 1.7.<br>Messung<br>Baum 5 – 7<br>9. – 19.9.      |
| <b>2003</b>                    | 4934                            | 3373                            | 3593                            | 2907                            | 6219  | 3407                            | 4353                            | <b>Bohrkern-</b><br><b>entnahme</b>                 |
| <b>2004</b>                    | 2981                            | 4150                            | 3063                            | 1729                            | 5658  | 2841                            | 4800                            | 14. – 28.6.<br><b>Bohrkern-</b><br><b>entnahme</b>  |
| <b>Mittel</b><br>2001-<br>2003 | <b>5106</b>                     | <b>4485</b>                     | <b>4068</b>                     | <b>3609</b>                     | <i>Beginn der Messung 1.7.2002,<br/>daher unvollständiger Datensatz</i> |                                 |                                 | Vollständige<br>Jahres-<br>Datensätze               |
| <b>Mittel</b><br>2003-<br>2004 | <b>3957</b>                     | <b>3762</b>                     | <b>3328</b>                     | <b>2318</b>                     | <b>5938</b>   | <b>3124</b>                     | <b>4576</b>                     | Baum 5 – 7<br>2003 – 2004                           |

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IM JAHRESGANG

Zu Vergleichszwecken und zur Veranschaulichung sind die Ergebnisse in Tabelle 14 in Form von durchschnittlichen Tagessummen dargestellt. Diese wurden aus den Werten für Tabelle 13 berechnet, indem die Jahres-Wasserumsätze durch die Anzahl der Tage, an denen Xylem-Saftflussmessungen stattfanden, dividiert wurden.

*Tabelle 14: Zusammenstellung des Tages-Wasserumsatzes der sieben untersuchten Bäume. Achtung: Im Jahr 2002 begann die Messung des Saftflusses der Bäume 5-7 erst am 1. Juli, zudem führten Bohrkernentnahmen zu Beeinflussungen der Saftflussmessungen*

| Jahr | Baum 1<br>[kg d <sup>-1</sup> ] | Baum 2<br>[kg d <sup>-1</sup> ] | Baum 3<br>[kg d <sup>-1</sup> ] | Baum 4<br>[kg d <sup>-1</sup> ] | Baum 5<br>[kg d <sup>-1</sup> ] | Baum 6<br>[kg d <sup>-1</sup> ] | Baum 7<br>[kg d <sup>-1</sup> ] | Bemerkung                                       |
|------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---|
| 2001 | 33                              | 30                              | 26                              | 26                              | <i>Keine Sensoren verfügbar</i> |                                 |                                 | 28.9. – 10.10.<br><b>Bohrkern-<br/>entnahme</b> |
| 2002 | 22                              | 22                              | 19                              | 19                              | <u>24</u>                       | <u>9</u>                        | <u>17</u>                       | Messung<br>Baum 5 – 7<br>ab 1.7.                |
| 2003 | 23                              | 16                              | 17                              | 17                              | 30                              | 16                              | 21                              | 9. – 19.9.<br><b>Bohrkern-<br/>entnahme</b>     |
| 2004 | 14                              | 20                              | 15                              | 15                              | 27                              | 14                              | 23                              | 14. – 28.6.<br><b>Bohrkern-<br/>entnahme</b>    |

In Tabelle 15 wurden die Werte aus Tabelle 14 auf die leitende Xylem-Querschnittsfläche bezogen und dafür durch diese dividiert.

*Tabelle 15: Zusammenstellung des **flächenspezifischen** Tages-Wasserumsatzes der sieben untersuchten Birken. Achtung: Im Jahr 2002 begann die Messung des Saftflusses der Bäume 5-7 erst am 1. Juli, zudem führten Bohrkernentnahmen zu Beeinflussungen der Saftflussmessung.*

| Jahr | Baum 1<br>[kg d <sup>-1</sup> cm <sup>-2</sup> ] | Baum 2<br>[kg d <sup>-1</sup> cm <sup>-2</sup> ] | Baum 3<br>[kg d <sup>-1</sup> cm <sup>-2</sup> ] | Baum 4<br>[kg d <sup>-1</sup> cm <sup>-2</sup> ] | Baum 5<br>[kg d <sup>-1</sup> cm <sup>-2</sup> ] | Baum 6<br>[kg d <sup>-1</sup> cm <sup>-2</sup> ] | Baum 7<br>[kg d <sup>-1</sup> cm <sup>-2</sup> ] | Bemerkung                                       |
|------|--|--|--|--|--|--|--|---|
| 2001 | 0,36   | 0,25   | 0,31   | 0,20   | <i>Keine Sensoren verfügbar</i>                  |  |  | 28.9. – 10.10.<br><b>Bohrkern-<br/>entnahme</b> |
| 2002 | 0,24   | 0,19   | 0,23   | 0,15   | <u>0,12</u>                                      | <u>0,09</u>                                      | <u>0,11</u>                                      | Messung<br>Baum 5 – 7<br>ab 1.7.                |
| 2003 | 0,25   | 0,13   | 0,21   | 0,13   | 0,15   | 0,15   | 0,14   | 9. – 19.9.<br><b>Bohrkern-<br/>entnahme</b>     |
| 2004 | 0,15   | 0,17   | 0,18   | 0,11   | 0,14   | 0,13   | 0,15   | 14. – 28.6.<br><b>Bohrkern-<br/>entnahme</b>    |

### **3.4 XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA**

Im folgenden Abschnitt wurden die Ergebnisse der Xylem-Saftflussmessungen in Abhängigkeit von verschiedenen Klimaparametern dargestellt und ausgewertet. An diesem Standort besitzen die Klimaparameter Globalstrahlung, Bodenfeuchte und VPD eine zentrale Bedeutung. Daher werden Abhängigkeiten des Xylemsaftflusses von diesen Klimaparametern gesondert behandelt.

#### **3.4.1 GLOBALSTRAHLUNG UND SAFTFLUSSGESCHWINDIGKEIT IM JAHR 2000**

Die täglichen Verlaufsmuster der Globalstrahlung und der Saftflussgeschwindigkeiten zeigten in allen Jahren und bei allen untersuchten Birken hohe Übereinstimmungen. Sobald die Globalstrahlung  $120 \text{ W/m}^2$  überstieg, konnte das Einsetzen des Saftflusses registriert werden. Entsprechend der zeitlichen Verschiebung des Sonnenaufganges war dies zwischen 7:40 und 9:30 Uhr am Morgen zu beobachten (siehe Abbildung 49).

Die höchsten Saftflussgeschwindigkeiten im August 2000 betragen  $10 \text{ cm/h}$  und wurden in der Mittagszeit erreicht (gegen 13:00 Uhr, Abbildung 49 B, C). Ahornbäume am gleichen Standort mit vergleichbarem Stammumfang und gleicher Wuchshöhe erreichten zu dieser Jahreszeit maximale Saftflussgeschwindigkeiten von ca.  $16 \text{ cm/h}$  (Stöhr 2003). Selbst kurzfristige Veränderungen in der Strahlung spiegelten sich in den Änderungen der Saftflussgeschwindigkeiten wieder (z.B. am 20., 21., 22. und 25. August). Die zeitliche Verzögerung zwischen Änderung der Strahlung und Änderung des Saftflusses lag hierbei unter 15 Minuten.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

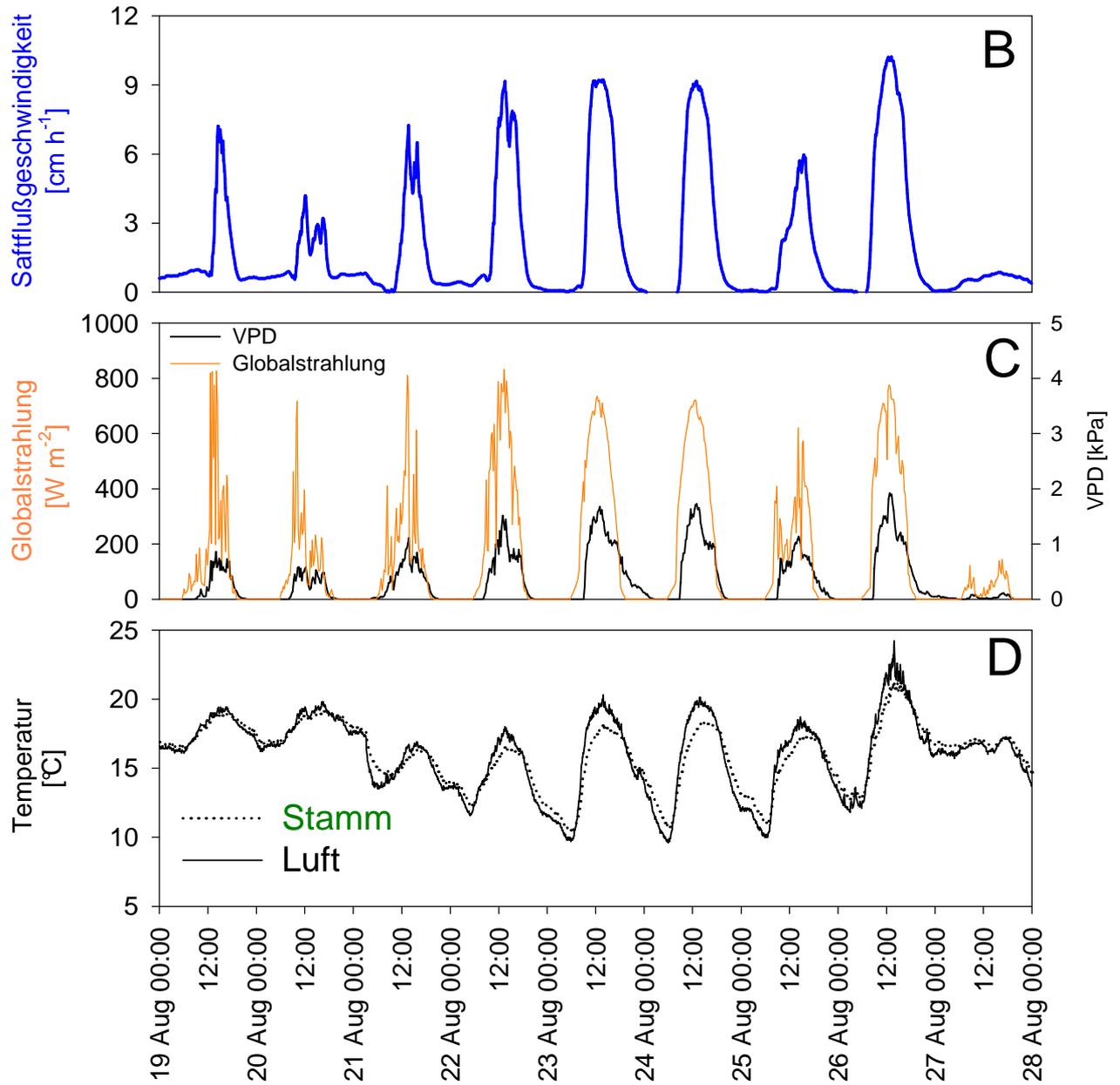


Abbildung 49: Exemplarischer Verlauf der Saftflussgeschwindigkeit (B) im Xylem von *Betula pendula* im August 2000. Die Saftflussgeschwindigkeit (B) ist direkt mit der Globalstrahlung (C) korreliert. Temperaturen (D) wurden am Stamm in einer Tiefe von 8 mm und in der Luft gemessen.

### **3.4.2 XYLEMSAFTFLUSS-TAGESSUMMEN, VPD UND BODENFEUCHTE IM JAHRESGANG 2001 BIS 2004**

In den nachfolgenden Diagrammen (Abbildung 50 und folgende) wurden VPD, Xylem-Saftfluss und Bodenfeuchte im Jahresgang für die Jahre 2001 bis 2004 aufgetragen. Das VPD beschreibt das Feuchtesättigungsdefizit der Luft. Da im Laubblatt von einer Feuchtesättigung der Luft ausgegangen werden kann, ist bei geöffneten Stomata das VPD der Klimafaktor, welcher den Gesamt-Wasserumsatz bei guter Wasserversorgung der Pflanze besonders stark beeinflusst.

Deutlich zu erkennen ist diese Abhängigkeit des Xylemsaftflusses vom VPD in allen nachfolgenden Übersichtsdiagrammen. Hohe VPD-Werte Ende Juni 2001, Anfang Juli und Ende Juli 2001 führen zu einem hohen Wasserumsatz der vier in diesem Jahr untersuchten Bäume. Allerdings fällt auf, dass ähnliche VPD-Werte zwischen 3 und 4 kPa im August bereits einen geringeren Einfluss auf den Xylem-Saftfluss zeigten als in den Vormonaten und sich diese Tendenz in den September hinein fortsetzte. Zum einen war ab August bereits ein starker Laubabwurf bei allen untersuchten Birken zu beobachten, möglicherweise in Folge von Wassermangel, denn die Bodenfeuchten sanken Anfang und Ende August unter 5 Volumenprozent ab. Zusätzlich dürfte die ab Anfang September einsetzende und im Monatsverlauf immer weiter zunehmende Beschattung der Baumkronen durch die Steinbruchkante den Wasserumsatz der untersuchten Birken über verminderte Stomata-Weiten beeinflusst haben.

Die Bodenfeuchte wird an diesem Standort nicht zuletzt über die Evaporation, und somit ebenfalls über das VPD beeinflusst. Unter anderem führt starke Erwärmung des Bodens an diesem Standort zu verstärkter Verdunstung und damit zu einer abnehmenden Bodenfeuchte. Zudem ist die Wasseraufnahme der Wurzeln immer mit einer Wasserabnahme im Boden verbunden, sodass bei fehlender Wassernachlieferung eine Austrocknung des Bodens die Folge ist.

Die synchrone Abnahme des Bodenwassergehalts mit Ansteigen des VPD und der Zunahme des Xylemsaftflusses als Indiz für die intensive Wasseraufnahme der Bäume aus dem Boden ist in Abbildung 50 deutlich erkennbar (vgl. Mitte Juli bis Anfang August sowie Mitte bis Ende August).

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

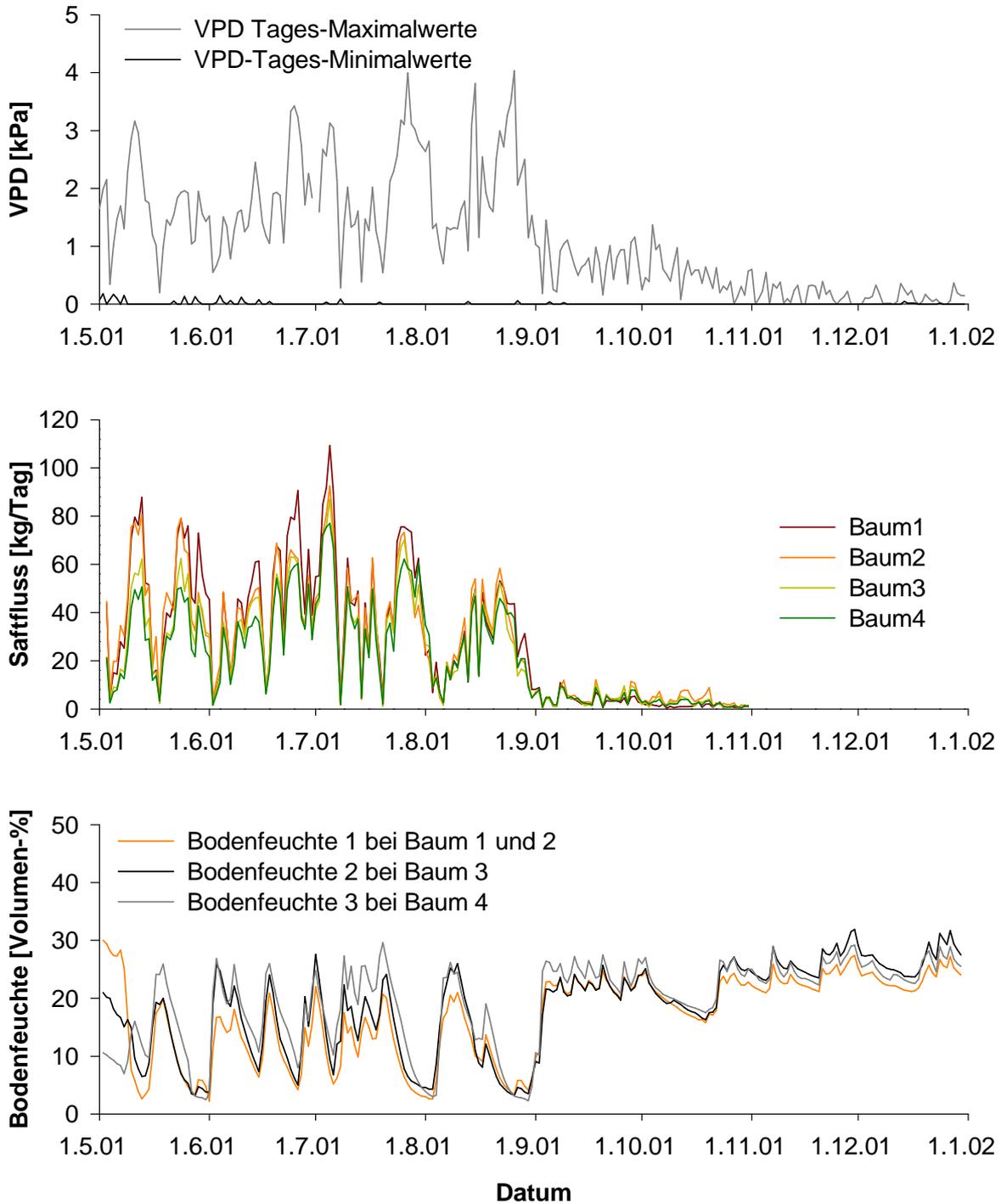


Abbildung 50: VPD, Xylem-Saftfluss der Bäume 1 bis 4 und Bodenfeuchte im Jahresgang 2001. Die Messungen begannen am 2.Mai. Zur besseren Auflösung der Messwerte wurde eine zu den folgenden Grafiken abweichende Skalierung der Zeitachse gewählt. Deutlich erkennbar sind – bedingt durch hohe Globalstrahlung (vgl. Abbildung 36) – Minima der Bodenfeuchte Ende Juli bis Anfang August sowie Mitte August bis Anfang September. Trotz geringer Bodenfeuchte fanden zu dieser Zeit hohe Wasserumsätze der Bäume statt. Ab Anfang September wurden nur noch niedrige Globalstrahlungswerte erreicht. Trotz hoher Bodenfeuchte aufgrund reichlicher Niederschläge (Abbildung 31) konnten ab diesem Zeitpunkt nur minimale Wasserumsätze der Bäume gemessen werden.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Auch in Abbildung 51 (Jahresverlauf 2002) kann man den Einfluss der Baum-Transpiration auf die Bodenfeuchte deutlich erkennen. Mitte Mai 2002 nahm der Xylem-Saftfluss deutlich zu, gleichzeitig (und nicht zuletzt durch die Wasserentnahmen durch die Wurzeln aus dem Boden in Folge der Bestandstranspiration) sank die Bodenfeuchte. Erst im Oktober konnte wieder eine längerfristige Aufsättigung des Bodens beobachtet werden, während Anfang Juni und Mitte August 2002 minimale Bodenfeuchtwerte zwischen 5 und 8 Volumenprozent unterschritten wurden.

Das Jahr 2003 fällt durch seine besonders ausgeprägte Trockenheit in den Monaten Juli und August auf. Besonders die Bäume 2 bis 4 zeigten in dieser Zeit eine starke Abnahme des Xylemsaftflusses trotz hoher VPD-Werte in der Atmosphäre. Baum 1 hingegen scheint besser wasserversorgt gewesen zu sein als die anderen untersuchten Bäume.

Vergleicht man den einsetzenden Xylem-Saftfluss der untersuchten Bäume 2002 und 2003 (Abbildung 51 und Abbildung 52), so fällt auf, dass bei Baum 2 in beiden Jahren früher als bei den anderen Bäumen hohe Wasserumsätze auftraten.

Im Jahr 2004 (Abbildung 53) war bereits Mitte Mai ein deutliches Absinken der Bodenfeuchte zu beobachten, welches mit hohen Wasserumsätzen der untersuchten Bäume einherging und sich bis Mitte Juni fortsetzte. Nach reichlichem und häufiger fallendem Niederschlag (vgl. Abbildung 34) nahm ab Mitte Juni die Bodenfeuchte wieder deutlich zu und fiel erst Ende Juli noch einmal kurzfristig ab, zu einer Zeit, in der bei den untersuchten Bäumen ein hoher Wasserumsatz zu verzeichnen war. Da zwischenzeitlich mitten in der Vegetationsperiode eine Bohrkernentnahme erfolgte, durch welche die Saftflussmessung eventuell beeinflusst wurde, sollten die in der zweiten Junihälfte registrierten Muster des Xylemsaftflusses nicht näher analysiert werden.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

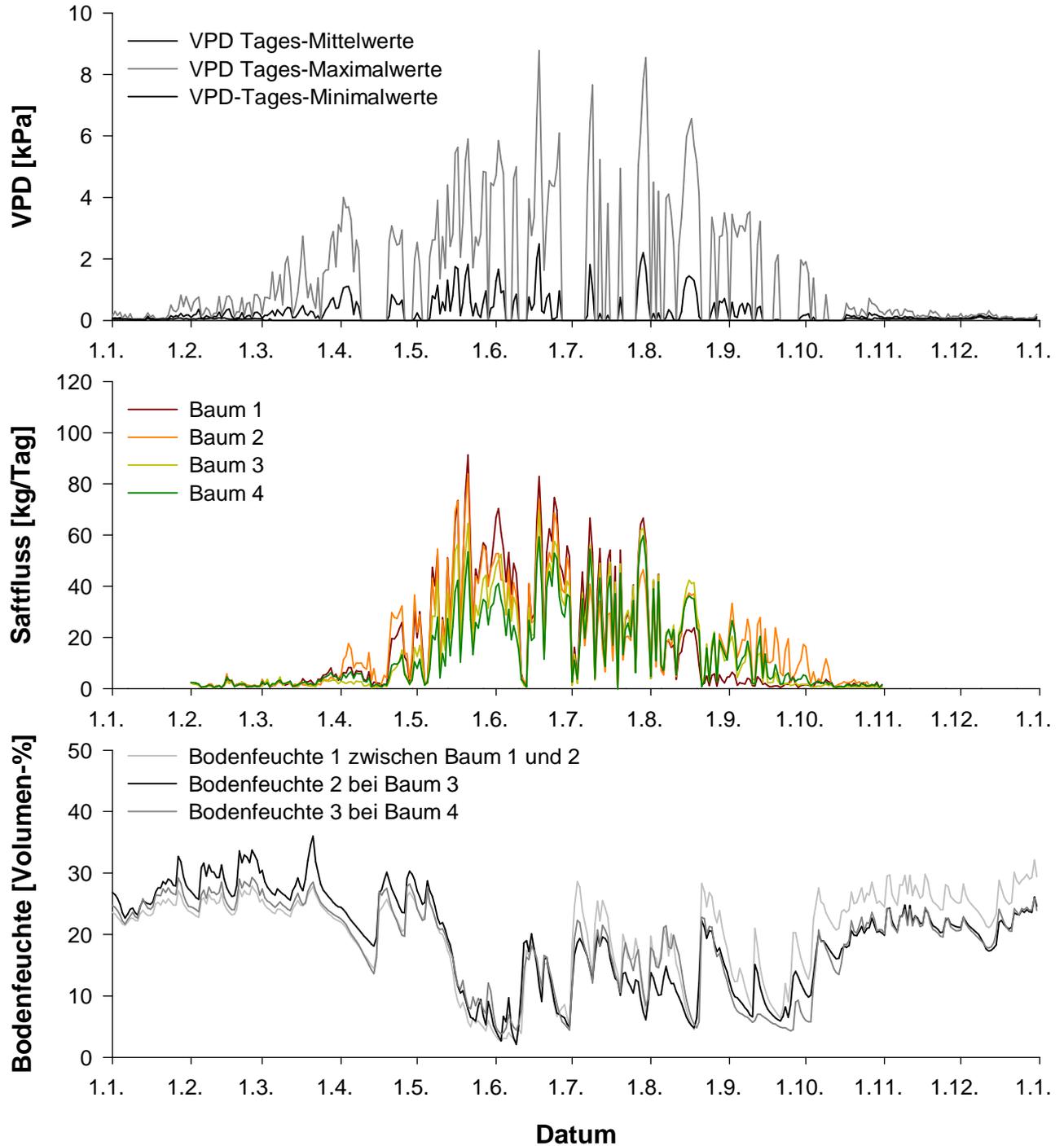


Abbildung 51: VPD, Xylem-Saftfluss der Bäume 1 bis 4 und Bodenfeuchte im Jahresgang 2002. Die Messungen wurden **ganzjährig** durchgeführt, Saftflussmessungen jedoch nur für die Monate Februar bis Oktober aufgetragen. In den Wintermonaten lag der Xylem-Saftfluss unterhalb der Auflösungs-grenze. Insbesondere im Frühsommer (Mitte Mai) war parallel zu absinkender Bodenfeuchte der maximale Wasserumsatz dieses Jahres zu beobachten. Hohe Globalstrahlungswerte und in Folge davon hohe VPD-Werte Anfang August (vergleiche auch Abbildung 37) führten bei hoher Bodenfeuchte zu etwas höheren Wasserumsätzen der Bäume als Mitte August nach Absinken der Bodenfeuchte.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

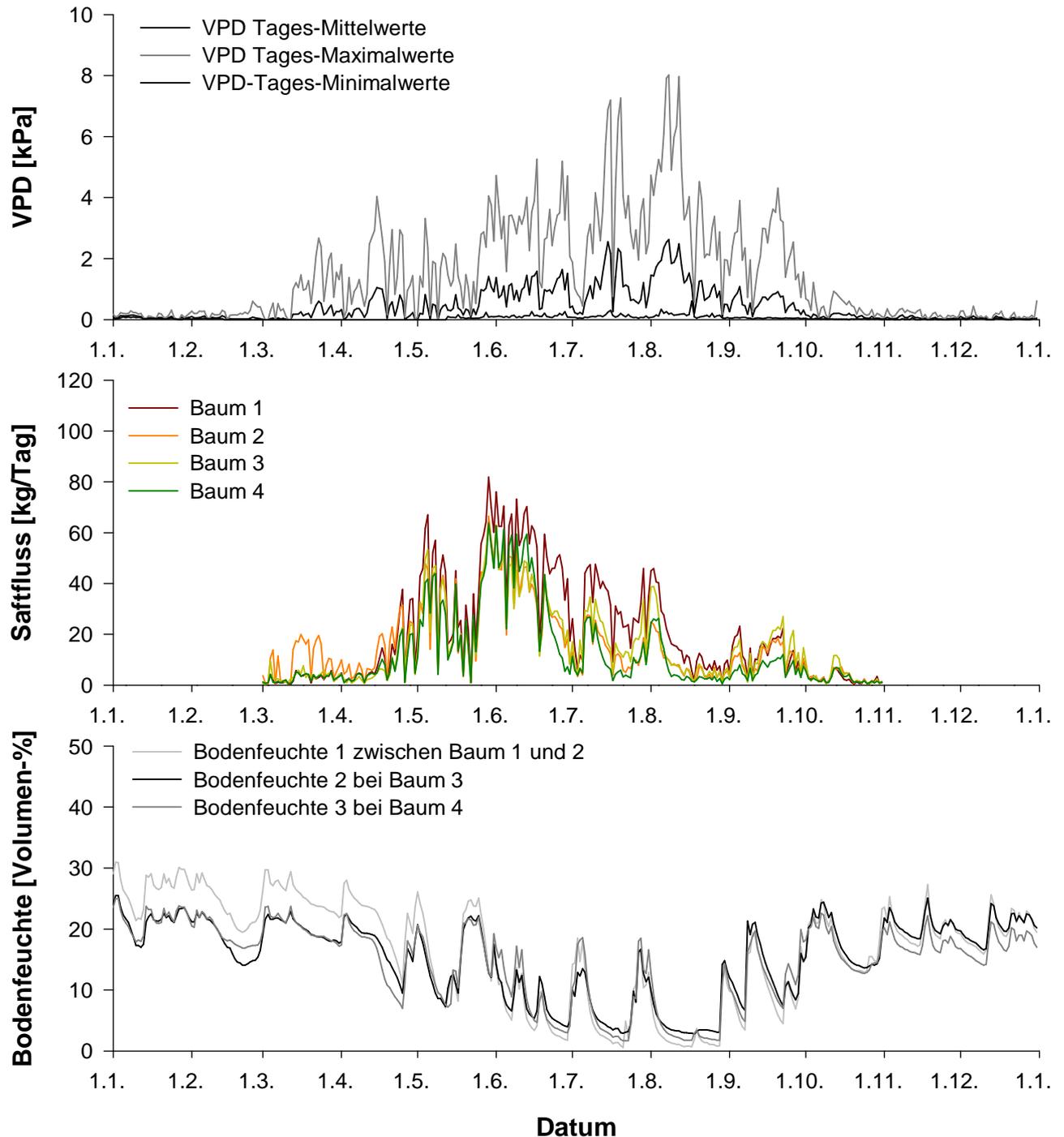


Abbildung 52: VPD, Xylem-Saftfluss der Bäume 1 bis 4 und Bodenfeuchte im Jahresgang 2003. Die Messungen wurden ganzjährig durchgeführt, Saftflussmessungen jedoch nur für die Monate März bis Oktober aufgetragen. In den Wintermonaten lag der Xylem-Saftfluss unterhalb der Auflösungsgrenze. Ab April waren immer wieder Trockenphasen mit geringer Bodenfeuchte zu beobachten, die ab Juni länger andauerten. Von Anfang Juni bis Anfang Juli war ein Absinken des Wasserumsatzes trotz annähernd gleichbleibender Globalstrahlung zu erkennen. Ein Anstieg der Globalstrahlungssummen in den Monaten Juli und August über die Werte im Monat Mai führte bei gleichzeitig geringerer Bodenfeuchte zu deutlich niedrigeren Wasserumsätzen als im Juni 2003.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

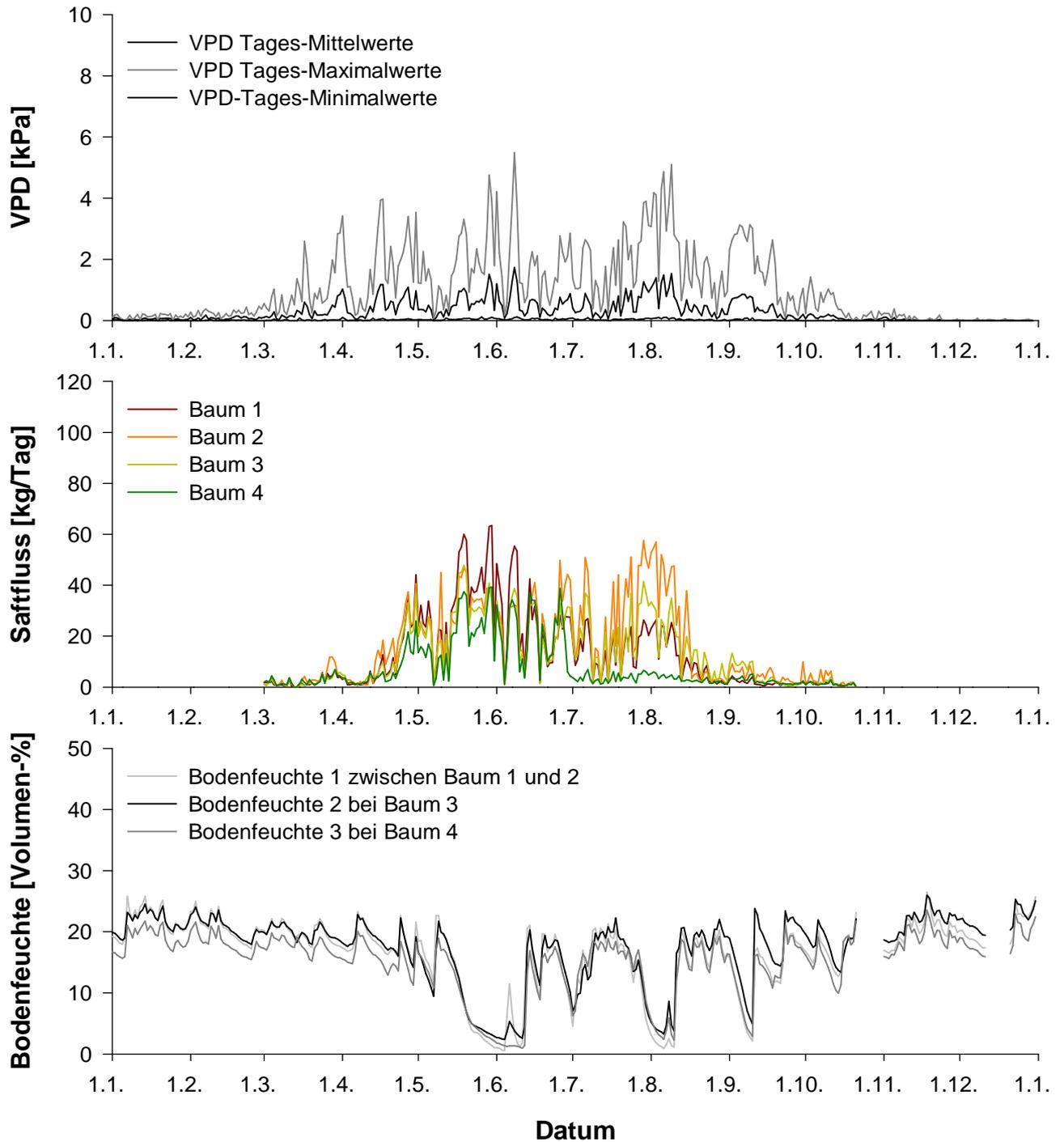


Abbildung 53: VPD, Xylem-Saftfluss von Baum 1 bis 4 und Bodenfeuchte im Jahresgang 2004. Die Messungen wurden ganzjährig durchgeführt, Saftflussmessungen jedoch nur für die Monate März bis Oktober aufgetragen. In den Wintermonaten lag der Xylem-Saftfluss unterhalb der Auflösungs-grenze. Da vom 14. bis 28.6. eine Bohrkernentnahme mitten in der Vegetationsperiode erfolgte, kann ein Einfluß dieser Störung der Xylemanatomie auf die Saftleitung nicht ausgeschlossen werden.

**3.4.3 XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VON DER BODENFEUCHTE**

Beim Auftragen der Saftfluss-Raten gegen die parallel gemessene Bodenfeuchte im Wurzelraum der Bäume fällt auf, dass bei sehr hohen Bodenfeuchtwerten unmittelbar nach Niederschlägen nur geringe Wasserumsätze beobachtet werden konnten. Wie bereits in den vorhergehenden Diagrammen sichtbar war, sind Niederschlagsereignisse mit einer Zunahme der Bodenfeuchte verbunden, gleichzeitig erhöht sich aber auch die Luftfeuchte und damit sinkt das VPD, welches die Evaporation direkt beeinflusst und – modifiziert durch die Bestandes-Leitfähigkeit – auch die Evapotranspiration prägt. Gleichzeitig kommt es durch die Niederschlagswolken zu einem Absinken der einfallenden Strahlung. Beide Effekte vermindern den Wasserumsatz.

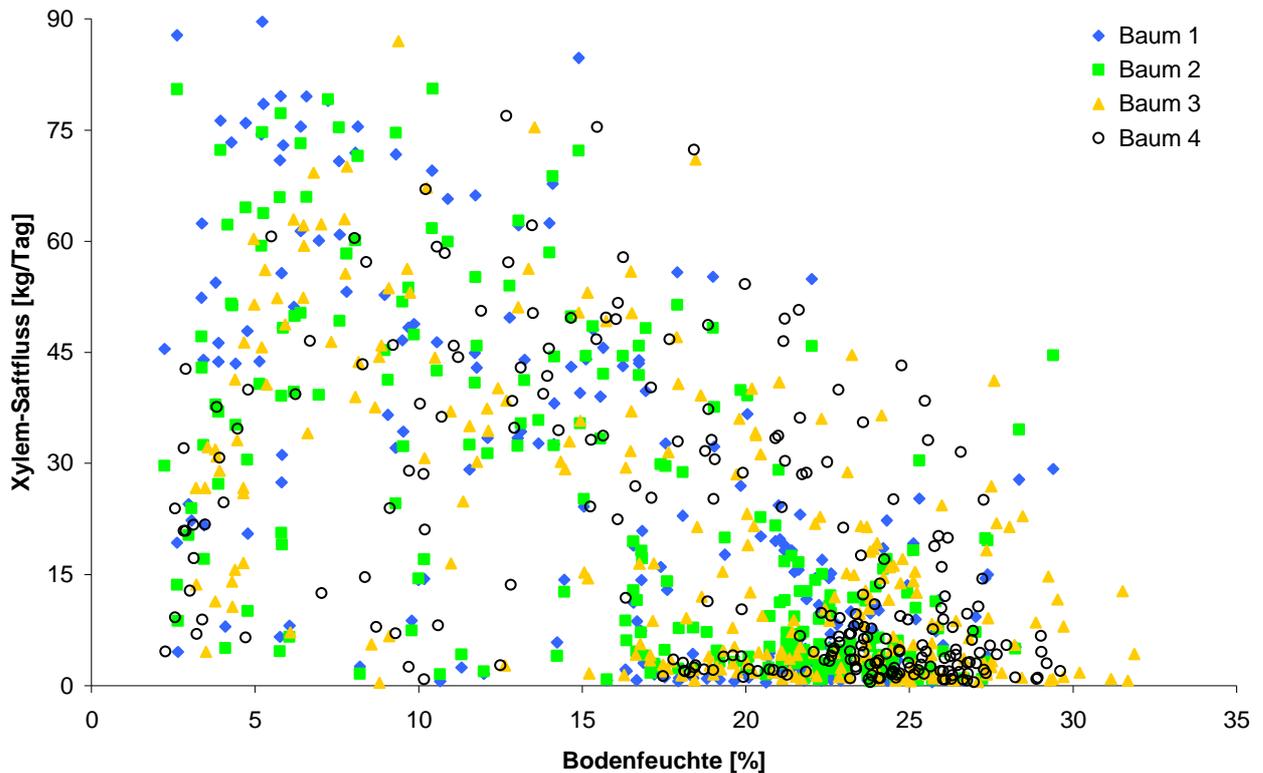


Abbildung 54: Tagessummen des Xylem-Saftflusses aufgetragen gegen Tagesmittelwerte der Bodenfeuchte im Jahr 2001

Im Jahr 2001 (Abbildung 54) wurden relativ selten sehr niedrige Bodenfeuchtwerte erreicht. Im Gegensatz zu den Folgejahren war in diesem Jahr auch bei Abnahme der Bodenfeuchte bis auf 2,5 Volumenprozent zumindest bei den Bäumen 1 und 2 kein deutlicher

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Rückgang der täglichen Wasserumsätze zu beobachten. Bei den Bäumen 3 und 4 ergab sich ein abweichendes Bild: Bei beiden Bäumen scheint eine Art „Optimum“ zwischen 5 und 15 Volumenprozent Bodenfeuchte vorzuherrschen, in diesem Bereich wurden die höchsten täglichen Xylem-Saftfluss-Summen beobachtet. Auch 2002 (Abbildung 55) kommt es bei niedrigen Bodenfeuchten zu beachtlichen Saftflussraten, da offensichtlich die atmosphärische Trockenheit wirksamer den Transpirationsstrom durch die Bäume fördert als die Bodentrockenheit diese erschwert. Die Punktwolke der gegen die Bodenfeuchte aufgetragenen Wasserumsätze der Pflanzen illustriert diesen Antagonismus mit geringen Extremwerten bei mittleren Bodenwasserreserven: Hier kommt, bei im Durchschnitt schwächerer Evaporationsbelastung, der Einschränkung des Wasserumsatzes je Baum von der Nachschubseite her die größere Bedeutung zu. Bei Werten nahe der Bodenwassersättigung schließlich kommt es offensichtlich zu keiner wesentlichen Einschränkung des Wasserdurchsatzes durch die Bäume, so dass bei höherem VPD vor allem bei Baum 1 und 2 Maximalraten des Xylemsaftflusses verzeichnet werden konnten.

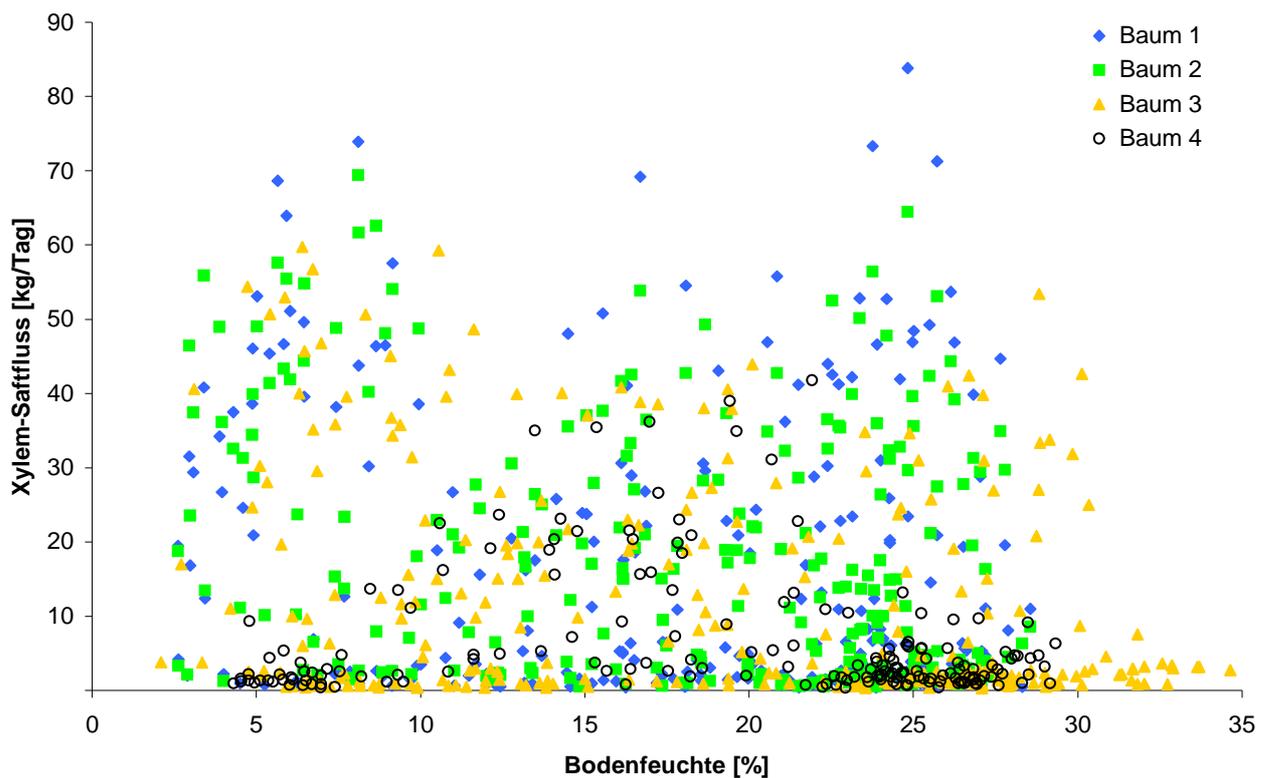


Abbildung 55: Tagessummen des Xylem-Saftflusses aufgetragen gegen Tagesmittelwerte der Bodenfeuchte im Jahr 2002

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Besonders im Jahr 2003 (Abbildung 56), wie erwähnt ein Jahr mit langen Trockenphasen, sind eindeutig Optima des Xylemsaftflusses bei Bodenfeuchtwerten zwischen 5 und 20 Volumenprozent zu erkennen. Besonders deutlich ist dies wiederum bei den Bäumen 3 und 4 sichtbar. Unterhalb von 5 % Bodenfeuchte fallen die täglichen Saftflusssummen deutlich ab, gleiches gilt oberhalb von 20 %, allerdings mit einem verzögertem Rückgang. Zudem fällt auf, dass die exakten Optima für die vier hier dargestellten Bäume voneinander abweichen:

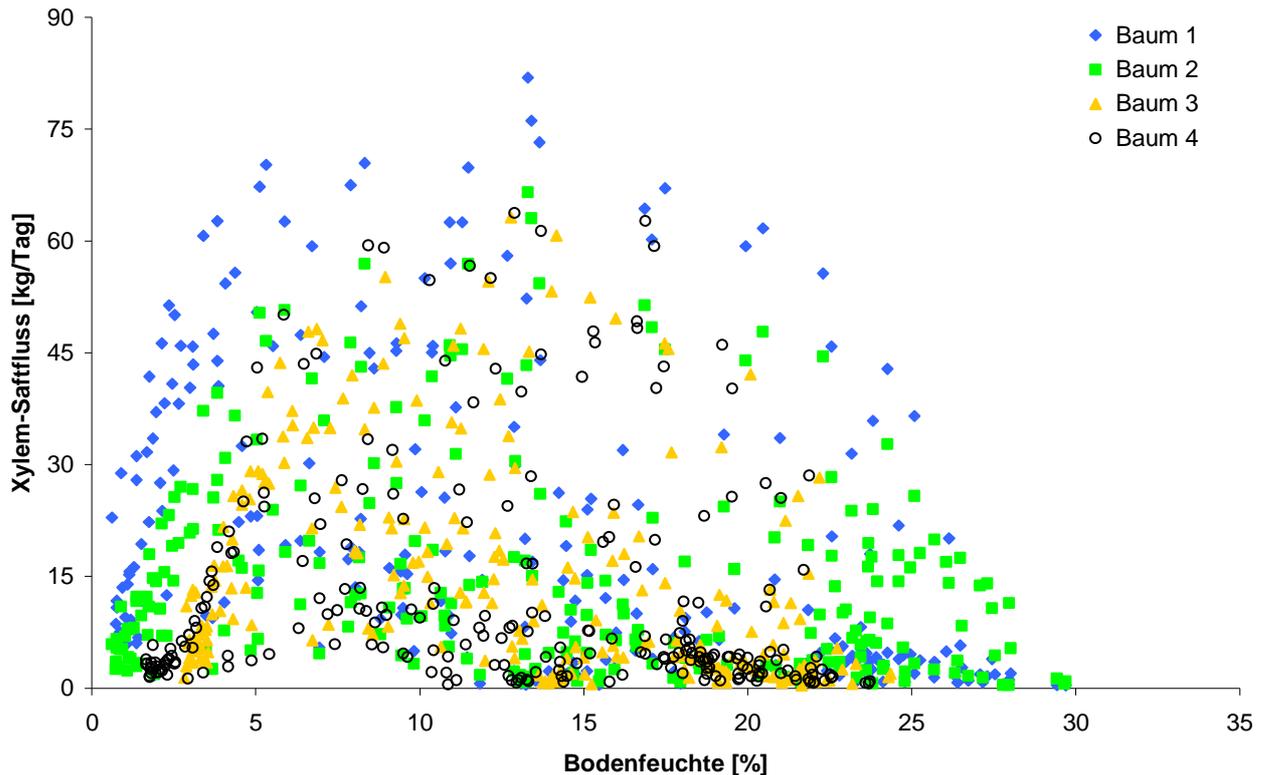


Abbildung 56: Tagessummen des Xylem-Saftflusses aufgetragen gegen Tagesmittelwerte der Bodenfeuchte im Jahr 2003

Die Bäume 1 und 2 zeigen weit verteilte Maxima. Für diese beiden Bäume wurde die Bodenfeuchte mit einem zwischen den Bäumen positionierten Bodenfeuchtesensor aufgenommen. Baum 3 zeigt ein deutlich engeres Optimum, welches eher dem von Baum 4 ähnelt. Bei diesen beiden letztgenannten Bäumen waren Sensoren zur Bodenfeuchtemessung jeweils direkt in Stamm-Nähe des Stammes, allerdings von Boden-Vegetation überdeckt, installiert.

Im Diagramm für das Jahr 2004 (Abbildung 57) muss bei der Auswertung berücksichtigt werden, dass inmitten der Vegetationsphase eine Bohrkernentnahme und damit eine

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Beeinträchtigung des saftleitenden Systems erfolgte. Dies mag ein Grund dafür sein, warum in diesem Jahr nur maximale Saftflussraten um 60 kg/Tag im Vergleich zu 75 – 90 kg/Tag in den Jahren vorher beobachtet wurden. Gleichzeitig fällt auf, dass die meisten Messwerte der mittleren täglichen Bodenfeuchte zwischen 10 und 23 Volumenprozent lagen. In diesem Jahr trat keine länger andauernde Austrocknung des Bodens auf. In der einzigen, kurzen Trockenphase des Jahres (Mitte Mai bis Mitte Juni, Abbildung 53) blieben die Wasserumsätze bei den Bäumen 1, 2 und 4 konstant, während bei Baum 3 höchste Wasserumsätze zwischen 5 und 10 Volumenprozent Bodenfeuchte beobachtet wurden.

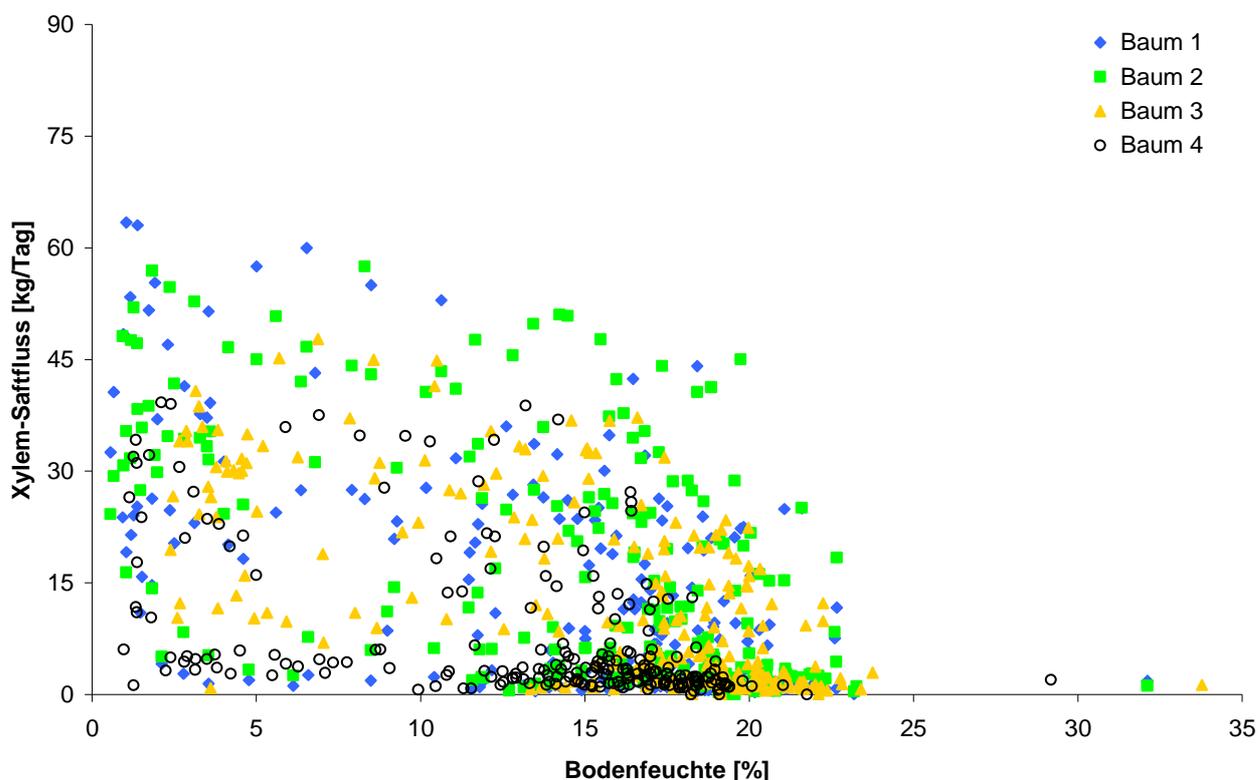


Abbildung 57: Tagessummen des Xylem-Saftflusses aufgetragen gegen Tagesmittelwerte der Bodenfeuchte im Jahr 2004

#### 3.4.4 XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM VPD

Der Einfluss des VPD auf den Xylem-Saftfluss bei vier der untersuchten Birken ist in Abbildung 58 bis Abbildung 60 für die Jahre 2001, 2003 und 2004 dargestellt. In diesen Diagrammen ist der Anstieg der Gesamttranspiration der untersuchten Gehölze bei Zunahme des VPDs gut zu erkennen. In Jahren mit mehrwöchigen und stark ausgeprägten Trockenperioden (2003 und 2004) wurde die Darstellung so gewählt, dass feuchte (am

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Jahresanfang, blau) von trockenen Perioden (in der zweiten Jahreshälfte, schwarz) unterschieden werden können. In trockenen Zeiträumen sind die Gehölze im Wasserumsatz limitiert, da insbesondere unter den angetroffenen Bodenbedingungen die Wasseraufnahmemöglichkeit der untersuchten Bäume begrenzt ist und es damit trotz hoher VPD-Werte nicht zu einem adäquaten Anstieg des Wasserumsatzes kam.

Im Jahr 2001 wurde keine langfristige, starke Trockenperiode beobachtet. Gut zu erkennen ist in Abbildung 58 der nahezu lineare Zusammenhang zwischen dem Tagesmittel des VPDs und dem maximalen Wasserumsatz, insbesondere bei Baum 1 mit dem höchsten Gesamtwasserumsatz. Baum 4, welcher sich später als weniger vital als die anderen untersuchten Individuen von *Betula pendula* erwies, zeigte bei ähnlichen VPD-Werten die stärkste Streubreiten in den Werten des Xylem-Saftflusses.

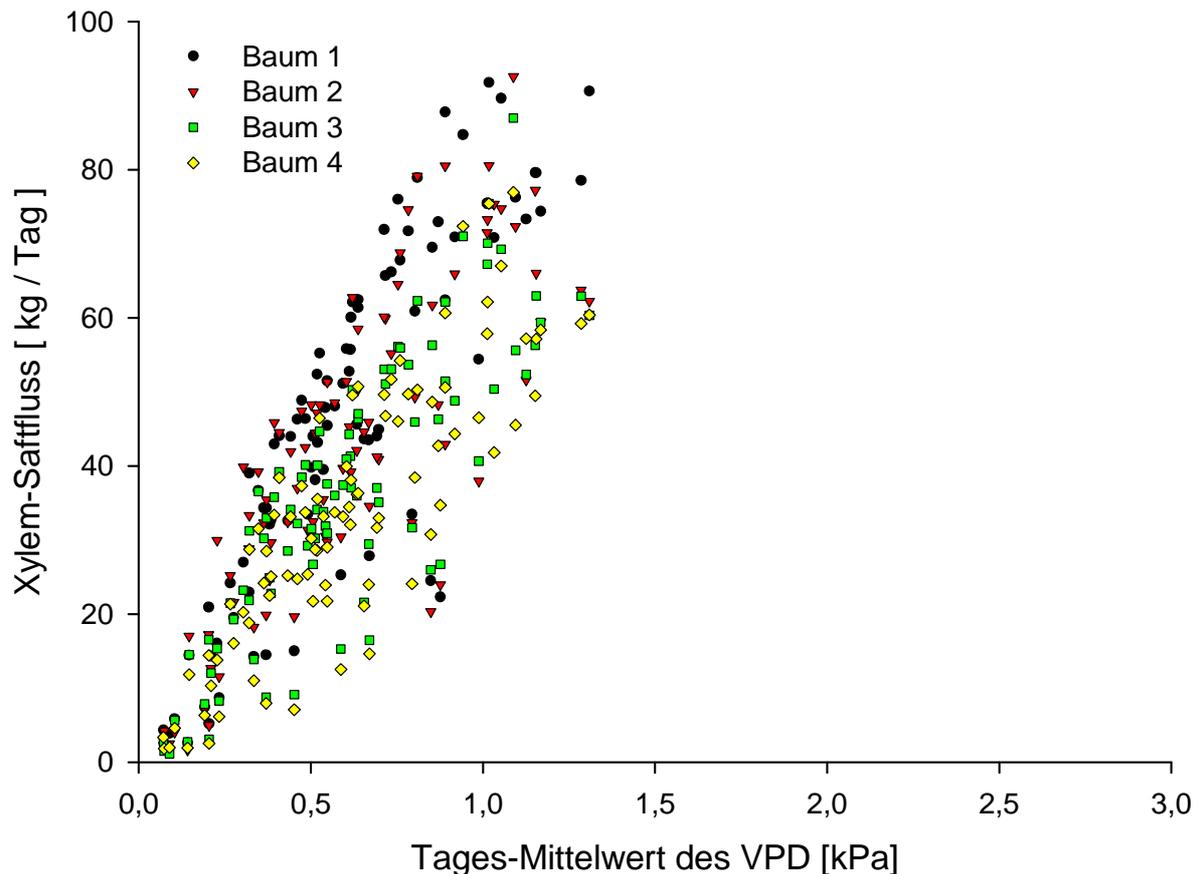


Abbildung 58: Einfluss des VPDs auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume vom 1. Mai bis 31. Juli 2001. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tages-Mittelwerte des VPDs. Der Xylem-Saftfluss zeigt eine nahezu lineare Abhängigkeit vom VPD.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Für das Jahr 2002 wurden keine Werte dargestellt, da es in diesem Jahr, wie im Klimadiagramm (Abbildung 31) ersichtlich, zu Abweichungen bei der Luftfeuchte-Messung kam, die sich auch auf die VPD-Berechnung auswirkten und so keinen Vergleich der Messungen zuließen.

Im Jahr 2003 wurden im Juni und Juli maximale VPD- sowie minimale Bodenfeuchtwerte erreicht. Insbesondere die fehlende Wasserverfügbarkeit in den Monaten Juni und Juli korreliert mit niedrigeren Xylem-Saftflussraten trotz hoher VPD-Werte (Abbildung 59 schwarz). Hier waren offenbar die Wasservorräte im Boden schon so weit erschöpft, dass im Gegensatz zum Vormonat Mai mit guter Wasserverfügbarkeit im Boden nur noch wenig Xylem-Saftfluss stattfinden konnte (vergleiche „Jahrhundertsommer“, Abbildung 38).

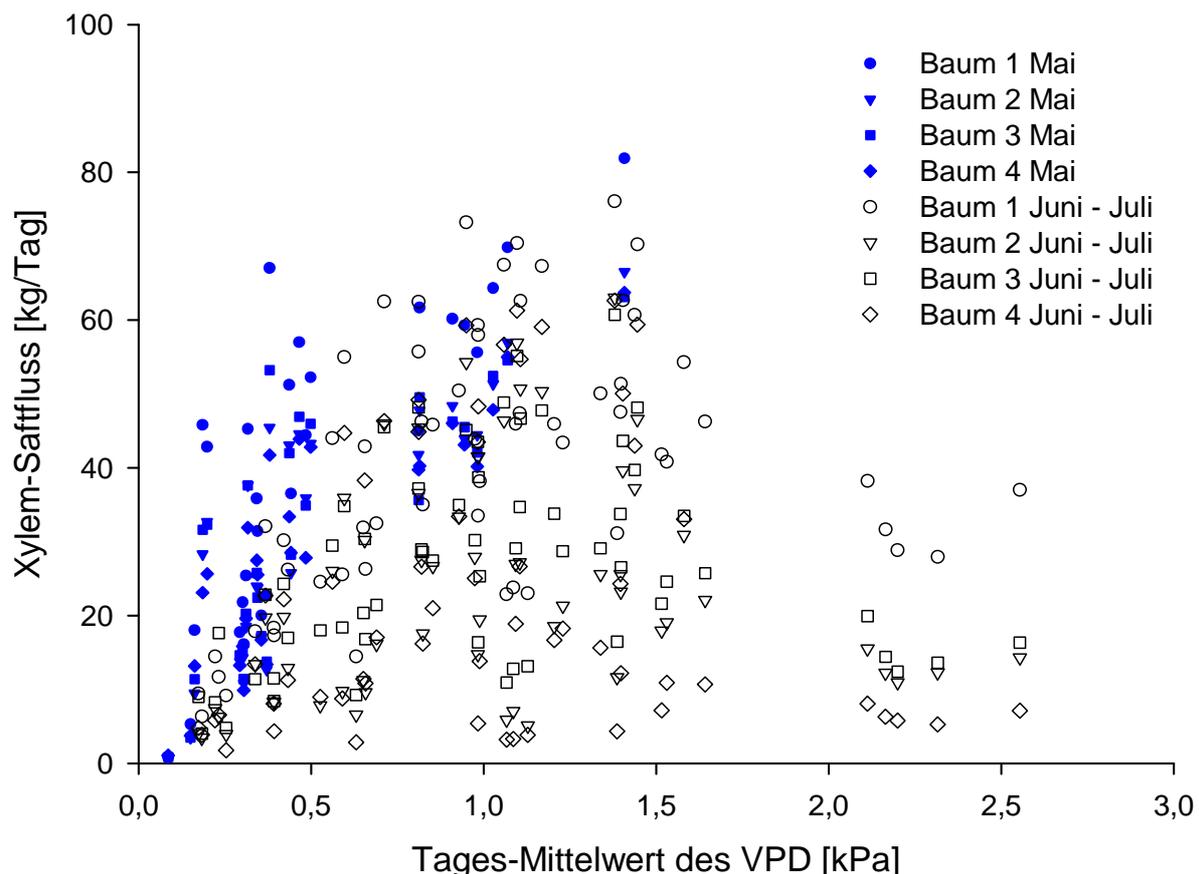


Abbildung 59: Einfluss des VPDs auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2003. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tages-Mittelwerte des VPDs. Die Messwerte für den Monat Mai sind in blauer Farbe, die für die Monate Juni und Juli in schwarz dargestellt.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Das Jahr 2004 zeigte weniger Trockenheitsextreme als das Vorjahr. In den Monaten Mai und August waren kurze Trockenphasen mit hohen VPD-Werten und geringerer Bodenfeuchte zu beobachten. Langfristige Austrocknung des Bodens konnte allerdings nicht beobachtet werden. Bei Baum 4 war allerdings schon im Juli ein starker Laubverlust erkennbar, der sich auf den Gesamtwasserumsatz und damit auch auf die VPD-Abhängigkeit des Saftflusses auswirkt (Werte entlang der x-Achse in Abbildung 60).

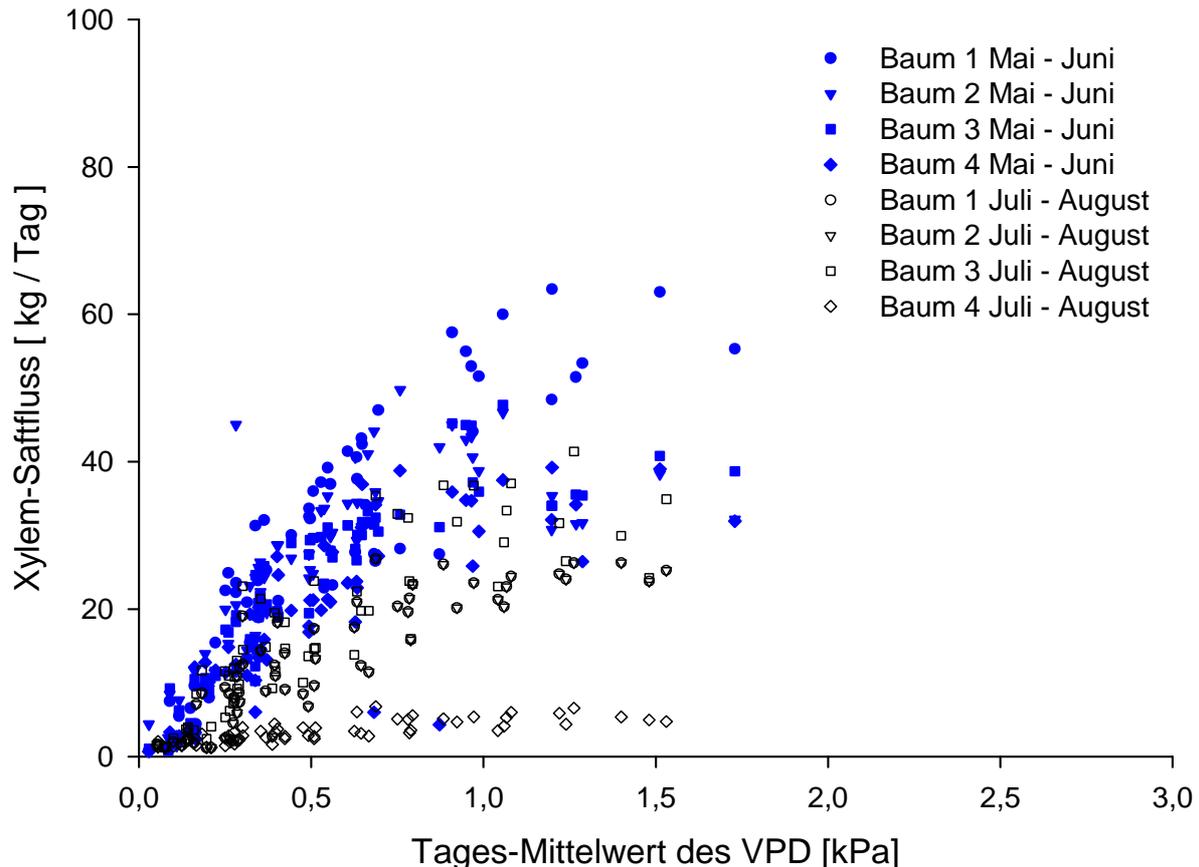


Abbildung 60: Einfluss des VPDs auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2004. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tages-Mittelwerte des VPDs. Die Messwerte für die Monate Mai und Juni sind in blauer Farbe, die für die Monate Juli und August in schwarz dargestellt.

Sehr deutlich ist die grundsätzliche Abhängigkeit des Gesamtwasserumsatzes vom VPD anhand der aufgetragenen Daten für Baum 1 in den Monaten Mai bis Juni erkennbar: Bis zu einem VPD von 1 kPa steigt der Xylem-Saftfluss nahezu linear bis auf 60 kg/Tag. Bei einem Anstieg des VPDs über 1,5 kPa ist dagegen wieder ein Rückgang des Gesamtwasserumsatzes zu beobachten. Ähnliche Abhängigkeiten des Saftflusses vom VPD waren in den Monaten Juli und August auch bei den Bäumen 2 und 3 zu beobachten.

### 3.4.5 GLOBALSTRAHLUNGSMESSUNG VERSCHIEDENER KLIMASTATIONEN IN RELATION ZUM SAFTFLUSS

Die Globalstrahlung wirkt auf verschiedene, den Xylem-Saftfluss beeinflussende Größen ein und ist damit der zentrale Parameter bei der Beobachtung von Abhängigkeiten zwischen Mikroklima und Xylem-Saftfluss. Insbesondere die Boden- und Lufttemperatur werden von der Globalstrahlung beeinflusst, wobei eine Lufttemperaturerhöhung, wie in Kapitel 2.4.3 erläutert, immer auch Auswirkungen auf das VPD und damit auf die Transpiration und infolgedessen auch auf den Xylem-Saftfluss hat.

Beim Vergleich der Saftflussgeschwindigkeiten mit dem Verlauf der Globalstrahlung in Abbildung 61 fällt auf, dass die Globalstrahlungswerte, welche in der Nähe der Stations-Baracken, etwa 250 m Luftlinie vom Standort der Bäume entfernt, auf einer unbeschatteten Freifläche aufgezeichnet wurden, eher mit den Saftflussdaten zu korrelieren sind als die direkt am Standort der beprobten Bäume aufgezeichneten (Letztere wurde etwa 20 m von den Bäumen entfernt gemessen). Am letztgenannten Aufzeichnungsstandort ergab sich das Problem einer Beschattung insbesondere durch die darüber liegende zweite Berme des Steinbruchs sowie durch Gehölze im Umkreis der Klimastation auf der ersten Berme. Eine solche Beschattung erfuhren die rund 10 m über Grund ausgebreiteten Baumkronen nicht oder in viel geringerem Ausmaß. Daher wurden im weiteren Verlauf der Auswertung der Wechselbeziehungen zwischen Umwelteinflüssen und Xylemsaftstrom vorzugsweise die Messwerte der zentralen Klimastation genutzt. Die Saftflussgeschwindigkeiten von dem im Jahr 2002 neu beprobten Baum 5 liegen mit 25 cm/h in der Größenordnung der Geschwindigkeiten, die im Vorjahr an den Bäumen 1 bis 4 beobachtet wurden. Veränderte Globalstrahlungswerte, beispielsweise Einbrüche über den Tagesgang in der Globalstrahlung am 15. und 16.8.2002, gemessen an den Baracken (Abbildung 61 oben), wirken sich dabei nur zeitlich verzögert und abgeschwächt auf den aufgezeichneten Saftfluss aus. Die Vergleichbarkeit der Messwerte von verschiedenen langen TDP-Sensoren blieb bei allen Messungen gewährleistet, denn die Verläufe der Xylemsaft-Geschwindigkeiten liegen zwar auf unterschiedlichem Niveau, reagieren aber identisch auf Änderungen der Umwelteinflüsse (hier dargestellt: die Globalstrahlung) durch Anstieg bzw. Rückgang des Xylem-Saftflusses.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

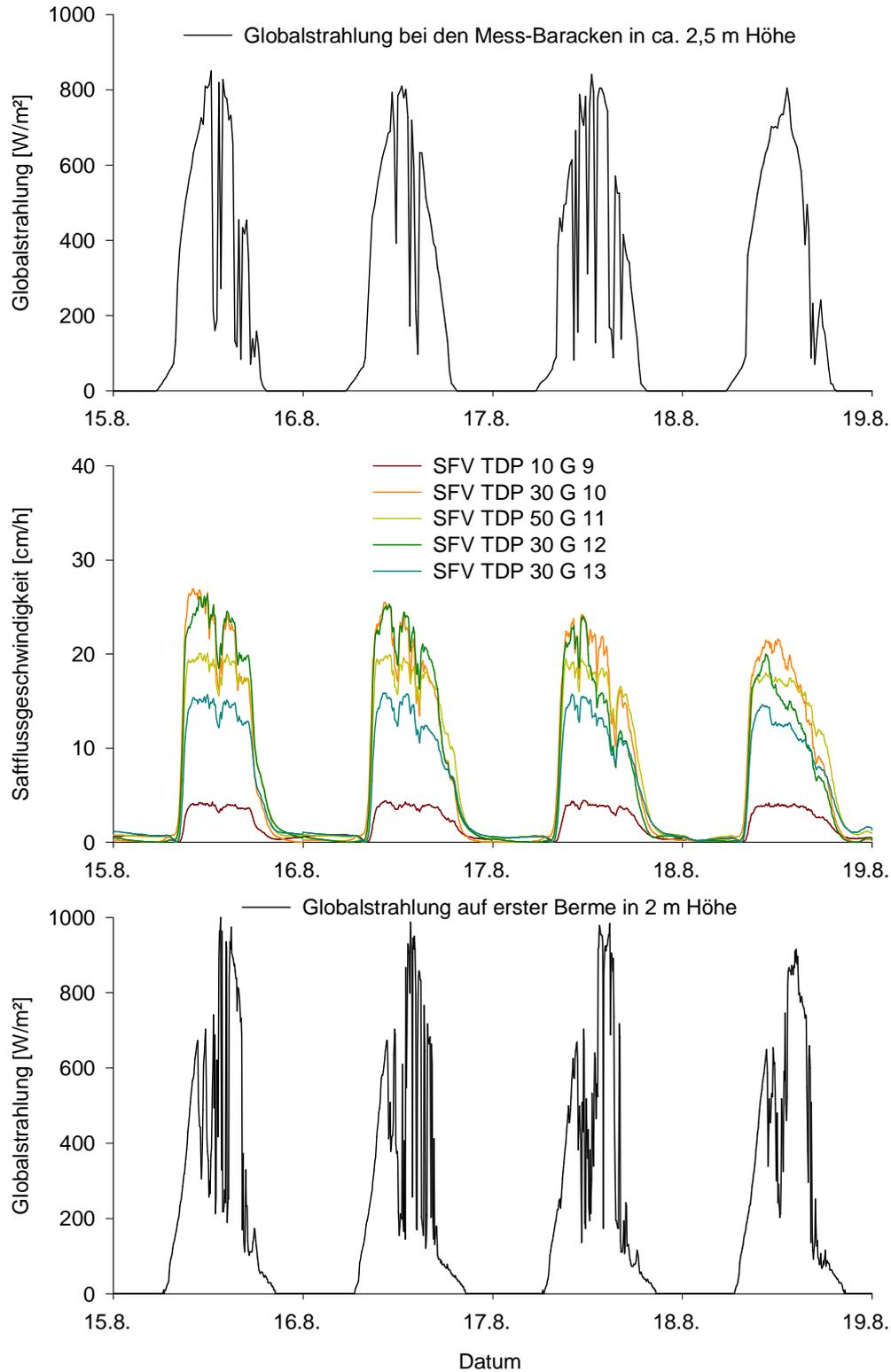


Abbildung 61: Globalstrahlung, gemessen Mitte August 2002 an den Stations-Baracken in 2,5 m Höhe (oben) und auf der Berme in 2 m Höhe (unten) sowie Saftflussgeschwindigkeiten (SFV, gemessen mit verschieden langen Sensoren der Längen 10 mm, 30 mm und 50 mm, Mitte). Die Saftflussgeschwindigkeit lässt sich deutlich besser mit der an den Baracken ermittelten Globalstrahlung korrelieren.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Der mit 10 mm Länge kürzeste Graniersensor ermittelte deutlich niedrigere Saftflussgeschwindigkeiten, da er nicht bis in den Bereich des maximalen Saftflusses vorstieß. Die 30 und 50 mm langen Einpunkt-Graniersensoren zeigten sehr ähnliche Saftflussgeschwindigkeiten, was nahe legt, dass in 30 bis 50 mm Tiefe, von der äußeren Rinde gemessen, ähnliche Saftflussgeschwindigkeiten vorherrschen. Dies wurde später durch Messungen mit Mehrfach-Graniersensoren bestätigt.

#### 3.4.6 XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VON DER GLOBALSTRAHLUNG

In Abbildung 62 bis Abbildung 65 ist der Xylem-Saftfluss gegen die Tagessummen der Globalstrahlung aufgetragen. In den Jahren 2003 und 2004 wurden wegen der starker klimatischer Unterschiede innerhalb des Messjahrs erneut die Messzeiträume getrennt dargestellt.

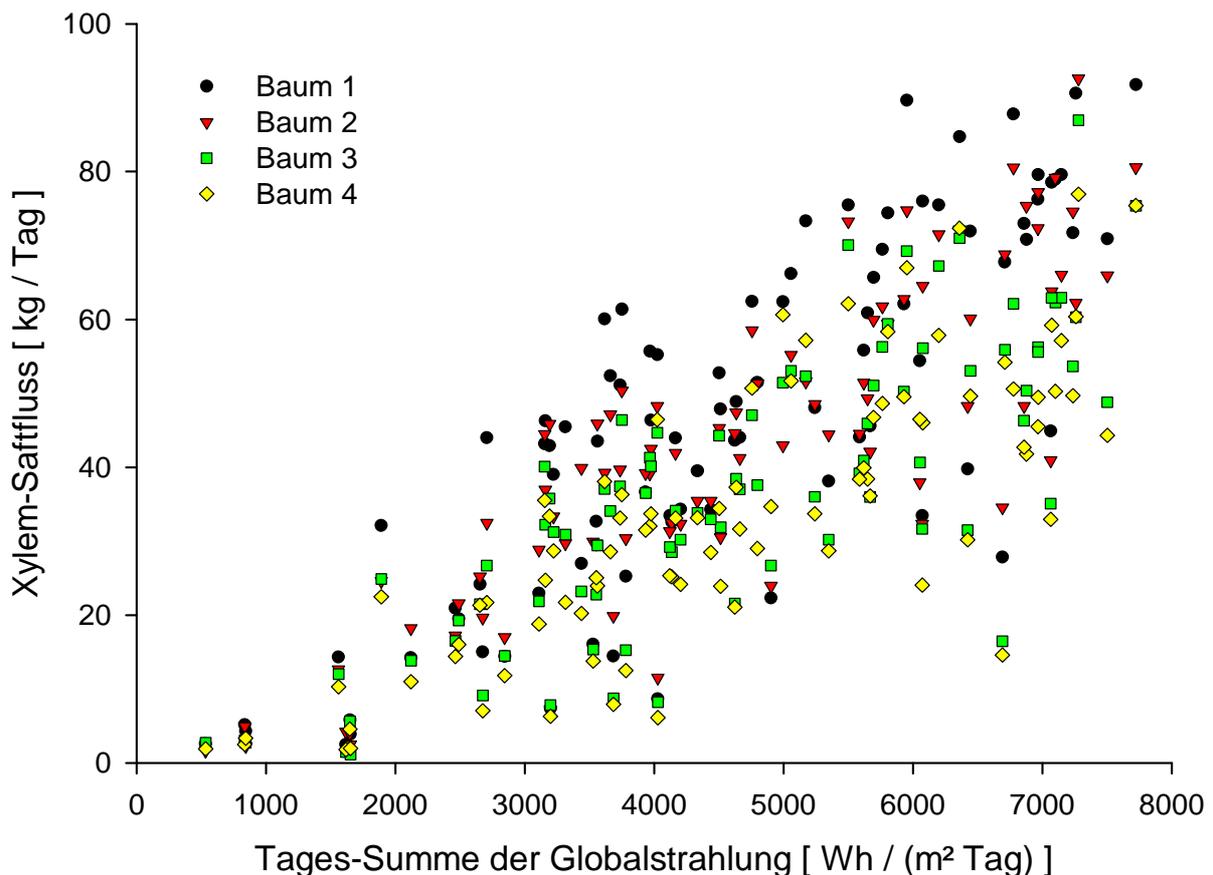


Abbildung 62: Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2001. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tagessummen der Globalstrahlung im Zeitraum 2. Mai bis 31. Juli. Die Messwerte wurden für jeden Baum nach Farbe und Form des Symbols unterschieden.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Zu Beginn der Messungen im Jahr 2001 zeigten alle untersuchten Bäume ein ähnliches Verhalten auf Veränderungen in der Globalstrahlung. Bei genauerer Betrachtung der Ergebnisse fällt auf, dass Baum 4 bei gleichen Strahlungsbedingungen den geringsten Wasserumsatz aufwies, gefolgt von Baum 3 und 2. Bei den Bäumen 1 und 2 war der maximale Wasserumsatz, über 90 kg/Tag, insbesondere bei hohen Strahlungswerten zu beobachten.

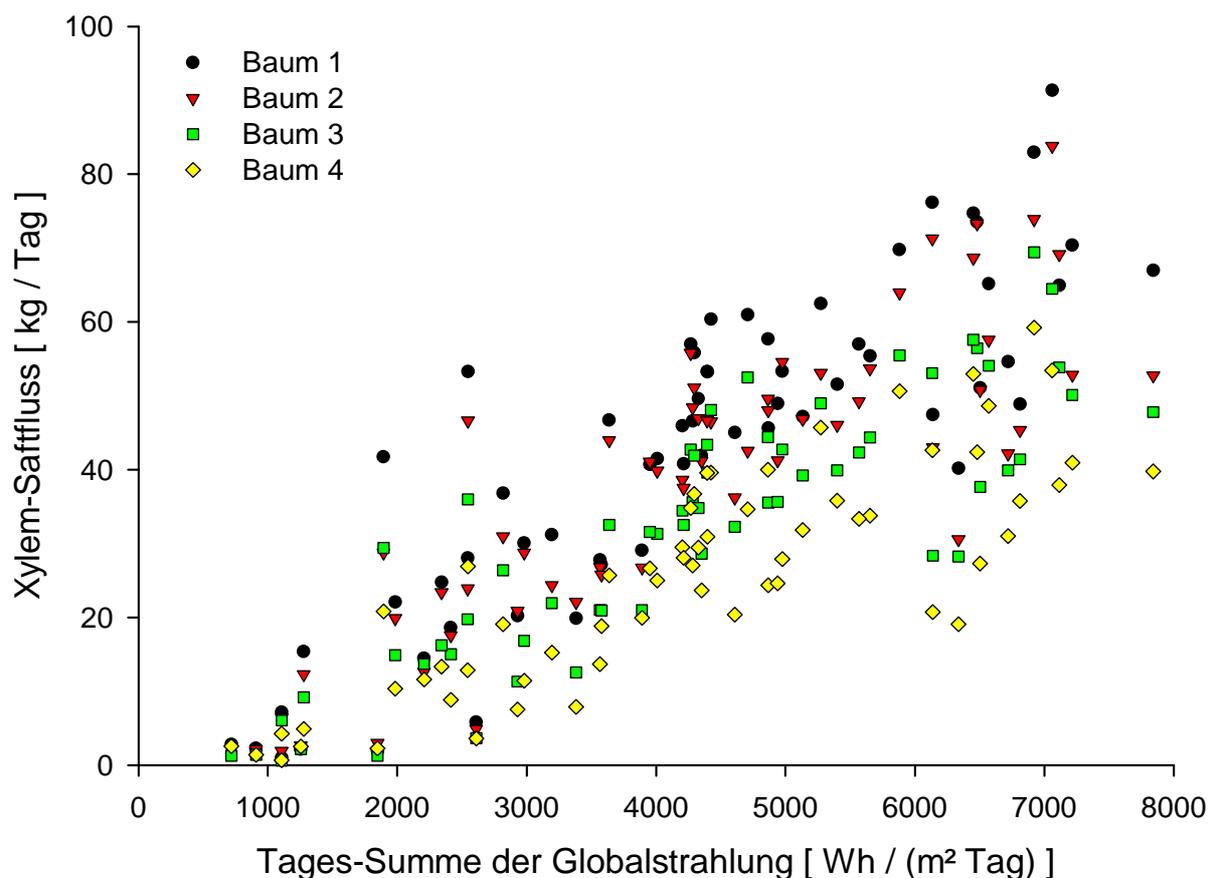


Abbildung 63 Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2002. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tagessummen der Globalstrahlung. Die Messwerte wurden für jeden Baum nach Farbe und Form des Symbols unterschieden.

Im Jahr 2002 wurde der Unterschied im Xylem-Saftfluss zwischen den untersuchten Bäumen deutlicher: Bei gleicher Abfolge der Bäume im Verhältnis Xylem-Saftfluss je Strahlung wie im Jahr 2001 (s.o.) war besonders bei Baum 4 zu beobachten, dass dieser gegenüber Baum 3 deutlich in seinem Gesamtwasserumsatz abfiel. Diese Tendenz verstärkte sich in den folgenden Jahren.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

Die Bäume 1 und 2 ähneln sich hingegen im Jahr 2002 sehr bezüglich ihres Gesamtwasserumsatzes, Baum 3 zeigte einen etwas geringeren Gesamtwasserumsatz bei starkem Strahlungseinfall. Die Grenze, bei welcher der nahezu lineare Anstieg des Wasserumsatzes in eine Sättigung bei 40 bis 80 kg/Tag je Baum übergeht, liegt bei Globalstrahlungssummen von 6000 Wh/m<sup>2</sup> und Tag.

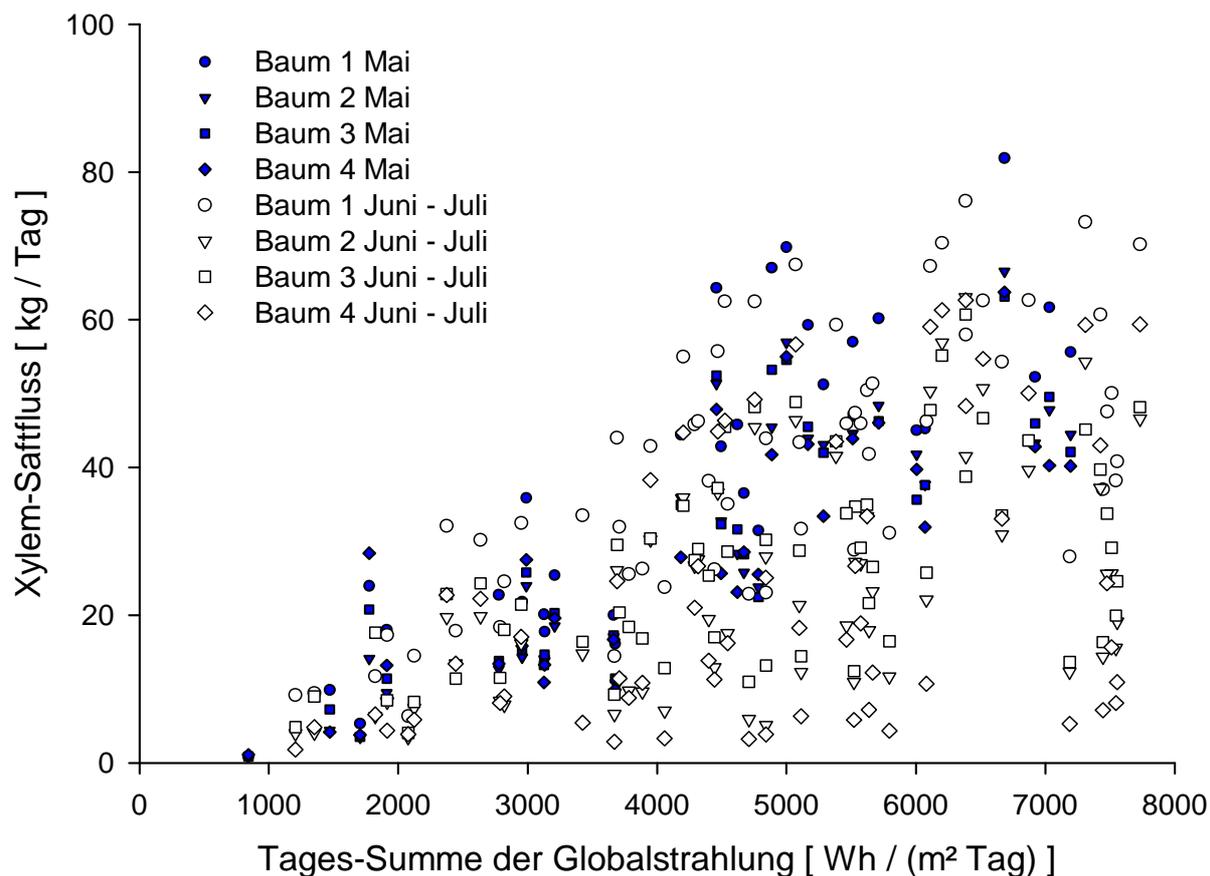


Abbildung 64: Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2003. Die Messwerte für den Monat Mai sind in blauer Farbe, die für die Monate Juni und Juli schwarz dargestellt.

Durch den ‘‘Jahrhundertssommer‘‘ im Jahr 2003 kam es im Juni und Juli zu einer starken Austrocknung des Bodens, welche die Wasserverfügbarkeit und damit den Xylem-Saftfluss stark beeinflusste (vgl. Abbildung 38). Dies machte es notwendig, zwischen zwei Phasen im Jahr 2003 zu unterscheiden:

In der ersten Phase vom 1. bis 30. Mai waren die untersuchten Bäume gut wasserversorgt, die Blätter ausdifferenziert, und es konnte bei hohen Globalstrahlungssummen ein hoher Wasserumsatz registriert werden. Im Juni und Juli ist dieser Zusammenhang aufgrund der

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM MIKROKLIMA

mangelnden Wasserverfügbarkeit nicht durchgängig zu beobachten. Besonders Baum 4 erreicht im Juni und Juli häufig nur Tageswasserumsätze unter 10 kg/Tag, wohingegen vor der Austrocknung des Bodens am gleichen Baum bei ähnlichen Strahlungsbedingungen Wasserumsätze um 40 kg/Tag beobachtet werden konnten.

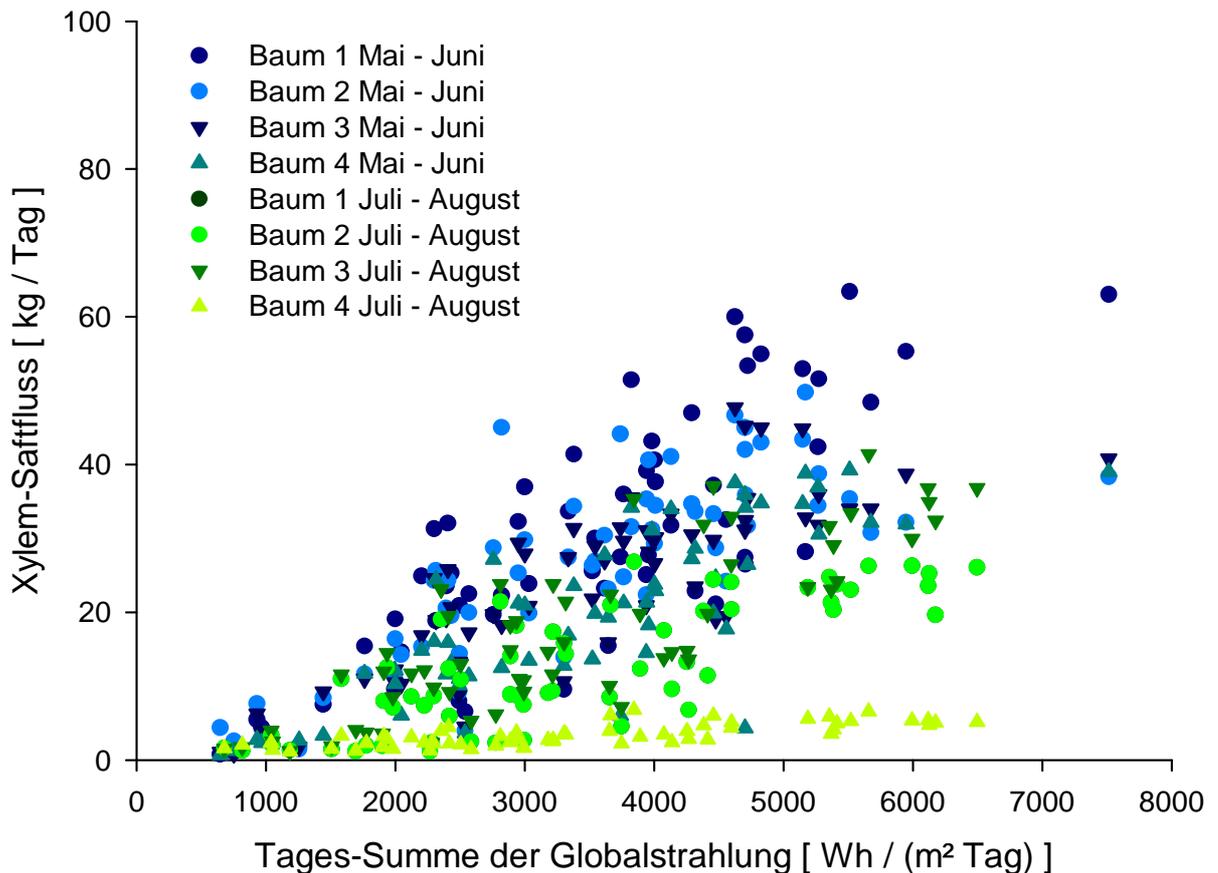


Abbildung 65: Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2004. Die Messwerte für den Monat Mai sind in blauer Farbe, die für die Monate Juni und Juli in grün dargestellt.

Obwohl das Jahr 2004 insgesamt weitaus weniger trocken und der Boden damit besser wasserversorgt war, ist auch hier eine deutliche Trennung des maximal erreichten Gesamtwasserumsatzes einerseits im Mai und andererseits im Juni bis Juli möglich.

Während in der ersten Phase vom 1. bis 30. Mai der Anstieg des Xylemsaftflusses mit der Zunahme der Globalstrahlungs-Tagessummen einhergeht, ist dies im Juni und Juli weniger deutlich ausgeprägt. Ein Grund dafür kann allerdings auch die Veränderung der Xylem-Leitfähigkeit durch die Ende Juni erfolgte Bohrkernentnahme sein.

### 3.5 XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

#### 3.5.1 XYLEM-SAFTFLUSSGESCHWINDIGKEITEN AN VERSCHIEDENEN STELLEN DES STAMMES

Bei der Messung der Xylem-Saftgeschwindigkeit in den Jahren 2000 bis 2004 an verschiedenen Stellen des Stammes in derselben Höhe (1,8 m) zeigten alle Sensoren eine hohe und gleichförmige Synchronisation des Xylem-Saftflusses mit der Globalstrahlung (Abbildung 67 bis Abbildung 70). Es ergaben sich aber zum Teil deutliche Unterschiede bei den absoluten Saftflussgeschwindigkeiten (Abbildung 66). Im Jahr 2000 wurden die höchsten Saftflussgeschwindigkeiten vom Sensor 30 cm oberhalb der Sauerstoffoptode bzw. des Bohrlochs, welches den Zugang zum Xylem unter Wasser ermöglichte, gemessen. Die maximale Saftflussgeschwindigkeit an dieser Stelle war etwa zweimal so hoch wie die an den anderen Sensoren. Dies weist darauf hin, dass der Saftfluss durch die experimentelle Manipulation des Xylems sicher nicht nachhaltig unterbrochen wurde.

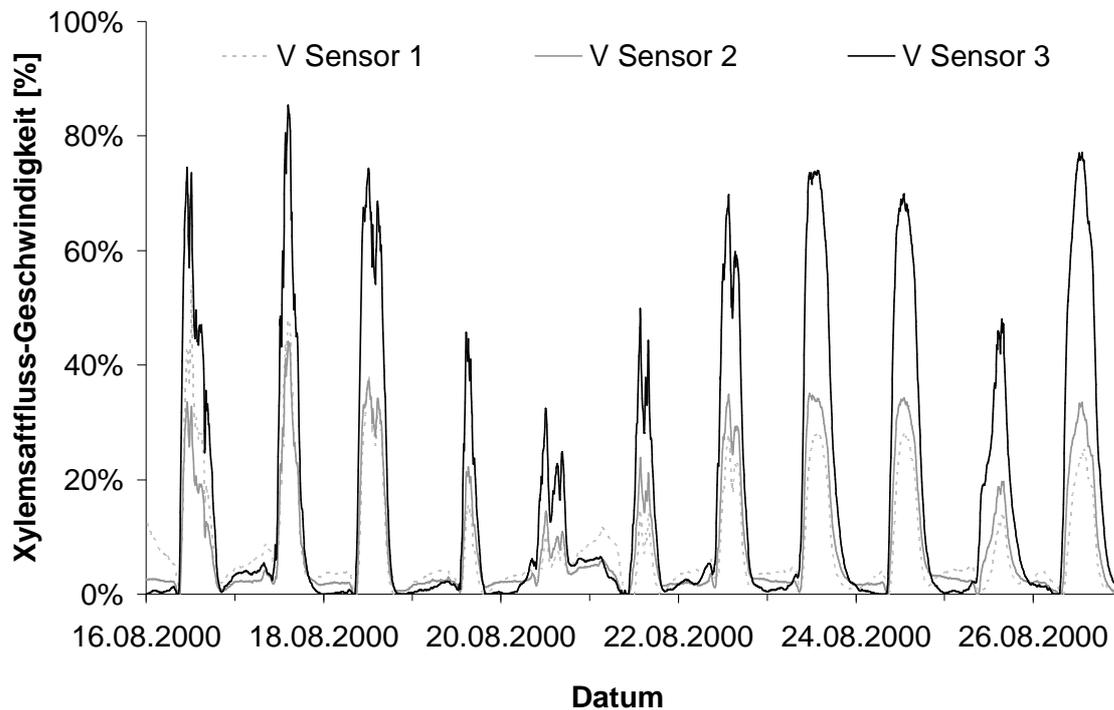


Abbildung 66: Unterschiedliche Saftflussgeschwindigkeiten, gemessen von drei Granier-Sensoren (TDP 30: 30 mm Länge), welche im 120°-Winkel zueinander in 1,8 m Höhe montiert wurden. Sensor 3 war oberhalb des Bohrlochs installiert, über welches Sensoren zur Sauerstoffmessung im Stamm appliziert wurden.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

Der qualitative Befund aus dem Jahr 2000 gilt auch während der Messperiode 2001 für alle untersuchten Gehölze (vgl. Abbildung 66 und Abbildung 67). An Tagen mit geringem Strahlungseinfall ist zudem ein stärkerer Unterschied bei den Saftflussgeschwindigkeiten an verschiedenen Messpositionen zu beobachten (deutlich am 28. und 29.5.2001 in Abbildung 67) als an Tagen mit stärkerer und homogener verteilter Globalstrahlung (gleiche Abbildung). Im letztgenannten Fall kann auch für die Verhältnisse am Wuchsort der Bäume von einem homogeneren Strahlungseinfall und damit von einer homogeneren Transpiration der Birkenblätter ausgegangen werden.

Insgesamt waren die Saftflussgeschwindigkeiten an den in den Jahren 2001 bis 2004 beprobten Bäumen einander recht ähnlich. Die dort aufgezeichneten Werte unterscheiden sich jedoch deutlich, vergleicht man sie mit denen des im Jahre 2000 untersuchten Einzelbaums (Abbildung 49). Dies mag zum einen auf das etwas höhere Alter des im Jahre 2000 beprobten Baumes und zum anderen auf den Umstand zurückzuführen sein, dass dieser Einzelbaum nicht wie die in den Jahren 2001 bis 2004 untersuchten Bäume im lockeren Verband wächst, sondern sowohl im Kronen- als auch im Wurzelbereich des Eschen-Schluchtwalds mit Eschen gleicher Wuchshöhe um Licht und Wasser konkurriert.

#### **3.5.2 XYLEMSAFTFLUSS-GESCHWINDIGKEITEN VERSCHIEDENER BIRKEN IM JAHR 2001**

Da im Jahre 2001 Granier-Saftflussmessungen an vier verschiedenen Bäumen gleichzeitig stattfanden, ist ein Vergleich der Saftflussgeschwindigkeiten verschiedener Birkenindividuen möglich. Zu diesem Zweck und um möglichen Messwertabweichungen einzelner Sensoren und damit der entsprechenden Stammsektoren zu begegnen, wurden die Messwerte von jeweils drei Graniersensoren, die kreisförmig im 120°-Winkel um einen Baum herum angeordnet waren, gemittelt (vgl. Tabelle 4).

Alle untersuchten Bäume reagierten sehr gleichförmig auf die Globalstrahlungs- und VPD-Schwankungen, die maximal erreichten Saftflussgeschwindigkeiten waren jedoch unterschiedlich. Während die Bäume 1 und 2 mit sehr ähnlichem Umfang (55 und 57 cm), deren Standort 2,5 m auseinander lag, sehr ähnliche Saftflussgeschwindigkeiten aufwiesen, wichen die Xylem-Saftflussraten von Baum 3 nach oben und von Baum 4 nach unten ab (Abbildung 67 und Abbildung 68).

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

Setzt man die maximale Xylem-Saftflussgeschwindigkeit von Baum 3 als 100%, so erreichten die Bäume 1 und 2 während der ersten zwei Juniwochen 2001 71% und 65%, Baum 4 hingegen lediglich 53% der maximalen Saftflussgeschwindigkeiten (Abbildung 69 und Abbildung 70). Einen gewissen Einfluss mag hierbei die schlechtere Wasserversorgung der Bäume 1 und 2 an ihrem Wuchsort gehabt haben. Wie in Abbildung 69 deutlich zu erkennen ist, waren die Bodenfeuchtwerte für die Bäume 1 und 2 etwas geringer als die für Baum 3. Baum 4 hingegen war besser wasserversorgt als Baum 3 und besaß mit 60 cm gegenüber 42 cm bei Baum 3 einen deutlich größeren Stammumfang. Es ist zu vermuten, dass dieser Baum 4 weit weniger vital war. Er zeigte bei einsetzender herbstlicher Seneszenz bereits früher als die anderen Birken einen viel stärkeren Blattverlust und fiel verglichen mit den anderen Birken dieses Standorts durch mehr unbelaubte Äste auf.

Standortbedingt lagen im Jahr 2001 offenbar bei keinem Baum schwerwiegende Limitierungen der Wasserumsätze durch die Wassernachlieferung aus dem Boden vor, selbst Ende Juni 2001 (Abbildung 70), als die Bodenfeuchte bei den Bäumen 1 – 3 bei unter 10 Volumenprozent lag, waren die Saftflussgeschwindigkeiten maximal (bei Baum 3 kurzzeitig maximal 38,4 cm/h).

# ERGEBNISSE

## XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

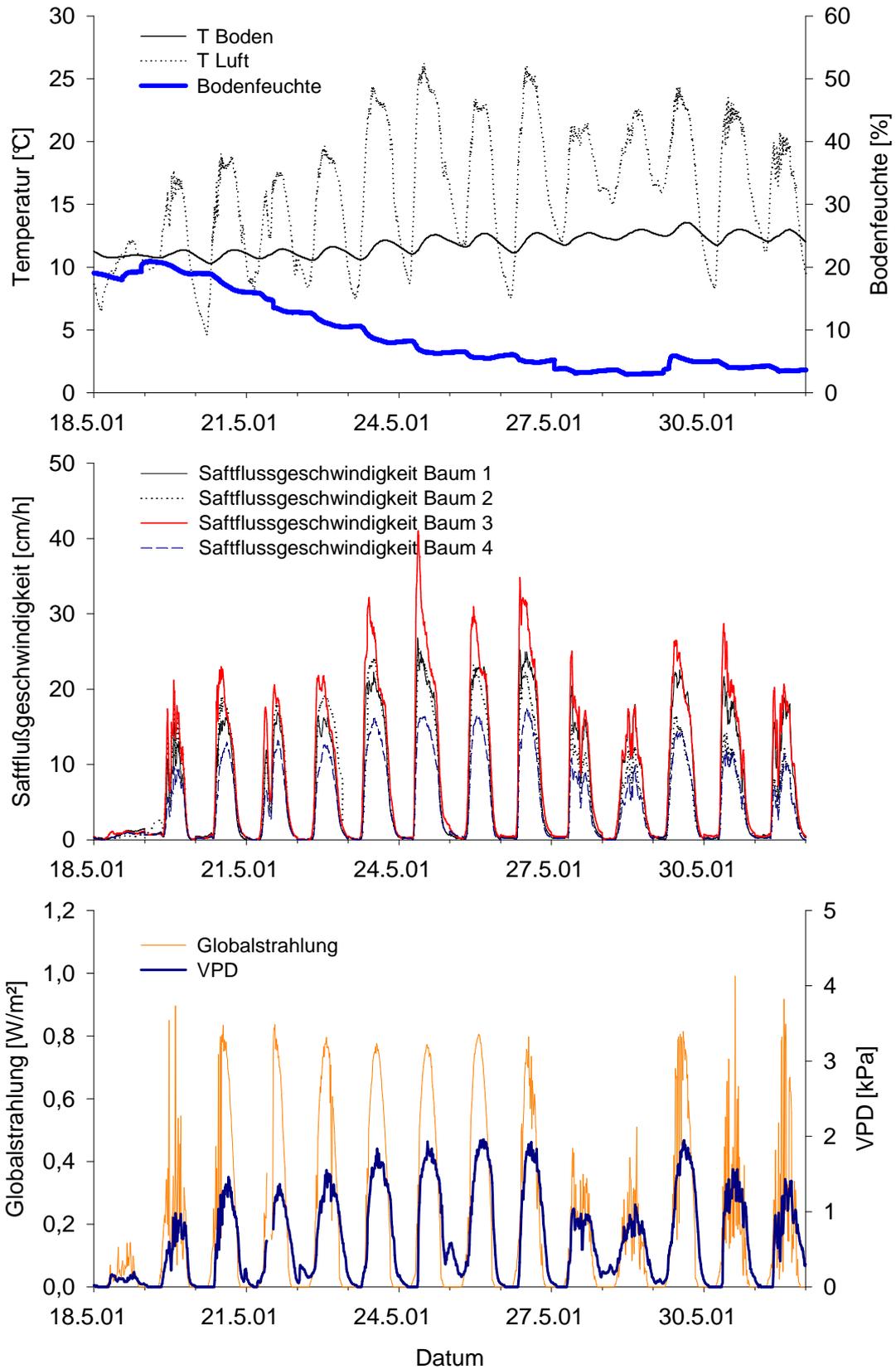


Abbildung 67: Xylem-Saftfluss im Mai 2001. Die Saftflussgeschwindigkeit ist direkt mit der Globalstrahlung und dem VPD korreliert. Temperaturen wurden am Stamm und in den oberen 5 cm des Bodens neben Baum 3 gemessen. Die starke Abnahme der Bodenfeuchte führt nur zu einem geringen Absinken der Saftflussgeschwindigkeiten (21.-27.5.2001).

# ERGEBNISSE

## XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

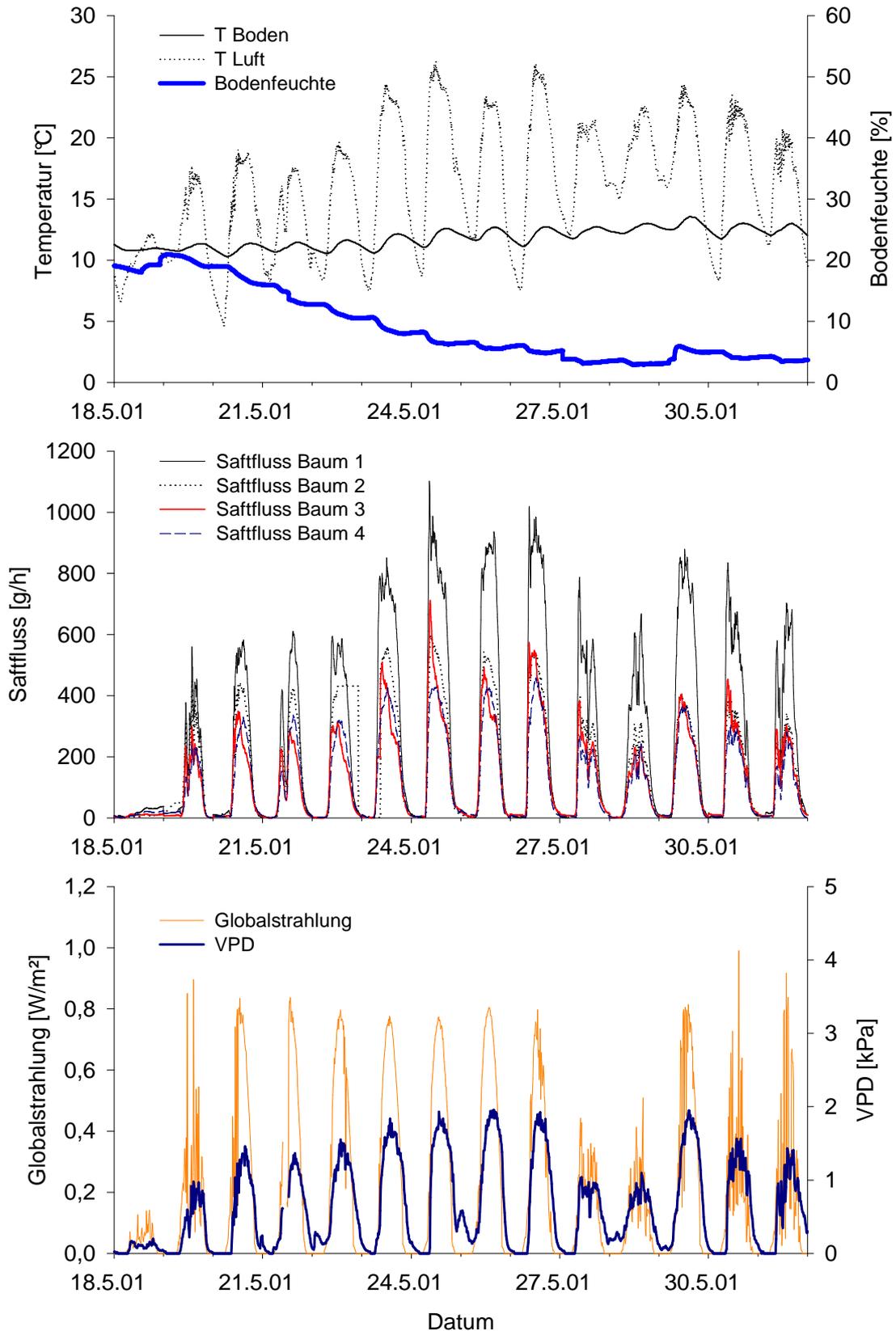


Abbildung 68: Xylem-Saftfluss im Mai 2001. Hier wurden die Geschwindigkeiten anhand der spezifischen saftleitenden Fläche in Saftflussraten [g/h] umgerechnet. Aufgrund seines größeren Umfangs zeigt Baum 1 in der Summe die höchsten Saftflussraten.

ERGEBNISSE  
XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

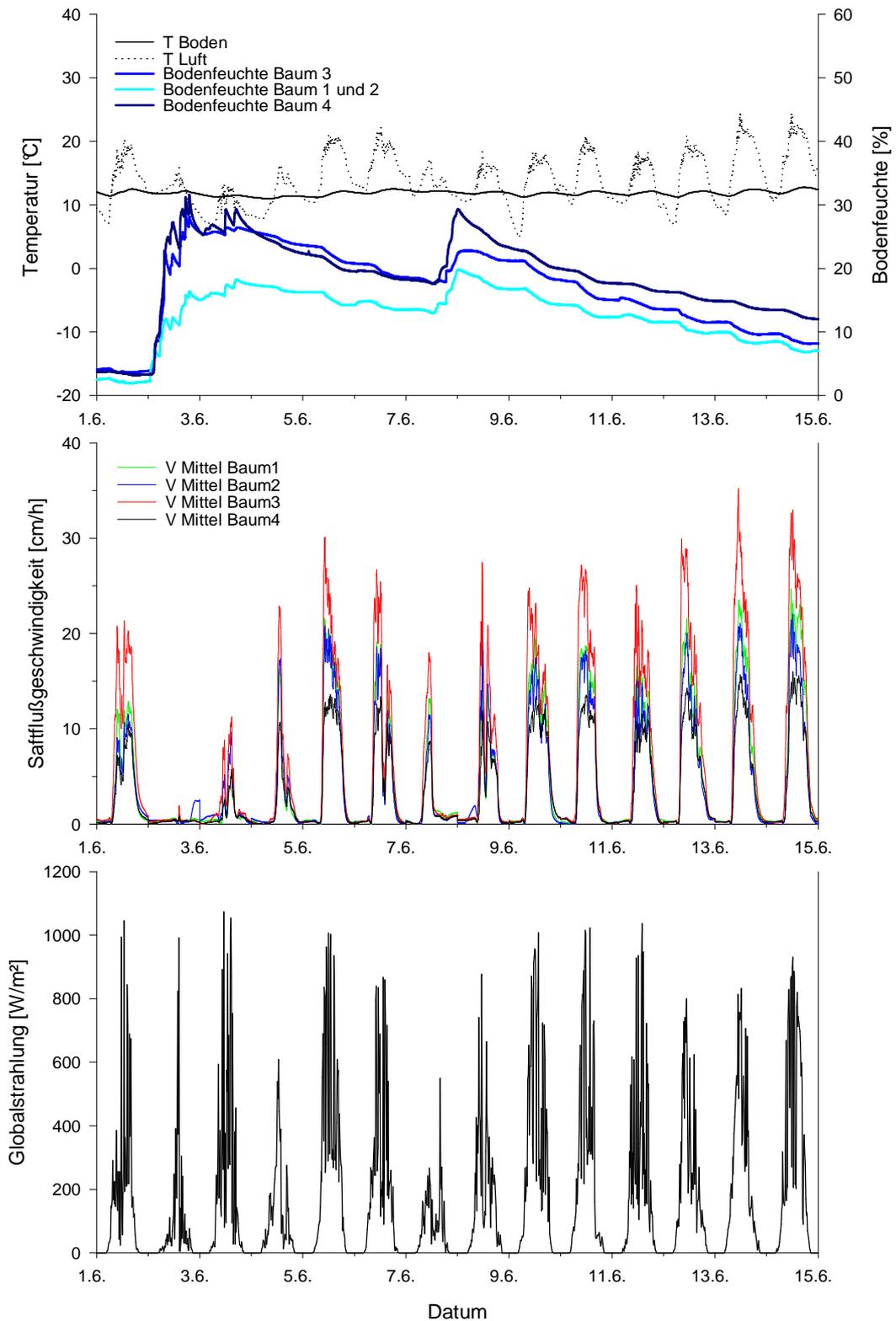


Abbildung 69: Globalstrahlung, Bodenfeuchte, Boden- und Lufttemperaturen sowie Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten der vier im Jahr 2001 untersuchten Bäume (jeweils Mittelwerte der drei im 120°-Winkel zueinander am Stamm angeordneten Granier-Sensoren) zwischen dem 1. und 15. Juni 2001. An Baum 3 wurden die höchsten Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten gemessen.

# ERGEBNISSE

## XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

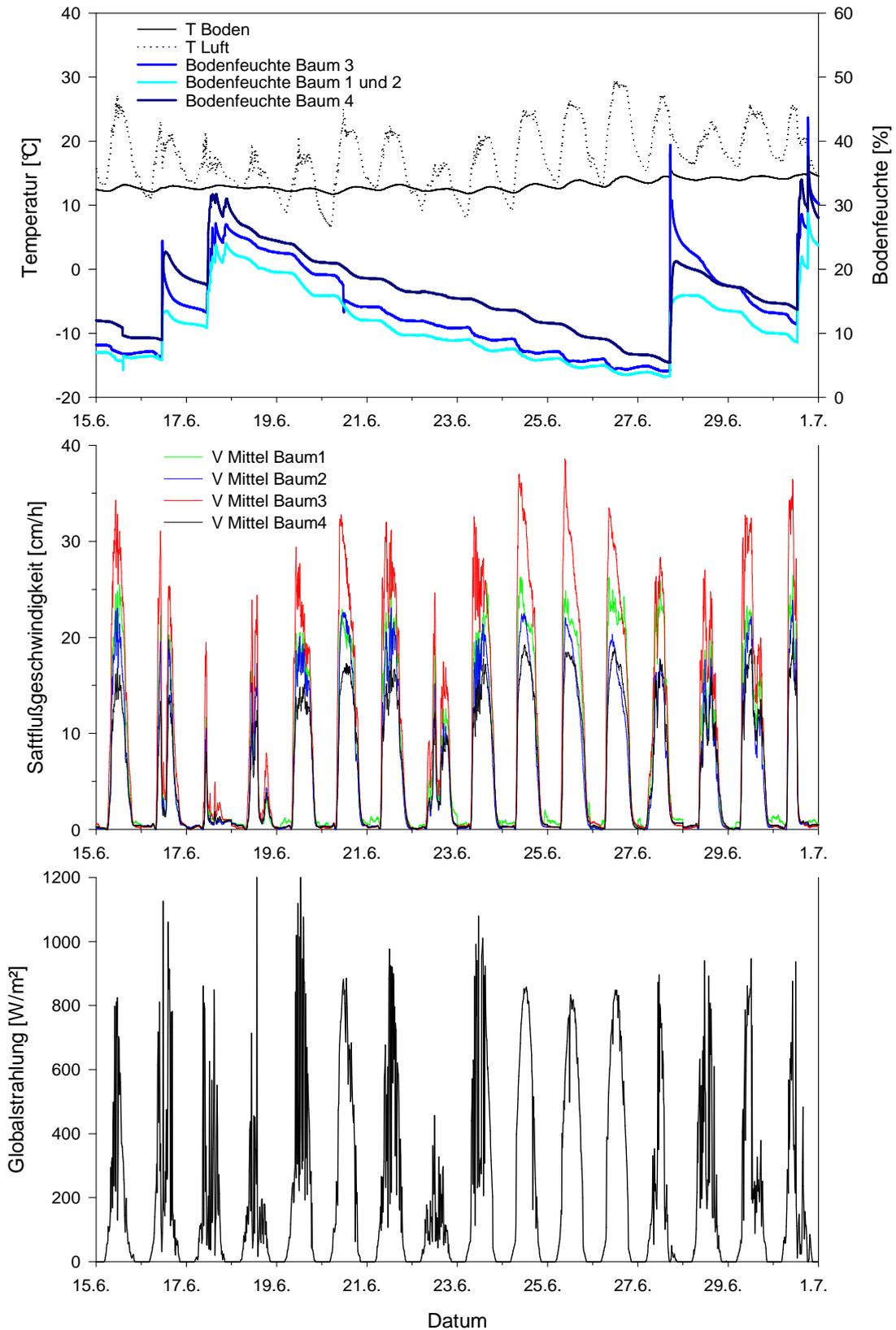


Abbildung 70: Globalstrahlung, Bodenfeuchte, Boden- und Lufttemperaturen sowie Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten der vier im Jahr 2001 untersuchten Bäume (jeweils Mittelwerte der drei im 120°-Winkel zueinander am Stamm angeordneten Granier-Sensoren zwischen dem 15. und 30. Juni 2001).

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

#### 3.5.3 VERGLEICH VERSCHIEDENER METHODEN ZUR BESTIMMUNG DES XYLEM-SAFTFLUSSES 2003

Zur Überprüfung und Absicherung der mit Graniersensoren bestimmten Absolutwerte der Xylem-Saftflussraten wurde der Wasserumsatz im Jahr 2003 gleichzeitig mit zwei verschiedenen Typen der Graniermessung (Einzelpunkt- und Vierpunktmessungen) sowie mit der nichtinvasiven Saftflussmanschetten-Messmethode bestimmt. Eine Übersicht über einen Teil der Messergebnisse (Vierpunkt- und Manschettenmessungen) ist in Abbildung 71 zusammengestellt.

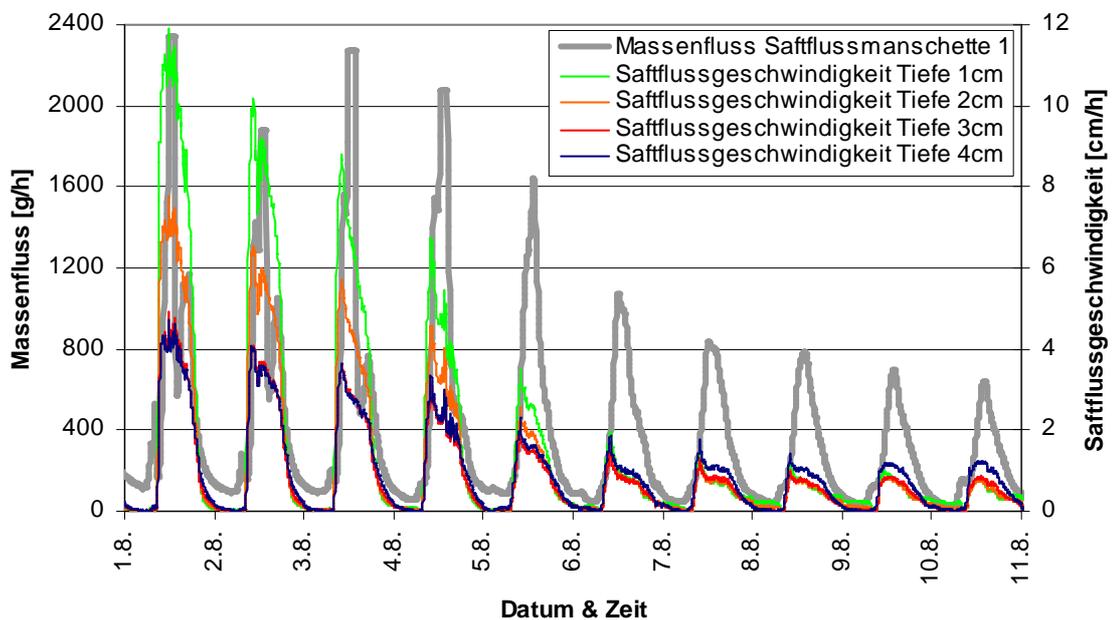


Abbildung 71: Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten in vier unterschiedlichen Xylemtiefen (1 bis 4 cm) verglichen mit der Massenflussrate des Xylemsafts, welche mit Hilfe der *stem heat balance* – Methode ermittelt wurde (Baum 8, Sensor 4, Manschette 1, 2003)

Der Beginn des Saftflusses am Morgen wurde mit den Methoden der Granier-Saftflussmessung sowie über die *stem heat balance* – Methode als synchron einsetzend ermittelt. Der weitere Verlauf des Wassertransport-Musters im Xylem lässt sich jedoch nicht komplett synchronisieren. Das Nachlassen des Saftflusses am frühen Abend sowie die Phasen ohne Saftfluss wurden wieder als annähernd gleichzeitig ermittelt.

Geringe Massenflussraten, die in den Nächten der ersten Augustwoche 2003 scheinbar messbar waren, können bei der *stem heat balance* Methode als Artefakt gedeutet werden, wenn, wie es hier der Fall ist, ein nahezu linearer Zusammenhang zwischen den nächtlich

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

aufeinander folgenden Saftflussraten besteht. Unter diesen Umständen kann der bestimmte minimale Ksh-Wert (siehe Methodenteil) geringfügig vom tatsächlichen Ksh-Wert abweichen. Hier ist nicht auszuschließen, dass beispielsweise Klimafaktoren die Messung der Massenflussrate mit beeinflussen und zu Abweichungen der Messwerte führen.

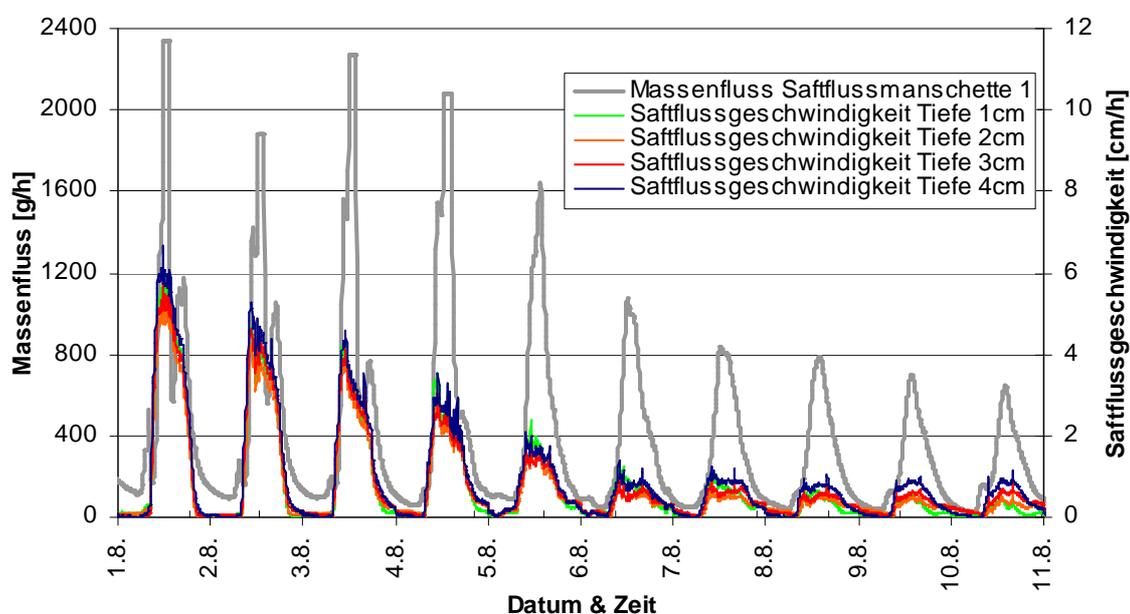


Abbildung 72: Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten in vier unterschiedlichen Xylemtiefen verglichen mit der Massenflussrate des Xylemsafts, welche mittels der stem heat balance – Methode ermittelt wurde (Baum 8, Sensor 3, Manschette 1, 2003)

Die sektorale und radiale Verteilung der Saftflussgeschwindigkeiten, ermittelt mit zwei im 90°-Winkel zueinander installierten Vierfach-Graniersensoren 3 und 4 (Abbildung 71, Abbildung 72) zeigte deutliche Unterschiede. Während im radialen Sektor von Sensor 3 (Abbildung 72) bis in die Tiefe eine homogene Verteilung der Saftflussgeschwindigkeiten anzutreffen war, konnte im Bereich von Sensor 4 eindeutig eine stärkere Saftleitung im äußeren Xylembereich ermittelt werden.

Eine Bestimmung der Xylem-Massenflussraten erfolgte, zur besseren Übertragbarkeit auf die Bäume 1 – 7, anhand der Messwerte, welche mit fünf Einpunkt-Graniersensoren gesammelt wurden. Auch hier wurde durch Anfärbung die Ausprägung des saftleitenden Xylems untersucht. Bei diesem Jungbaum (Baum 8) war das gesamte Xylem saftleitend, die ersten 20 mm zeigten jedoch eine besonders intensive Färbung bei allen Bohrkernen und damit eine sehr ausgeprägte Xylemsaftleitung in diesem Bereich (Abbildung 40).

## ERGEBNISSE

### XYLEM-SAFTFLUSS-MESSUNGEN IM DETAIL

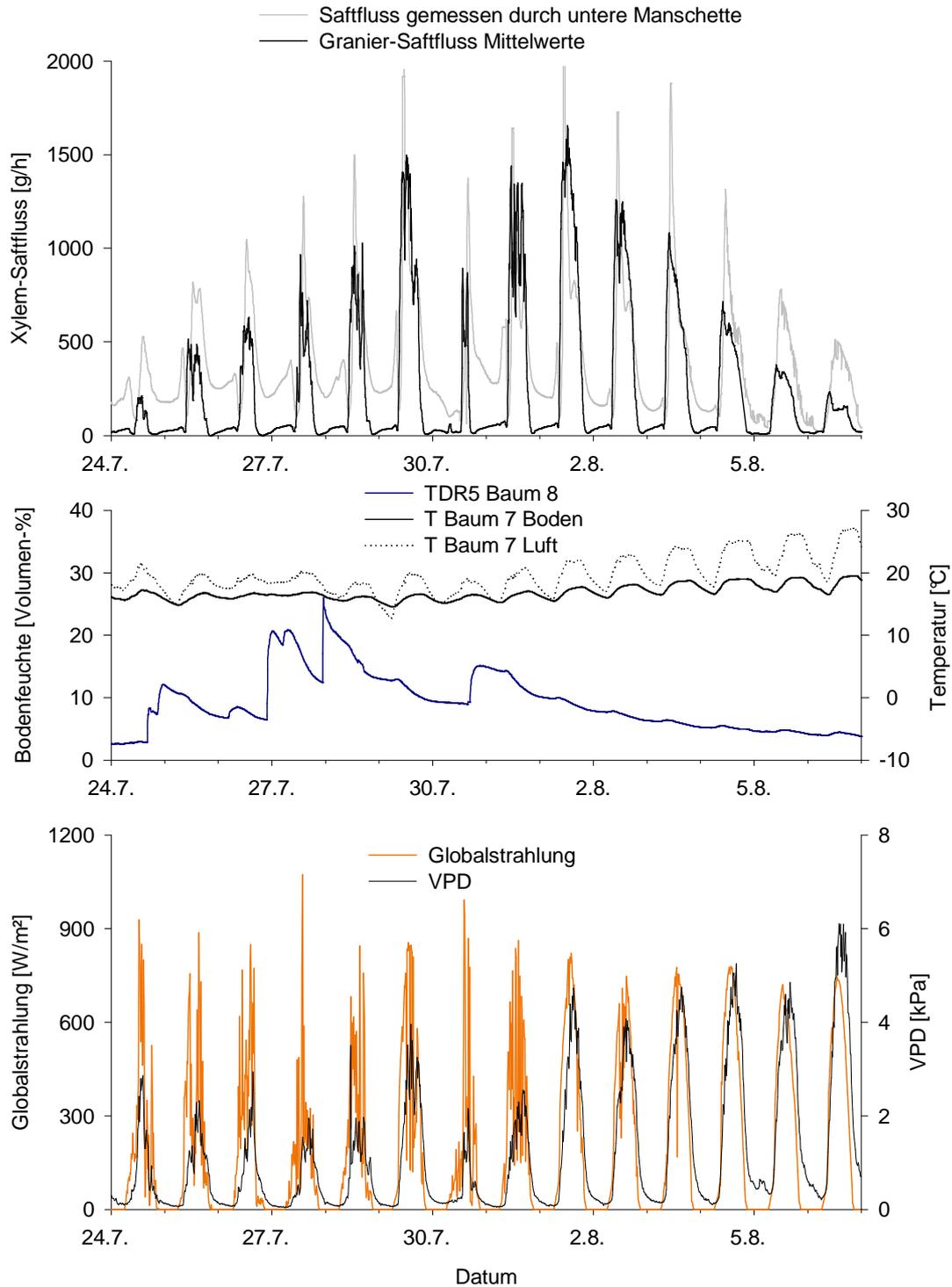


Abbildung 73: Vergleich der Xylem-Saftflussbestimmung mit Hilfe von Graniersensoren (Mittelwert aus vier im 90°-Winkel angeordneten Sensoren der Länge 30 mm) und Saftflussmanschetten (oben, es wurden nur die Messwerte einer Manschette aufgetragen). Zusätzlich dargestellt sind Bodenfeuchte und Temperaturen (Mitte) sowie Globalstrahlung und VPD (unten) im Juli – August 2003. Für die Temperaturmessung wurden die Messwerte des benachbarten Baums 7 genutzt. Im Monat der Beprobung wurden sehr hohe VPD-Werte erreicht.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-WASSERPOTENTIAL

Allgemein fällt Baum 8 auch dadurch auf, dass er bei geringerer Bodenfeuchte (um 5 Volumenprozent) trotz hoher VPD-Werte nur noch geringe Wasserumsätze zeigt (Abbildung 73), unter ähnlichen Bedingungen war bei den Bäumen 1 bis 7 kein oder lediglich ein geringer Rückgang des Xylem-Saftflusses zu beobachten. Allerdings besaßen diese Bäume einen deutlich größeren Stammumfang und damit eine höhere Wasserspeicherkapazität.

### 3.6 XYLEM-WASSERPOTENTIAL

Im Jahr 2001 fanden im Zeitraum 21.8. bis 30.10.2001 zusätzlich zu Mikroklima- und Saftflussmessungen Aufzeichnungen des Xylem-Wasserpotentials statt. Die Ergebnisse dieser Wasserpotential-Messkampagne sind in Abbildung 74 zusammengefasst. Hier fallen die trocken-warmen Tage vom 24.8. bis 26.8. mit einem für den Standort besonders hohen Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD) um vier Kilopascal sowie die Tage zwischen dem 30.8. und 3.9. mit niedrigen VPD-Werten um ein Kilopascal auf. Am 27.8., 31.8. und 3.9.2001 kam es durch kurze Niederschläge zu einer leichten Steigerung der Bodenfeuchte, welche durch die vorherige Trockenphase unter 10 Volumenprozent gesunken war. Die Tagesgänge des 26.8. und des 30.8.2001 wurden zur Detailbetrachtung ausgewählt und sind in den folgenden Diagrammen vergrößert dargestellt.

Deutlich zu erkennen ist, dass vor Einsetzen des Saftflusses ein Anstieg des Wasserpotentials erfolgte, am 26.8.2001 beispielsweise um 7 Uhr morgens (in Abbildung 75 zu erkennen), während ein Anstieg der Xylemsaftfluss-Messwerte erst ab 9 Uhr zu beobachten war.

Im Gegensatz zum 26.8. wurden am 30.8.2001 deutlich geringere VPD-Werte (um 1 kPa) erreicht (Abbildung 76). Nichtsdestotrotz ging auch hier ein Anstieg des Wasserpotentials dem Einsetzen des Saftflusses voraus. Die predawn-Werte des Wasserpotentials waren hingegen in beiden Tagesgängen ähnlich, sie lagen zwischen -0,25 und -1,0 MPa. Bei der Betrachtung der positiven Messwerte von Psychrometer 2, welches weniger negative Wasserpotentiale als Psychrometer 1 registrierte, muss berücksichtigt werden, dass die Formel zur Berechnung des Wasserpotentials nur im Bereich von 0 bis -7 MPa angewandt werden kann. Im positiven Messbereich sind also Ungenauigkeiten bei der Berechnung des Wasserpotentials möglich, bei Psychrometer 2 ist demnach nur ein Messwert-Trend erkennbar.

ERGEBNISSE  
XYLEM-WASSERPOTENTIAL

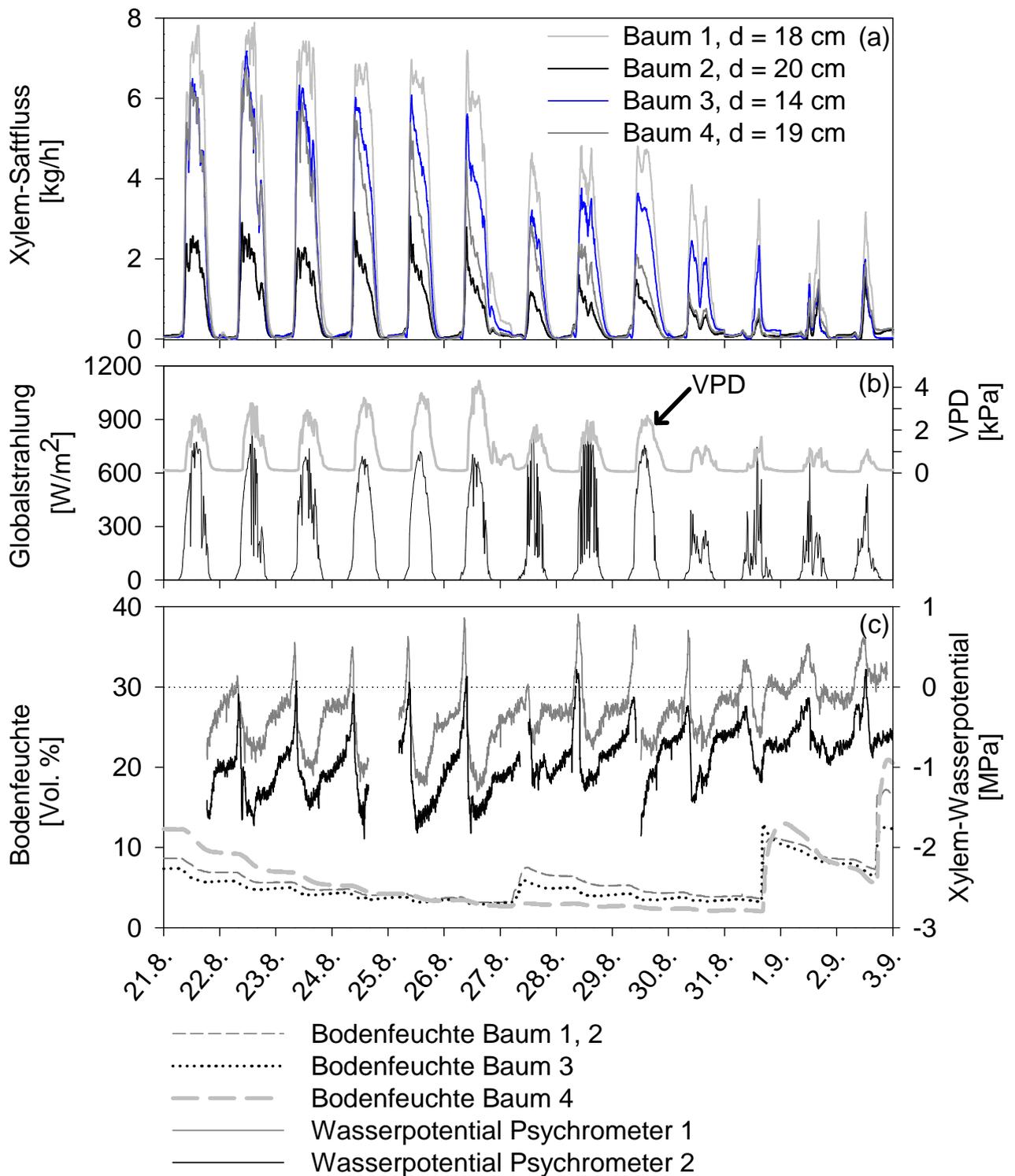


Abbildung 74: Xylem-Saftfluss, Globalstrahlung, VPD, Xylem-Wasserpotential und Bodenfeuchte. Die Messwerterfassung der Globalstrahlung und des VPDs fanden an der zentralen Klimastation statt. Xylem-Saftfluss und Bodenfeuchte wurden für alle vier in diesem Jahr untersuchten Bäume getrennt erfasst. Das Xylem-Wasserpotential wurde an Baum 3 in 2 m und 2,5 m Höhe gemessen. Die Durchmesser (d) der vier untersuchten Bäume sind angegeben.

ERGEBNISSE  
XYLEM-WASSERPOTENTIAL

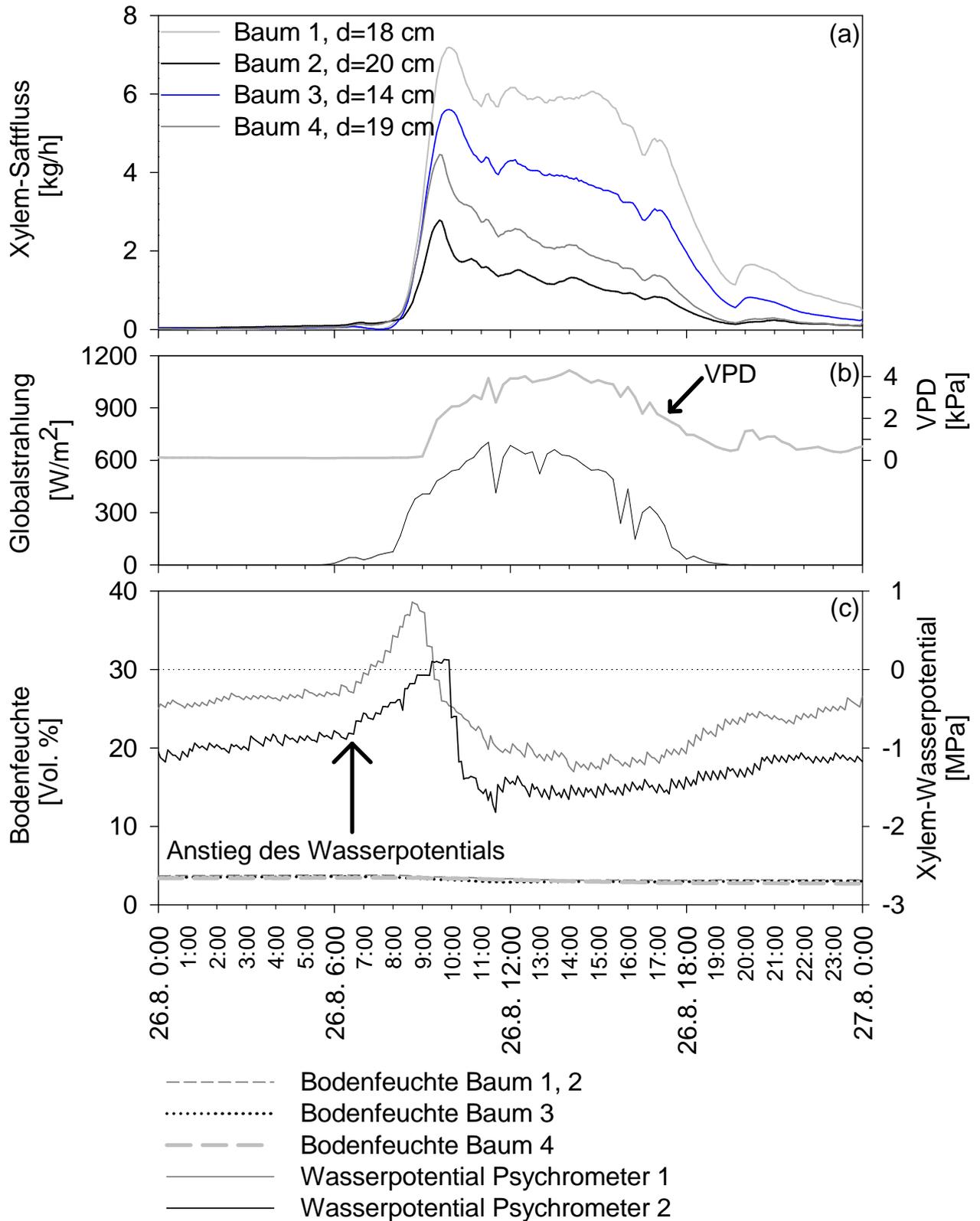


Abbildung 75: Detailausschnitt aus Abbildung 74, Tagesgang des 26.8.2001: An diesem trocken-warmen Tag wurde ein vergleichsweise hohes Wasserdampfsättigungsdefizit erreicht. Um 6:00 Uhr morgens steigt das Wasserpotential an, während der Xylem-Saftfluss erst zwei Stunden später einsetzt. Die Messungen fanden an Baum 3 statt, dessen Xylem-Saftfluss farblich hervorgehoben wurde.

ERGEBNISSE  
XYLEM-WASSERPOTENTIAL

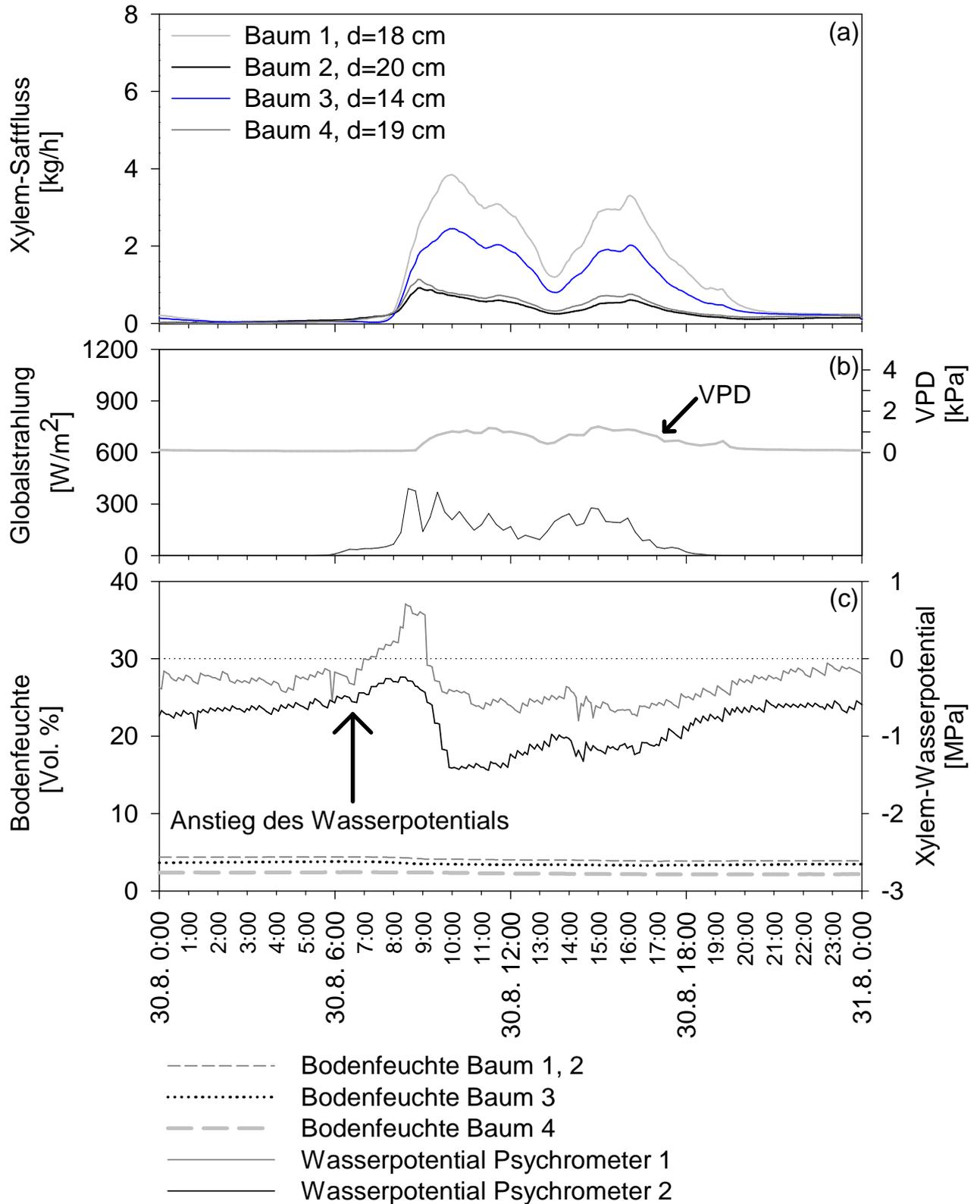


Abbildung 76: Detailausschnitt aus Abbildung 74, Tagesgang des 30.8.2001. An diesem bewölkten Tag wird ein deutlich geringeres Wasserdampf sättigungsdefizit erreicht. Um 6:30 Uhr morgens steigt jedoch auch hier das Wasserpotential an, während der Xylem-Saftfluss erst zwei Stunden später einsetzt. Die Messungen fanden an Baum 3 statt, dessen Xylem-Saftfluss-Verlauf blau hervorgehoben wurde.

## ERGEBNISSE

### XYLEM-WASSERPOTENTIAL

Ein Auftreten positiver Wasserpotentiale wäre denkbar als Folge von Wurzeldruck, der bei Birken prinzipiell auch nach Austrieb der Blätter vorhanden sein kann, während des Tagesgangs des Xylemsaftflusses gegenüber dem Transpirationssog aber nur eine sehr nachrangige Bedeutung hat.

In Abbildung 77 wurden Xylem-Saftfluss und Xylem-Wasserpotential gegeneinander aufgetragen. Tageweise aufgelöst und im zeitlichen Ablauf besser sichtbar zeigen dies die Diagramme von Abbildung 78.

In Abbildung 77 ist besonders für Psychrometer 1 eine ovale Wolke der Messwertverteilung zu beobachten, die sich angedeutet auch in den Messwerten von Psychrometer 2 widerspiegelt. Die Messwerte für das Xylem-Wasserpotential verteilen sich dabei besonders im Bereich -1,5 bis -0,5 MPa mit folgender Tendenz: Je höher der Xylem-Saftfluss war, desto niedrigere Wasserpotentialwerte waren im Xylem messbar. Bei der tageweise getrennt aufgetragenen Korrelation der Werte (Abbildung 78) sind Start- und Endpunkt sowie 6:00 Uhr- und 12:00 Uhr-Messwerte durch Symbole markiert, zusätzlich wird die Messwert-Abfolge durch Pfeile gekennzeichnet. In den sechs Einzeldiagrammen für die Tagesgänge des 22./23./26./28./30. und 31.8.2001 ist dadurch eine Abfolge der Messwerte im Uhrzeigersinn gut erkennbar.

Deutlich zu erkennen ist zudem, dass das Wasserpotential über Nacht weniger negativ wurde („ansteigt“), während es zwischen 6:00 und 12:00 Uhr mit zunehmendem Saftfluss absank. Zwischen dem 21.8. und 27.8.2001 wurden maximale Xylem-Saftflussraten von 7 kg/h erreicht, mit Abnahme des Saftflusses war in diesem Zeitraum nur ein geringer (Psychrometer 1, ausgefüllte Kreise) bzw. gar kein Anstieg des Xylem-Wasserpotentials zu beobachten (Psychrometer 2). Die Korrelation illustriert, wie steigender Saftfluss von Absenkung des Wasserpotentials im Boden-Pflanze-Atmosphären-Kontinuum begleitet ist, eine Wasserpotential-Erholung dabei nicht notwendigerweise zu einem Wasserpotential-Anstieg führt. Es ist bekannt, dass durch niedrigere Pflanzen-Wasserpotentiale forcierte Wurzelwasseraufnahme dann erst pflanzeninterne Wasserspeicher wieder auffüllt. So stieg auch in der hier vorgestellten Situation 2 erst über Nacht bzw. in den frühen Morgenstunden das Wasserpotential wieder auf seinen „Maximalwert“. Besonders der Tagesgang 25./26.8. zeigt diesen Ablauf deutlich. Nach dem 27.8. wurden, im Gegensatz zu den Vortagen, nur noch maximale Xylem-Saftflussraten um 2 kg/h erreicht. Während am 29./30.8. noch in

## ERGEBNISSE

### XYLEM-WASSERPOTENTIAL

Ansätzen die beschriebene Abfolge erkennbar ist, sank das Wasserpotential am 30./31.8. synchron mit zunehmendem Saftfluss ab und stieg mit Rückgang des Xylem-Saftflusses direkt wieder an.

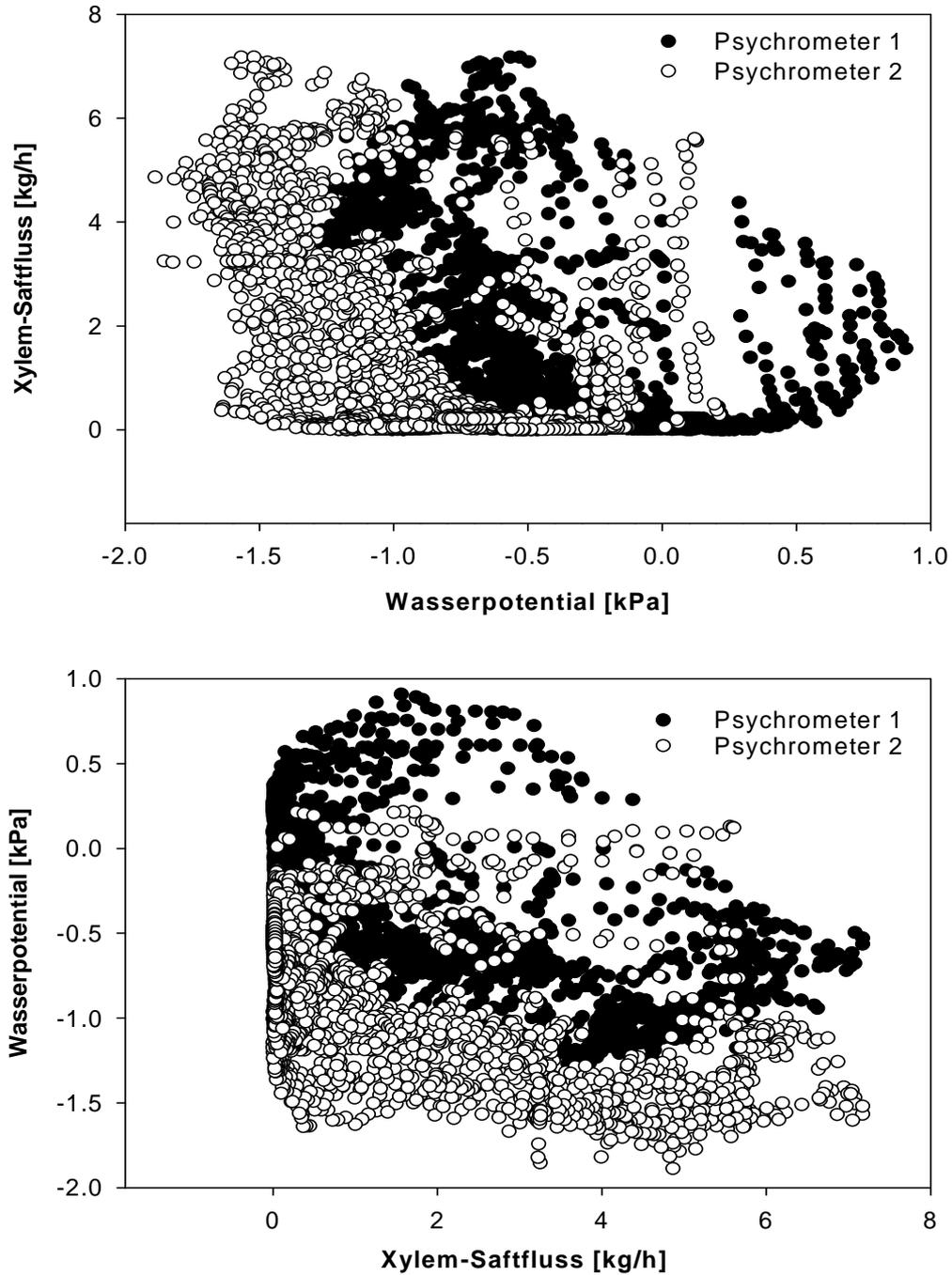


Abbildung 77: Auftragung des Xylem-Saftfluss gegen das Xylem-Wasserpotential und umgekehrt. Xylem-Saftfluss und -Wasserpotential wurde an Baum 3 gemessen.

# ERGEBNISSE

## XYLEM-WASSERPOTENTIAL

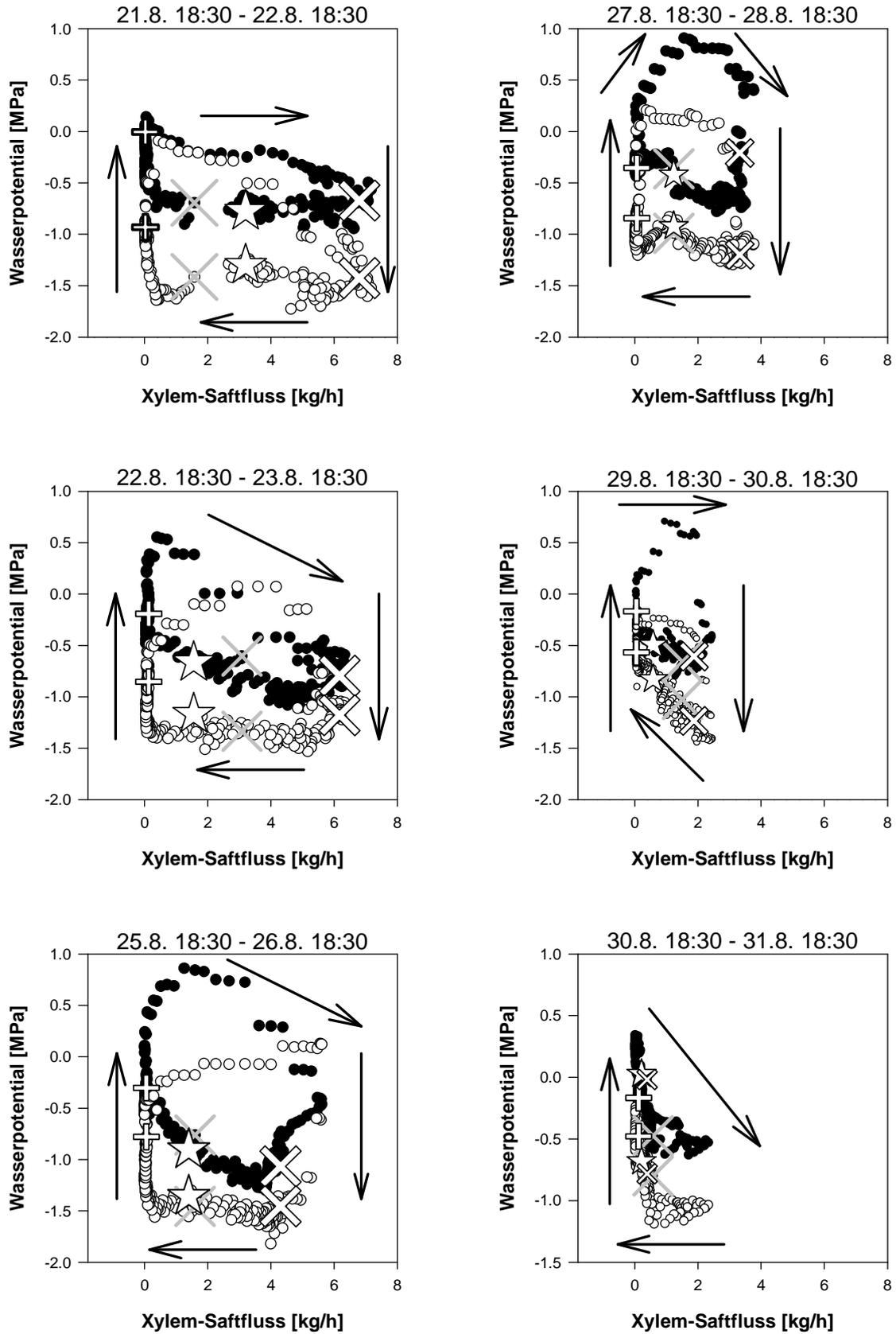


Abbildung 78: Wasserpotential gegen Xylem-Saftfluss von Baum 3 aufgetragen, graues X: Start 18:30, +: 6:00, X: 12:00 und ☆ (Stern): 18:30 am Folgetag (Ende). Es ergeben sich kreisförmige Abfolgen der Messwerte im Uhrzeigersinn (Pfeile).

### 3.7 SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

Im August 2000 wurden erstmals parallel Sauerstoff und Xylemsaft-Geschwindigkeiten an einer Birke im geschlossenen Bestand der Talsohle des Neandertals erfasst. Die Primärdaten dieser Messungen mussten zunächst temperaturkorrigiert werden. Erst dann konnte die mit der Temperatur des wässrigen Untersuchungsmediums wechselnde Sauerstofflöslichkeit in die Auswertungen miteinbezogen werden, damit ein realistisches Bild der stamminternen Sauerstoffumsätze erhalten werden konnte.

#### 3.7.1 PRINZIPIELLE MUSTER VON SAUERSTOFFKONZENTRATION UND XYLEM-SAFTFLUSSVERTEILUNG

Die Sauerstoffkonzentrationen in der wässrigen Phase des Xylems schwankten im August im Tagesgang zwischen 70 und 165  $\mu\text{mol O}_2/\text{l}$ . Für die im Xylem herrschenden Temperaturen ergab sich dort ein Sauerstoffdefizit gegenüber der Sauerstoffkonzentration in der Luft von 48 bis 75% (Abbildung 79A, Abbildung 80A).

Ähnliche Werte zwischen 95 und 225  $\mu\text{mol O}_2/\text{l}$  ergaben sich auch im Frühjahr (Burgdorf, Gansert & Lösch 2000). Auffallend ist eine hohe Synchronisation von Einsetzen des Saftflusses und Anstieg der Sauerstoffkonzentration im Stamm. Dieser rasche Anstieg der Sauerstoffkonzentration um  $34,5 \pm 7,4 \mu\text{mol O}_2/\text{l}$  bis zum Tagesmaximum vollzog sich innerhalb von 60 Minuten. Die stärksten und damit steilsten Anstiege wurden an Tagen mit besonders hoher Einstrahlung (23., 24. und 26. August) beobachtet (Abbildung 79A): Am 24. August erreichte die Sauerstoffkonzentration 34,9  $\mu\text{mol/l}$  so dass eine maximale Sauerstoffkonzentration von 157,6  $\mu\text{mol/l}$  innerhalb von etwas über einer Stunde erreicht wurde.

An sonnigen Tagen mit konstanter Globalstrahlung wurde nach Erreichen der maximalen Sauerstoffkonzentration eine relativ konstante Abnahme dieses Werts beobachtet (Abbildung 80A). Am 24. August, einem wolkenlosen Strahlungstag, dauerte diese Phase von mittags bis etwa 19:00 Uhr an, bis die Saftflussgeschwindigkeit unter 4 cm/h abfiel. Zwei Stunden später kam der Saftfluss zum Erliegen, gleichzeitig erreichte die Sauerstoffkonzentration ihren Minimalwert für diesen Tag. Dieser Verlauf konnte in sehr ähnlicher Weise, wenn auch weniger extrem, an den vorausgehenden und folgenden Tagen beobachtet werden.

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

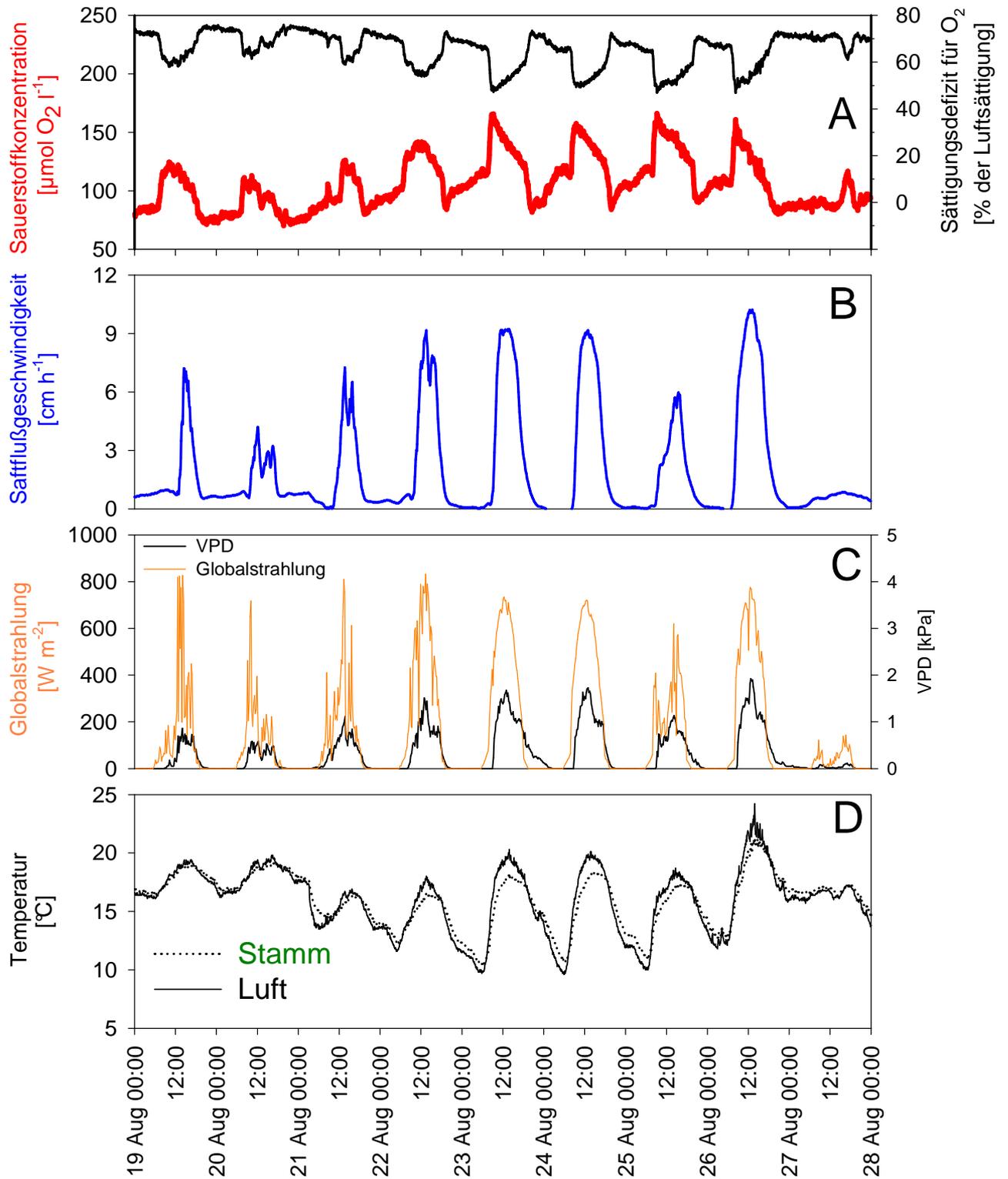


Abbildung 79: Verlauf der stamminternen Sauerstoffkonzentration (A) und Saftflussgeschwindigkeit (B) im Xylem von *Betula pendula* im August 2000. Die Saftflussgeschwindigkeit (B) ist direkt mit der Globalstrahlung (C) korrelierbar. Höchste Sauerstoffkonzentrationen (A) sind bei hohen Saftflusswerten (B) zu beobachten. Die Temperaturen (D) wurden am Stamm in einer Tiefe von 8 mm und in der Luft gemessen.

# ERGEBNISSE

## SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

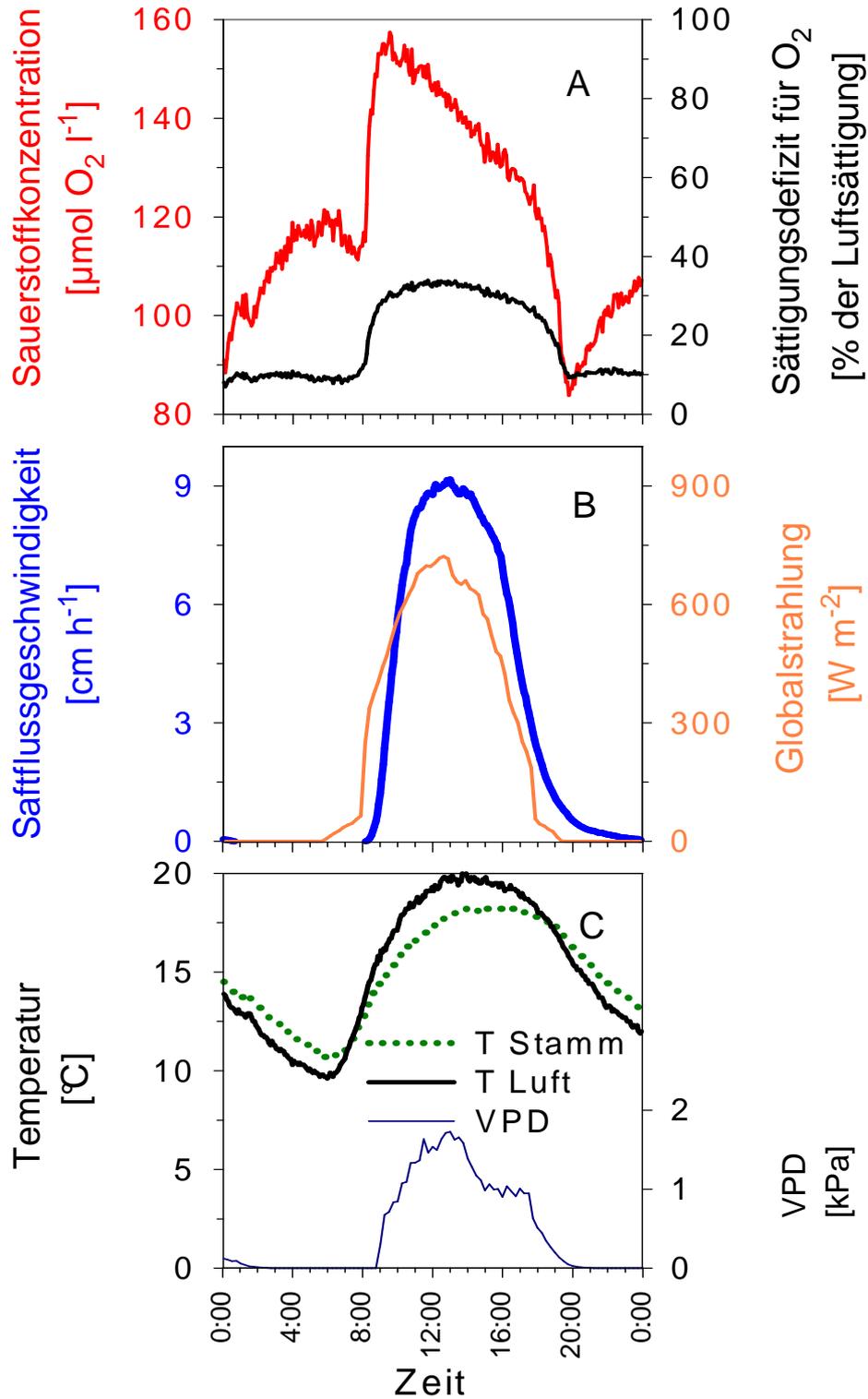


Abbildung 80: Änderungen der Sauerstoffkonzentration (A) und der Saftflussgeschwindigkeit (B) im Xylem von *Betula pendula* sowie der Globalstrahlung am 24. August 2000 in hoher zeitlicher Auflösung. Sowohl der Verlauf der temperaturkorrigierten Sauerstoffkonzentrationen (rot) als auch der relativen Sauerstoffkonzentrationen ohne Temperaturkorrektur (schwarz) sind dargestellt. Temperaturen und VPD sind in (C) dargestellt.

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

Im Tagesgang sind zwei Phasen des Sauerstoffumsatzes erkennbar, die vom Saftfluss beeinflusst werden (vergleiche Abbildung 80):

In der ersten Phase scheint die Sauerstoffzehrung ( $4,2 \mu\text{mol O}_2/\text{h}$ ) unabhängig von Schwankungen der Saftflussgeschwindigkeit zu sein, solange diese  $4 \text{ cm/h}$  übersteigt.

In der darauf folgenden Phase verstärkt sich die Sauerstoffabnahme deutlich auf  $23 \mu\text{mol O}_2/\text{h}$  (eine Steigerung um den Faktor 5), nachdem die Saftflussraten in der zweiten Tageshälfte abnehmen und schließlich völlig gegen null gehen.

In der Nacht erhöht sich dann die Sauerstoffkonzentration langsam, bis ein morgendlicher Zwischenmaximalwert erreicht wird. Gleichzeitig erreicht die Xylemsaft-Temperatur zu diesem Zeitpunkt ihr Minimum. Dieser Nachtverlauf konnte nur nach Temperaturkompensation der Messwerte beobachtet werden, er spiegelt sich nicht in den Rohwerten der Messung wieder. Der Sauerstoffgehalt lag dort vielmehr nahezu konstant bei 10 % Sauerstoffsättigungsdefizit (bezogen auf die Umgebungsluft) und zeigte nur geringe Schwankungen.

#### **3.7.2 O<sub>2</sub>-KONZENTRATIONEN ÜBER UND IN DER RINDE UNTER HYPOXISCHEN AUSSENBEDINGUNGEN**

Im Jahre 2001 wurde auch die Rinde in die Untersuchung des Sauerstoffumsatzes mit einbezogen. Des Weiteren wurde der zu untersuchende Baum mehrtägig von einem Metallzylinder umschlossen und so vom Gasaustausch mit der Umgebungsluft getrennt. Der annähernd luftdicht mit dem Baum verbundene Zylinder wurde mit reinem Stickstoffgas geflutet. Zwar gelang es bei der Begasung nicht, den Sauerstoff völlig aus dem Zylinder zu entfernen (Abbildung 81) - die minimale Sauerstoffkonzentration über der Rinde sank von 21 auf durchschnittlich 13 Volumenprozent, doch erbrachte diese experimentelle Manipulation deutlich hypoxische Bedingungen für den beprobten Stammbereich. Dieser minimale Sauerstoffwert blieb trotz gleichförmiger Begasung und vollständiger Verdunklung der Stammoberfläche nicht konstant, sondern variierte synchron zum Xylem-Saftfluss (18.8. - 20.8.2001, Abbildung 81).

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

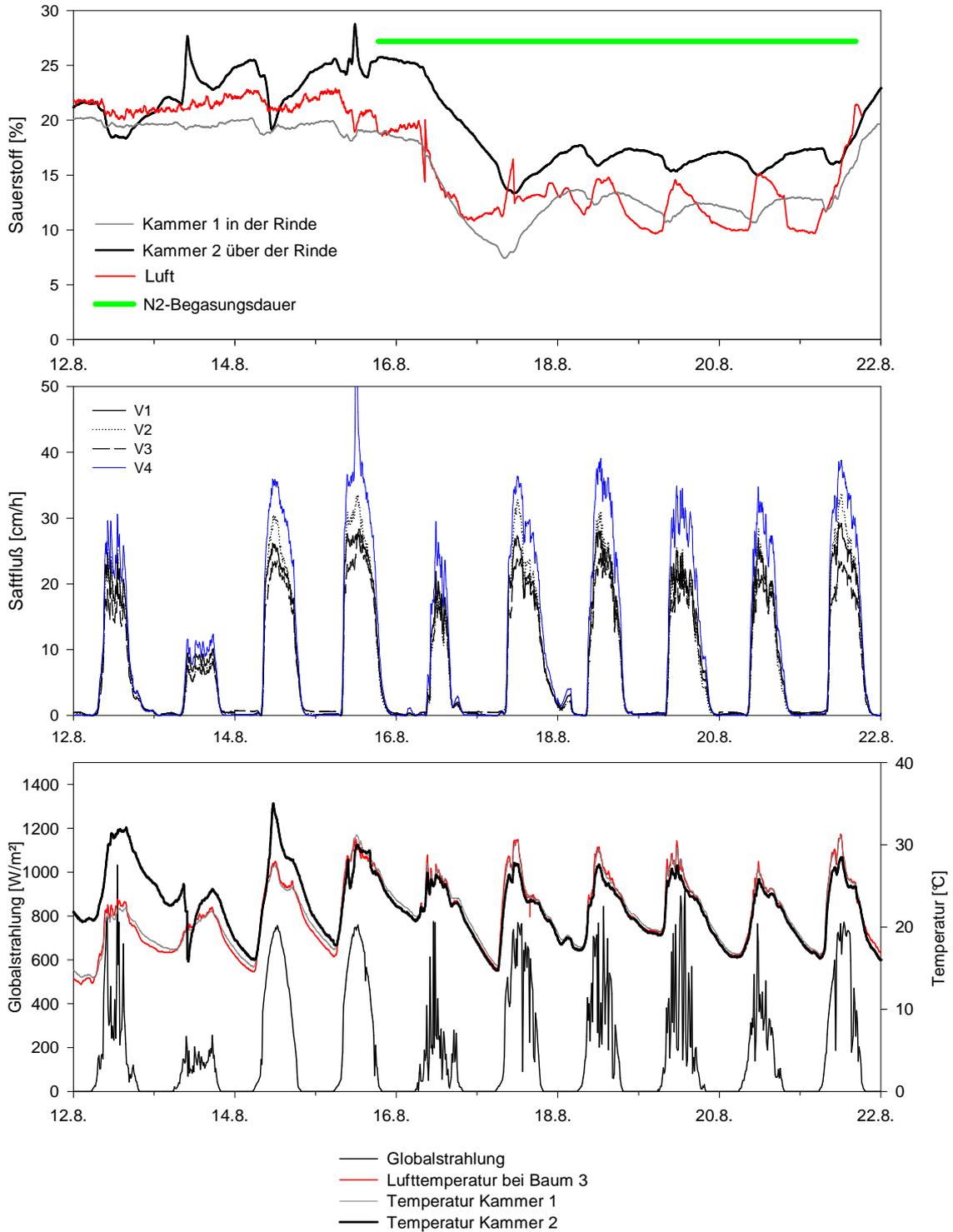


Abbildung 81: Sauerstoff-Messung im Rindenbereich und Absenken der externen Sauerstoffkonzentration an der Stamm-Basis; Auftragung folgender Messwerte: Sauerstoff, Xylem-Saftflussgeschwindigkeit, Globalstrahlung und Temperatur Ende August 2001. Sauerstoffkonzentrationen wurden in der Atmosphäre um den Baumstamm, über und in der Rinde gemessen, Xylem-Saftfluss nach Granier mit 4 Sensoren (V1 – V4). Die grüne, balkenförmige Markierung gibt die Dauer der Stickstoffapplikation zum Absenken der externen Sauerstoffkonzentration an.

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

Das Sauerstoffniveau in der Rinde (Kammer 1) war im Vergleich der Messorte, wie auch vor der Stickstoffbegasung, das niedrigste. Die Änderungen der Sauerstoffkonzentrationen über der Rinde (in Kammer 2) wie die in der Rinde verliefen gleichförmig, lagen aber insgesamt zwischen drei und vier Volumenprozent auseinander. Diese Differenz bestand prinzipiell sowohl vor als auch während der Stickstoffbegasung der den Stamm umgebenden Luft. Eine kurzzeitige Abweichung am 15.8.2001, ein Anstieg der O<sub>2</sub>-Konzentration in Kammer 2, kann durch das Öffnen des beschattenden Zylinders zwischen 11:30 Uhr und 18 Uhr erklärt werden, das besonders im Bereich der unteren LIPAX-Kammer zu einem verstärkten Lichteinfall und damit zu Rindenphotosynthese geführt haben mag. Zur genaueren Betrachtung der Verläufe von Sauerstoffkonzentrationen, Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten, Globalstrahlungs- und Temperaturmesswerten wurden die Tagesgänge des 19. und 20. Augusts 2001 in Abbildung 82 in höherer zeitlicher Auflösung dargestellt. Während des dort betrachteten Zeitraumes war der Sauerstoff im stammumgebenden Zylinder bereits abgereichert. Stickstoff wurde während des Versuchsablaufs kontinuierlich in den Zylinder geleitet, um eventuelle Leckagen auszugleichen (1 l/min). Der Verlauf der Sauerstoffkonzentrationen in den verschiedenen Kompartimenten zeigte sich im Tagesgang dabei wie folgt:

Während in den Nächten des 19.8. und 20.8.2001 jeweils die niedrigsten Sauerstoffkonzentrationen im Luftraum des Zylinders erreicht wurden – also zu einer Zeit, während der der Saftfluss zum Erliegen gekommen ist – war mit dem Einsetzen des Xylemsaftstroms (7 Uhr) und mit Erhöhung der Temperatur im Zylinder ein Anstieg der stammexternen Sauerstoffkonzentration zu beobachten. Zu diesem Zeitpunkt sanken die – verglichen mit der Zylinderluft – höheren Sauerstoffkonzentrationen in und über der Rinde ab: Beide Graphen verlaufen annähernd gleichförmig, mit einer Messwertdifferenz von 4,5 Volumenprozent Sauerstoff. Um 11:00 Uhr wurde in der Zylinder-Atmosphäre die maximale Sauerstoffkonzentration erreicht (14,35 Vol.-%), bei weiterhin in den Zylinder einströmendem Stickstoffgas mit einem Volumenfluss von einem Liter Stickstoffgas pro Minute. Dieser Einstrom kompensierte Gasaustritte aus dem Zylinder an den Übergangsstellen zwischen Stamm und Zylinderwänden. Die in den LIPAX-Kammern gemessene, ab etwa 7:00 Uhr einsetzende Erhöhung der Sauerstoffkonzentrationen in und über der Rinde setzte sich währenddessen weiter fort. Zu diesem Zeitpunkt waren Xylem-Saftfluss und Temperatur im Zylinder maximal.

# ERGEBNISSE

## SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

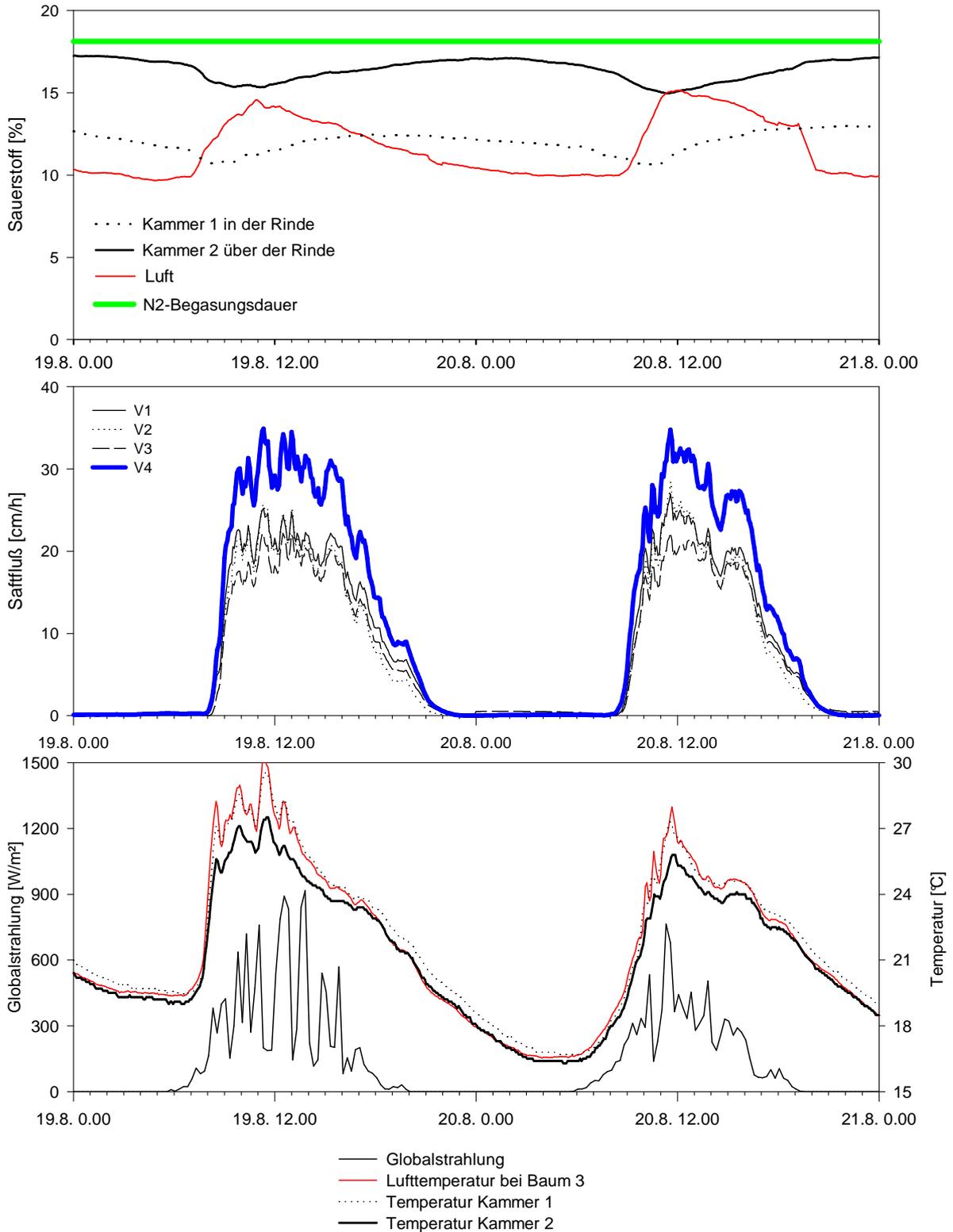


Abbildung 82: Hohe zeitliche Auflösung der Messwerte für Sauerstoff, Xylem-Saftflussgeschwindigkeit, Globalstrahlung und Temperatur am 19. und 20. August 2001. Sauerstoff wurde in der den Stamm umgebenden Atmosphäre, über und in der Rinde gemessen, Xylem-Saftflussmessung nach Granier mit 4 Sensoren (V1-4). Während des gesamten hier betrachteten Zeitraumes fand eine konstante Stickstoffbegasung zur Absenkung der Sauerstoffkonzentration an der Stammbasis statt (durchgängiger grüner Balken im obersten Diagramm).

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

Während jedoch der Saftfluss am frühen Nachmittag deutlich abfiel und zwei Stunden vor Mitternacht nicht mehr messbar war, sank die Temperatur nur allmählich und erreichte ihr Minimum erst am folgenden Morgen (20.8.) um 5:00 Uhr. Erst ab 17 Uhr des 19.8.2001 kehrte sich auch der Verlauf der Sauerstoffkonzentration in der Rinde um. Nach dem vorausgehenden Anstieg war nun ein Absinken der Messwerte zu beobachten. Dieser Abfall setzte sich bis zum erneuten Anstieg der Sauerstoffwerte in der Umgebungsluft am folgenden Morgen fort. Gleiches gilt zeitverzögert auch für den Verlauf der Sauerstoffkonzentration über der Rinde. Die genauere Erläuterung dieser offenbar miteinander in Beziehung stehenden, aber zeitversetzt ablaufenden Veränderungen erfolgt im Diskussionsteil.

#### **3.7.3 XYLEM-SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UNTER NATÜRLICHEN UND KONTROLLIERTEN BEDINGUNGEN**

Im Jahre 2002 fanden Sauerstoffmessungen im Xylemgewebe unter natürlich wechselnden und unter kontrollierten Umgebungsbedingungen statt. Verändert wurde die Sauerstoffkonzentration wiederum durch die Zuführung von Stickstoff in einen den Stamm umgebenden, allerdings deutlich dichteren Zylinder. Die Temperaturamplitude während der Messung wurde durch verstärkte Isolation des Zylinders mit Luftkissenfolie während des Begasungszeitraumes herabgesetzt.

Anders als im Vorjahr wurden bei diesen Versuchen Sauerstoffkonzentrationen direkt in und über dem Xylem erfasst, ohne eventuell Sauerstoff leitendes oder -umsetzendes Rindengewebe im Bereich der Messapparatur am Baum zu belassen. So kann eine Veränderung des Sauerstoffeinstroms in die den Stamm umgebende Atmosphäre durch das Rindengewebe ausgeschlossen werden. Die dargestellten Messwerte spiegeln damit die im Xylem herrschenden Sauerstoffniveaus besser wieder, soweit eine vollständige Dichtigkeit des Mess-Systems erreicht wurde. Ob eine dauerhafte Dichtigkeit der wassergefüllten Messkammer mehrwöchig erreicht werden konnte, ist insbesondere im Bereich des Sauerstoff messenden Sensors und im Bereich des umgebenden Rindengewebes zur LIPAX-Kammer hin nicht vollständig abgesichert. Zumindest in den ersten vier Wochen der Messung war die Dichtheit der Kammer durch wiederholte Nachdichtung und Wiederbefüllung gewährleistet.

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

Als positiver Nebeneffekt führte die wiederholte Spülung der Kammern auch durch den Wasseraustausch zu einer Reduktion der Konzentration von Mikroorganismen und so zu exakteren Messwerten.

Die verschiedenen Sauerstoffniveaus in Abbildung 83 vor Beginn der Begasung wurden durch physiologische Reaktionen auf die experimentellen Manipulationen (Wundatmung) sowie durch Atmungsprozesse des lebenden Xylemgewebes (Parenchyme) sowie durch in das Bohrloch bzw. in die wässrige Phase eintretende Mikroorganismen und deren Stoffwechselaktivität hervorgerufen.

Die O<sub>2</sub>-Niveaus waren zusätzlich stark temperaturabhängig und veränderten sich dementsprechend mit wechselnden Temperaturbedingungen. Dies wird besonders beim Vergleich der Wochen 7.8. – 14.8. und 14.8. – 21.8. deutlich:

In der ersten Woche wurden selten Tageshöchsttemperaturen von 20°C überschritten. Im Wochenverlauf sank die Durchschnittstemperatur leicht ab. Daraufhin stieg die Sauerstoffkonzentration in der oberen Kammer, die durch ihre Exposition stärkeren Temperaturschwankungen ausgesetzt war.

In der folgenden Woche wurden Temperaturen von bis zu 25°C erreicht, besonders in der oberen Kammer wirkten sich dabei die tageszeitlichen Temperaturschwankungen stark auf die Sauerstoffkonzentrationen aus. Die im Diagramm erkennbaren Peaks entstanden bei den Spülvorgängen in den Kammern (und wurden zur Verdeutlichung dieser, obwohl nicht natürlichen Ursprungs, aufgetragen).

Nachts, ohne Saftfluss und ohne die Möglichkeit von Rindenphotosynthese, war die Sauerstoffabnahme in den Kammern direkt temperaturabhängig, wie Abbildung 85 zeigt. Dabei wird die Sauerstoffabnahme vor allem durch Atmungsprozesse erfolgen, eventuell beeinflusst durch die Nachdiffusion von Sauerstoff durch das Rinden- und Xylemgewebe.

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

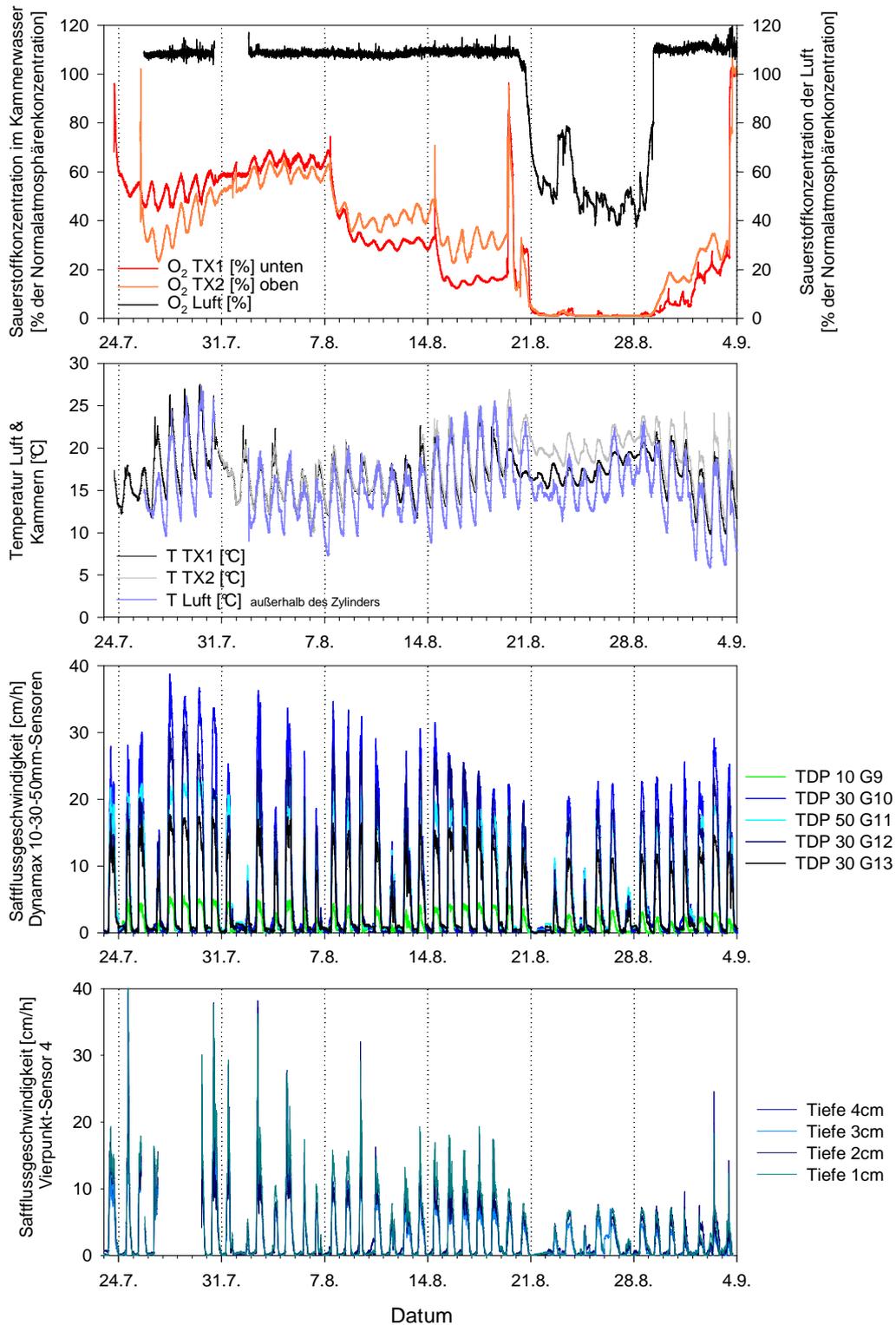


Abbildung 83: Experimente zur Sauerstoffreduktion im Jahre 2002, Übersicht. Dargestellt sind die Sauerstoffmessungen in den LIPAX-Kammern (rot/orange) und in der Luft (schwarz), die Luft- (blau) und Kammer-Temperaturen (schwarz/grau) sowie die Saftflussgeschwindigkeiten an verschiedenen Positionen des Birkenstammes und in verschiedenen Tiefen des Xylemgewebes (Einpunkt-Sensoren verschiedener Länge sowie Vierpunkt-Sensoren). Am Absinken der Luftsauerstoff-Messwerte ist die aktuelle Hypoxie durch Stickstoffbegasung der Stammumgebung zu erkennen.

# ERGEBNISSE

## SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

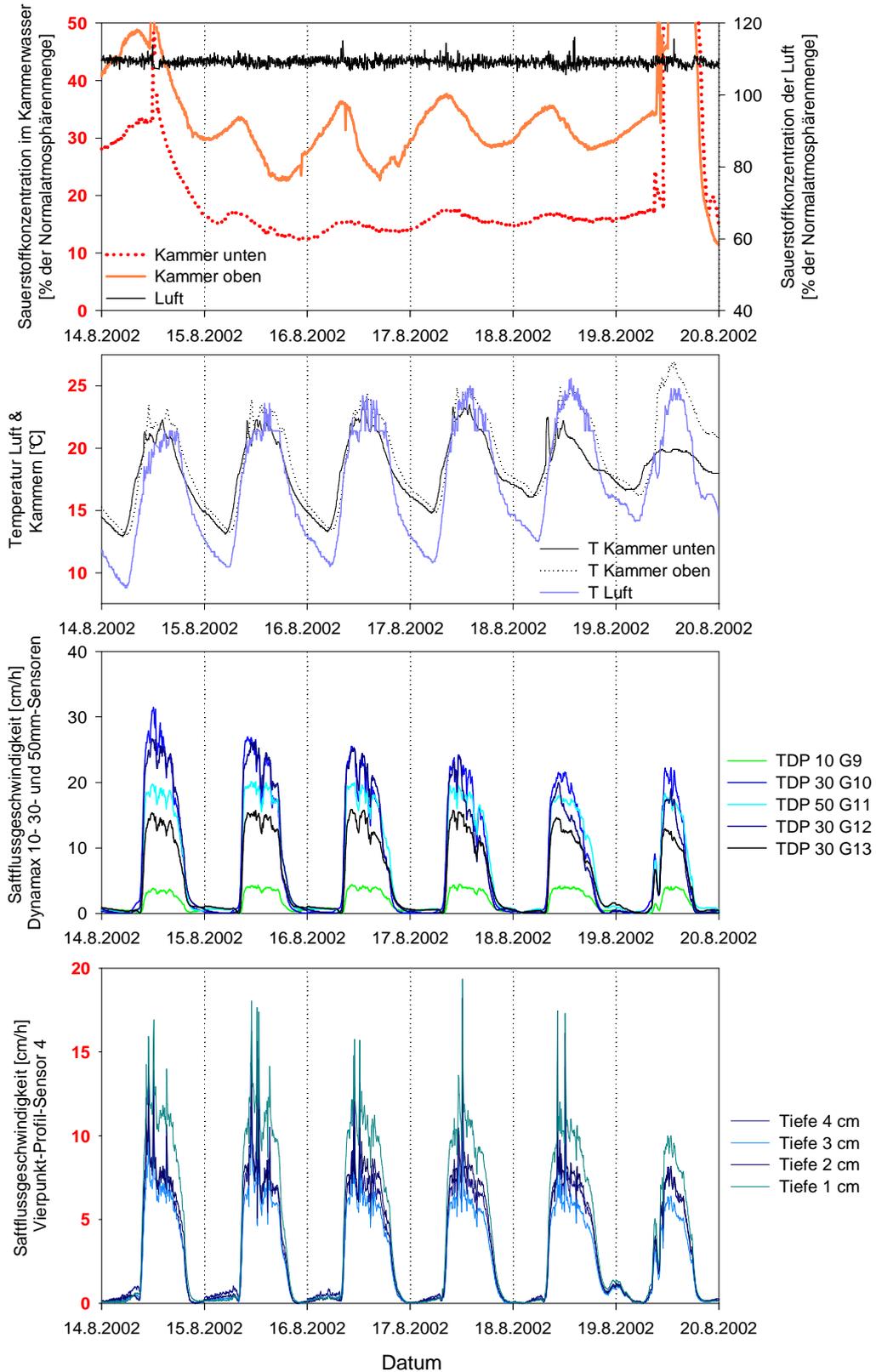


Abbildung 84: Detail 14. – 20.8.2002. Dargestellt sind die Sauerstoffmessungen in den LIPAX-Kammern (rot gepunktet/orange), in der Luft (schwarz), die Luft- (blau) und Kammer-Temperaturen (schwarz/grau) sowie die Saftflussgeschwindigkeiten in verschiedener Tiefe des Xylemgewebes (Einpunkt- und Vierpunkt – Profil-Saftfluss-Sensoren). Zur Hochauflösung wurden für die Sauerstoffkonzentrationen und Temperaturen von dem vorherigen Diagramm abweichende Skalierungen genutzt.

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN UND XYLEM-SAFTFLUSS

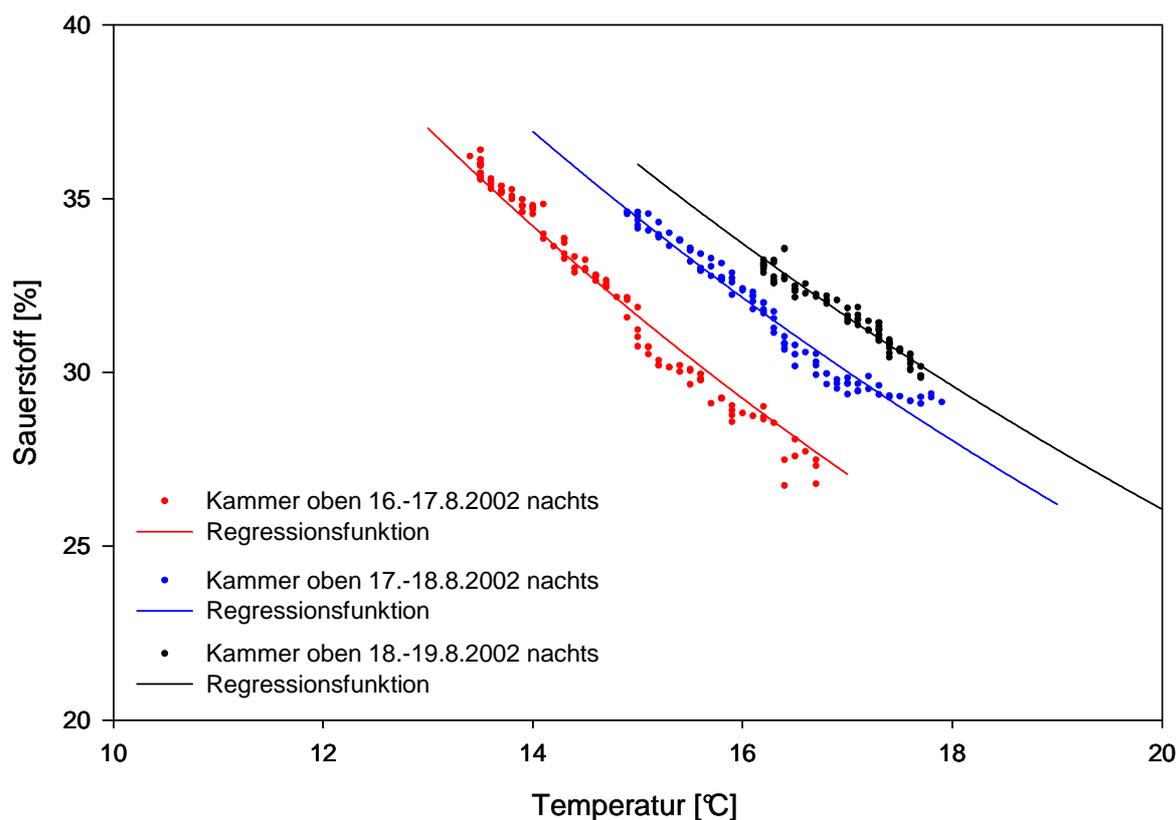


Abbildung 85: Sauerstoffabnahme in der oberen Kammer, Montagehöhe ca. 1,5 m, zwischen dem 16. und 19. August 2002. Als Regression wurde eine reziproke Atmungsfunktion benutzt (bei einem angenommenen RQ von 1). Obwohl die Graphen absolut in ihrer Lage voneinander abweichen, sind ihre relativen Verläufe nahezu identisch.

Wie in Abbildung 85 deutlich ersichtlich, nahm die Sauerstoffmenge in den Nächten des 16., 17., und 18. August in Korrelation mit der herrschenden Temperatur ab. Die den Verlauf beschreibende Regression folgt in guter Annäherung einer reziproken Atmungsfunktion. Angenommen wurde dabei für die Atmung ein respiratorischer Quotient (RQ) von 1, da von einer Veratmung von Kohlenhydraten ausgegangen werden kann. Die Regressionsgeraden wurden mit der in Abschnitt 2.5.7 erläuterten Funktion berechnet.

Es ergaben sich folgende Werte für a und b:

| Datum         | Wert für a  | Wert für b<br>(Aktivierungsenergie der Atmungsfunktion) |
|---------------|-------------|---|
| 16./17.8.2002 | 195 121 452 | 53,98   |
| 17./18.8.2002 | 13 471 540  | 47,78   |
| 18./19.8.2002 | 44 70 624   | 45,25   |

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN DER GASPHASE DES XYLEMS

Da die Werte für  $b$ , die Aktivierungsenergie der Atmungsfunktion widerspiegelnd, nahe beieinander liegen, ist es wahrscheinlich, dass ein kontinuierlicher Atmungsprozess vorlag, welcher nachts die Sauerstoffabnahme verursachte. Tagsüber überlagerten sich viele verschiedene Vorgänge (z.B. Rindenphotosynthese außerhalb des Begasungszylinders, Gasdiffusionen, Löslichkeitsschwankungen). Ein so vereinfachtes Modell ist für die Tagphase daher nicht gültig. Hier können vielmehr Prozesse der Thermoosmose in Betracht gezogen werden, welche durch die Unterschiede zwischen der Temperatur des Stammes (der Kammern) und der der Umgebungsluft wahrscheinlich sind, ebenso verschiedene Diffusionsgeschwindigkeiten und Sauerstofflöslichkeiten.

### **3.8 SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN DER GASPHASE DES XYLEMS**

Im Jahr 2003 wurden Sauerstoffmessungen mit der LIPAX-Einheit in der wässrigen Phase sowie mithilfe der bereits beschriebenen, neu entwickelten Applikationseinrichtung im Gasraum durchgeführt, welcher über Austauschprozesse mit dem Xylem in Kontakt steht (vgl. 2.5.8). In der Gasphase wurden Langzeitänderungen der Sauerstoffkonzentration im Xylem verfolgt.

#### **3.8.1 SAISONALE VERLÄUFE VON XYLEM-SAFTFLUSSRATEN UND SAUERSTOFFUMSÄTZEN**

Die Ergebnisse der nachfolgend dargestellten Messungen von Juli 2003 bis Mai 2004 zeigen dabei deutlich die jahreszeitlichen Änderungen in der Sauerstoffkonzentration (Abbildung 86). In der Periode, in der Xylem-Saftfluss stattfand (hier dargestellt die Messungen von Mitte Juli bis Mitte September 2003), lagen die Sauerstoffkonzentrationen im Xylembereich deutlich über den Werten in der unbelaubten Phase, in der kein Saftfluss in ähnlicher Größenordnung stattfinden konnte (Mitte November 2003 bis Januar 2004). In der Seneszenzphase ging mit einem Nachlassen des Saftflusses (Oktober bis Mitte November, vgl. Burgdorf 1999) auch ein Absinken der Sauerstoffkonzentrationen einher. Bis Anfang November, also bis zum Ende der Saftleitung, lag die Sauerstoffkonzentration im Xylem zwischen 60 und 100% der Umgebungskonzentration von  $O_2$ , danach war ein sehr deutlicher Abfall der Sauerstoffkonzentrationen auf 14 % bis 16 % der Umgebungskonzentration zu beobachten.

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN DER GASPHASE DES XYLEMS

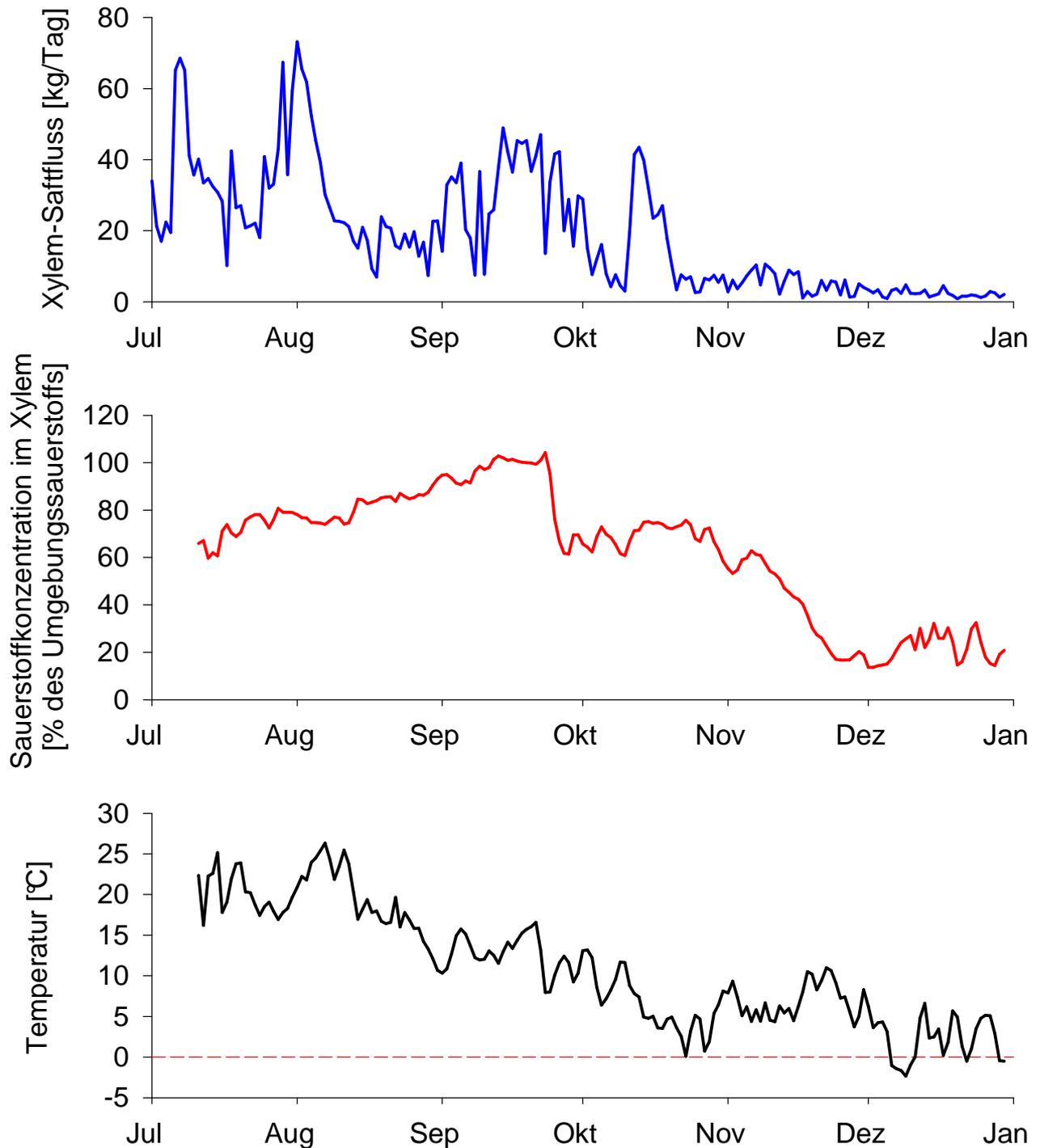


Abbildung 86: Xylem -Sauerstoffmessungen in der zweiten Jahreshälfte 2003. Bis Anfang November, also bis zum Ende der Safitleitung, lag die Sauerstoffkonzentration im Xylem zwischen 60 und 100% der Umgebungskonzentration von  $O_2$ , danach war ein sehr deutlicher Abfall der Sauerstoffkonzentrationen zu beobachten.

Während des Winters bei Temperaturen nahe oder unter dem Gefrierpunkt, stiegen die Sauerstoffkonzentrationen auf maximal 34 % an (vgl. Abbildung 87).

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN DER GASPHASE DES XYLEMS

Einflüsse der Temperatur auf das Messverfahren sind auszuschließen, da sämtliche Messungen temperaturkorrigiert stattfanden.

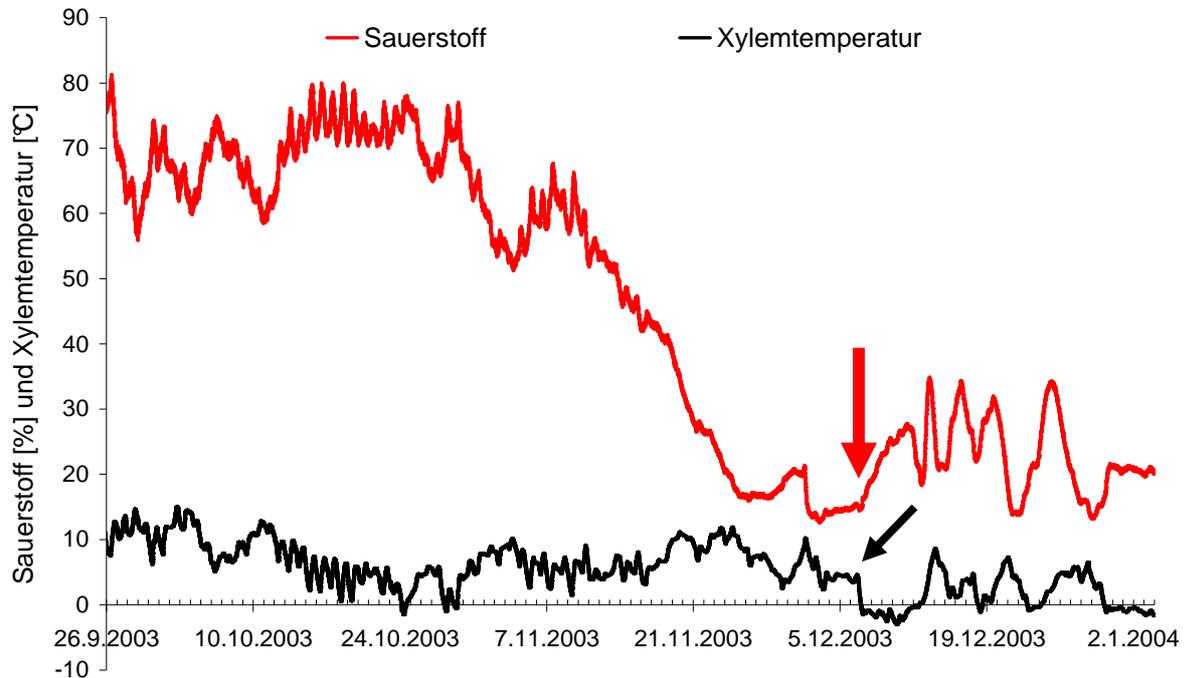


Abbildung 87: Detaillierte Darstellung der Xylem-Sauerstoffmessungen Ende 2003. Ab Anfang November, also zum Ende der Saftleitung, war ein sehr deutlicher Abfall der Sauerstoffkonzentrationen zu beobachten. Nur bei sehr niedrigen Temperaturen konnte wieder ein Anstieg der Sauerstoffkonzentrationen beobachtet werden (z.B. am 7.12.2003, siehe Pfeile).

Die Veränderungen der Anfang 2004 aufgezeichneten Sauerstoffkonzentrationen im Xylem (Abbildung 88) entsprechen in ihren Abhängigkeiten den im Jahr 2003 aufgezeichneten: Auch hier wurde bis zum Einsetzen des Saftflusses eine deutlich niedrigere Sauerstoffkonzentration im Xylem (in der Gasphase) gemessen. Mit dem Erreichen höherer Saftflussgeschwindigkeiten in dem betrachteten Stammsegment stiegen auch hier die ermittelten Sauerstoffkonzentrationen (vgl. Abbildung 46). Ab dem 13.4.2004 führte der Xylem-Saftfluss Sauerstoff in ausreichender Menge mit sich, um einem Anstieg der Sauerstoffkonzentration am Messpunkt zu verursachen. Nach einem Rückgang des Xylemsaftflusses am 14.4. sanken die Sauerstoffkonzentrationen wieder ab, während sie ab dem 18.4. erst langsam und dann deutlich mit den nun höheren Xylem-Saftflüssen synchron weiter zunahm. Dabei fällt auf, dass im Frühjahr selbst bei ansteigender Temperatur und damit bei Zunahme der Stoffwechsellätigkeit im Gewebe (z.B. zwischen dem 24.4. und 28.4.2004) ein Anstieg der Sauerstoffkonzentration zu beobachten war.

## ERGEBNISSE

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN DER GASPHASE DES XYLEMS

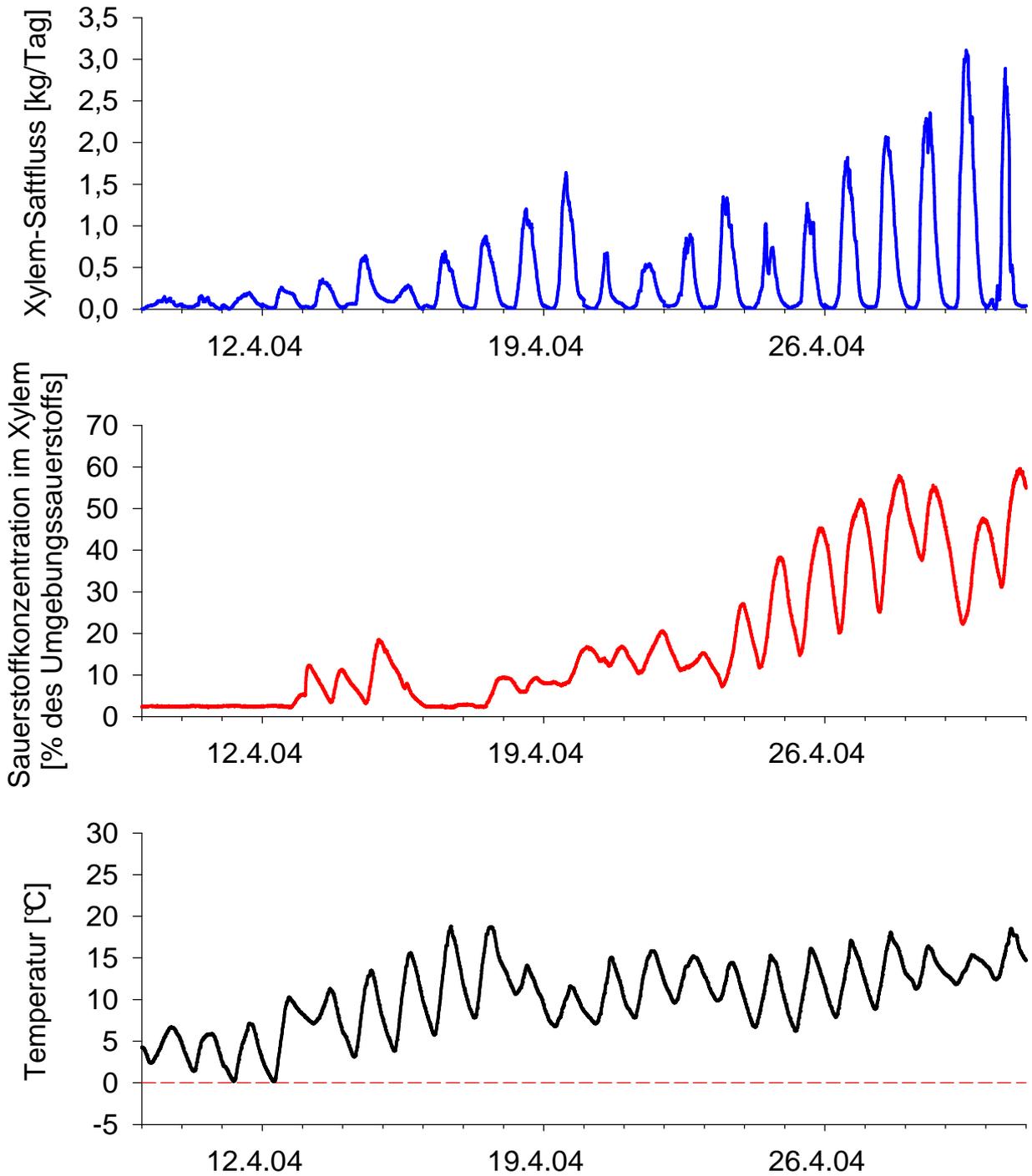


Abbildung 88: Xylem-Sauerstoffmessungen im Frühjahr 2004. Bis Mitte April, also bis zum Einsetzen des Saftflusses, liegt die Sauerstoffkonzentration im Xylem konstant bei 2 % der Umgebungskonzentration von  $O_2$ , mit Einsetzen des Saftflusses ist gleichzeitig ein Anstieg der Sauerstoffkonzentrationen zu beobachten.

---

## 4 DISKUSSION

---

### 4.1 XYLEMSAFTFLUSS

Im Rahmen der für diese Arbeit durchgeführten Messungen wurde der Xylem-Saftfluss von maximal acht Birken synchron vier Jahre lang aufgezeichnet und analysiert. Für Birken der Art *Betula pendula* finden sich in der Literatur keine vergleichbaren, langfristigen Untersuchungen des Xylem-Saftflusses. Die hohe zeitliche und räumliche Auflösung der Klima- und Saftflussmesswerte und die mehrjährige Messwerterhebung baumphysiologischer wie klimatischer Parameter ermöglicht die langfristige Analyse gegenseitiger Abhängigkeiten dieser Faktoren. Die hohe Auflösung der Klima- und Xylem-Saftflussmessung war zudem mit einem hohen Datenaufkommen (Rohdaten und mathematischen Auswertungen von etwa 30 Gigabytes) verbunden. Diese hohe Auflösung war zur Untersuchung der Vorgänge, die helfen, eine Erklärung für die im Inneren des Xylems festgestellten Sauerstoffkonzentrationen zu finden, unerlässlich.

#### 4.1.1 AUSWERTUNG DER XYLEMSAFTFLUSS-TIEFENPROFILE

Die Xylemsaftfluss-Messergebnisse zeigen trotz der deutlichen Unterschiede im Absolutwert synchrone Reaktionen des Wasserumsatzes der Bäume in jeder Xylemtiefe auf Umweltbedingungen (vgl. Abbildung 61 und folgende sowie Abbildung 71 und Abbildung 84, S.124ff). Ähnliche Muster wurden in zwei verschiedenen Xylemtiefen auch bei *Fagus sylvatica* (Kubota et al. 2005) sowie in drei verschiedenen Tiefen im Stamm bei *Quercus* beobachtet (Granier et al. 1994). Obwohl *Fagus sylvatica* und *Quercus* gegenüber *Betula pendula* in der Holzanatomie voneinander abweichen, scheinen Strahlung, VPD und Bodenfeuchte bei allen drei Baumarten gleichartig auf die Saftflussgeschwindigkeiten im inneren und äußeren Xylem zu wirken. Bei beiden Baumarten ist eine deutliche Abnahme der Xylemsaftflussraten vom äußeren zum inneren Xylem hin zu beobachten.

Vergleichbare Muster der Xylemsaftfluss-Verteilung in verschiedenen Xylemtiefen und deren Reaktion auf Umweltparameter fanden auch Lu et al. (2000) bei der Untersuchung von Mango-Bäumen mit Hilfe verschieden langer Granier-Sensoren.

Bei den untersuchten Birken lag zum Teil ein leichter Anstieg der

## DISKUSSION

### XYLEMSAFTFLUSS

Saftflussgeschwindigkeit zwischen dem äußersten, nahe am Kambium gelegenen und dem darauf folgenden, zum Mittelpunkt des Baumes hin ausgerichteten Messpunkt vor. In diesem Bereich scheint sich das Xylem erst noch ausdifferenzieren zu müssen und hatte demnach zum Messzeitpunkt noch nicht seine abschließende Leitfähigkeit erreicht. Vergleichbare Muster der Xylemsaftfluss-Tiefenverteilung sind ebenfalls bei der bereits erwähnten Untersuchung von Mango-Bäumen (Lu et al. 2000) sowie an *Acer saccharum* (Pausch et al. 1999), *Quercus robur* und *Quercus petraea* (Granier et al. 1994) ermittelt worden. Auch hier ist erst in einem gewissen Abstand zum Kambium ein Anstieg der Xylem-Saftflussraten zu beobachten, die Abstände betragen einige Zentimeter bei Mango und einige Millimeter bei *Quercus*. Ähnliche Tendenzen der Saftfluss-Verteilung in verschiedener Xylemtiefe waren ebenfalls bei Färb-Experimenten an *Populus* (Edwards & Booker 1984) und *Quercus robur* (Cermak et al. 1991) sichtbar. Auch hier nahm die Färbung als Maß für den Xylem-Saftfluss vom ersten, äußersten Ring zum folgenden Ring hin zu, um dann nach innen wieder abzufallen. Anders ist die Verteilung des Saftflusses bei einigen ringporigen Gehölzen mit nur wenigen funktionellen Jahresringen. Hier scheint hauptsächlich der letztjährige Jahresring aktiv zu sein. Dies gilt beispielsweise für *Fagus sylvatica* (Lang 1999) und *Fraxinus excelsior* (Stöhr 2003).

Es sollte nicht prinzipiell ausgeschlossen werden, dass es in Sensornähe Xylembereiche gab, die aufgrund von abweichender Sensorlage oder anatomischen Besonderheiten (dickere Borke, inaktive Xylembereiche) Auffälligkeiten im Saftflussprofil zeigten. Dagegen spricht allerdings, dass die oben beschriebenen Besonderheiten im Xylemsaftfluss-Tiefenprofil bei mehreren Sensoren beobachtet werden konnten. Ähnlich hochauflösende Xylemsaftfluss-Profile, mit abweichender Methodik und sechs Thermoelementen im Abstand von 5 bis 15 mm aufgenommen, konnten auch an *Prunus serotina*, *Populus canescens*, *Rhododendron ponticum* und *Pinus sylvestris* ermittelt werden (Nadezhdina et al. 2002). Die dort angewandte Methode („heat field deformation“) erfordert allerdings den Einsatz von mehr Sensornadeln pro Messpunkt und führt so zu einer stärkeren Beeinträchtigung der zu messenden Größe „Xylem-Saftfluss“ durch Unterbrechung des saftleitenden Gewebes. Die Gefahr der Emboliebildung als Folge des Lufteintritts in die Vielzahl von Bohrlöchern ist bei einem solchen Messansatz erheblich. Im noch stärkeren Maße gilt dies für die von Cermak und Nadezhdina (1998) eingesetzte „trunk heat balance technique“, bei der Metallplatten ins

Holz eingeschlagen werden. Trotzdem ergaben sich ähnliche Verteilungen des Xylemsaftflusses im Radialprofil, vor allem an *Populus interamericana* und *Ficus carica* sowie im eingeschränkten Umfang ähnlich bei *Pinus sylvestris*, *Pinus pinea* und *Cupressus sempervirens*. Bei Letzteren war die anfängliche Zunahme der Xylem-Saftflussraten allerdings teilweise weniger deutlich erkennbar.

Interessant wäre eine Analyse der Xylem-Saftflussverteilung mit Hilfe der Magnetresonanz-Tomographie (van As et al. 1986, Köckenberger et al. 1997, Rokitta et al. 1999) oder der Computer-Tomographie gewesen - auch mit Hilfe von Röntgenstrahlen lässt sich die Verteilung des Wassergehalts in Gehölzen untersuchen (Fromm et al. 2001) – insbesondere, da beide Methoden nichtinvasiv und hochauflösend sind. Die Kernspintomographie ist dabei der Computertomographie überlegen, da sie zusätzlich den Saftstrom erfassen kann. Teilweise sind sogar Unterscheidungen der transportierten Moleküle möglich (Rokitta et al. 1999). Bei langfristigen Untersuchungen sowie im Freiland Einsatz und bei großen Stammdurchmessern stoßen beide Methoden jedoch momentan noch an ihre Anwendungsgrenzen.

#### 4.1.2 GESAMT-WASSERUMSATZ

Die in Tabelle 13 dargestellten Jahressummen des Wasserumsatzes bei den sieben langjährig untersuchten Birken stimmen gut mit Literaturangaben zum Wasserumsatz von Birken überein.

Bei den in dieser Arbeit untersuchten Birken wurden im Jahr 2001 von Baum 3 4671 kg Wasserabgabe pro Baum und Jahr gemessen und in den Jahren 2002 bis 2004 bei Baum 5 6219 bzw. 5658 kg H<sub>2</sub>O pro Baum und Jahr. Künstle & Mitscherlich (1977) konnten an 21 Jahre alten Birken mit einer Wuchshöhe von 14 Metern eine Transpiration von durchschnittlich 5307 kg H<sub>2</sub>O pro Baum ermitteln (bei 2550 g H<sub>2</sub>O pro g TG Blatt und 2970 g Blatt-Trockengewicht pro Baum). Der maximale Wasserumsatz war demnach bei den gut 20 m hohen Bäumen im Neandertal etwas höher als bei den mit 14 m Wuchshöhe kleinwüchsigeren Bäumen, die von Künstle & Mitscherlich (1977) untersucht wurden. Bezieht man die zum Teil geringeren Wasserumsätze der Bäume 1 bis 7 über den gesamten

## DISKUSSION

### XYLEMSAFTFLUSS

Messzeitraum in den Vergleich mit ein, so sind die Wasserumsätze der Bäume durchaus vergleichbar.

In ähnlichen Größenordnungen wie im Neandertal lagen auch die in den Jahren 1992 und 1993 in der Lüneburger Heide bestimmten mittleren Tagessummen des Xylem-Saftflusses je Birke bei zwei Individuen von 9,8 und 12,6 m Höhe und einem Brusthöhendurchmesser von 15,1 und 17,7 cm; das Alter des 1992 untersuchten Baumes betrug 25 Jahre (Backes 1996). Im Neandertal wurden in den Jahren 2001 bis 2004 von Bäumen mit einem Durchmesser von 13,4 bis 28,4 cm und einer Wuchshöhe von etwa 20 m mittlere Tagessummen gemessen, die genau zwischen den von Backes 1992 und 1993 gemessenen Werten liegen (21-36 kg/d). Lediglich nach der Bohrkernentnahme ergaben sich etwas niedrigere Tagessummen des Xylem-Saftflusses (vgl. Tabelle 14).

Vergleichbar mit den in dieser Arbeit ermittelten Messwerten sind demnach auch die von Wullschleger et al. (1998) zusammengestellten Messwerte für *Betula pendula*, nach denen maximale Wasserumsätze zwischen 42 und 70 Kilogramm Wasser pro Baum und Tag beobachtet werden konnten.

Im Jahr 1996 durchgeführte „stem heat balance“ Messungen an jüngeren Individuen von *Betula pendula* am gleichen Standort (Schmidt 1997) ergaben nach Berücksichtigung des saftleitenden Querschnitts und Bezug der Messergebnisse auf den saftleitenden Querschnitt vergleichbare Ergebnisse. So wurden im Zeitraum vom 21.7. bis 23.7.1996 maximale Xylem-Saftflussraten von 100 g/h bei einer saftleitenden Fläche von 2,6 cm<sup>2</sup> erreicht. Im Rahmen dieser Arbeit wurden mit der gleichen Messmethodik ein Xylem-Saftfluss von maximal 2400 g/h bei einer saftleitenden Fläche von 63,6 cm<sup>2</sup> ermittelt. Bei beiden Werten ergibt sich ein Quotient mit dem Faktor 38, denn 100 g/h bezogen auf 2,6 cm<sup>2</sup> ergeben 38 g/(h\*cm<sup>2</sup>), genauso wie 2400 g/h dividiert durch 63,6 cm<sup>2</sup> einen relativen Wasserumsatz von 38 g/(h\*cm<sup>2</sup>) ergibt. Die relativen Wasserumsätze sind demnach trotz des Altersunterschieds der Bäume vergleichbar.

Unterschiedliche zeitliche Verläufe im Xylemsaftfluss-Vergleich zwischen „stem heat balance“-Messungen in bis zu 3 m Höhe und Granier-Saftflussmessungen an der Stammbasis (Abbildung 71 und Abbildung 73) sind möglicherweise auch darauf

zurückzuführen, dass aufgrund des im Baum vorhandenem Wasserreservoirs der Xylem-Saftfluss im kronennahen Bereichen des Stammes am Morgen früher einsetzt als an der Stammbasis (Tyree & Zimmermann 2002, Breuning 2006) und es damit bei Reaktionen des Baumes auf Mikroklimaunterschiede zwischen dem Saftfluss im oberen und unteren Stammbereich zu zeitlichen Verzögerungen kommt.

#### **4.1.3 XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VON DER BODENFEUCHTE**

In Abbildung 54 und folgenden wurde der Wasserumsatz der untersuchten Bäume in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte betrachtet. Auffällig war, dass sehr hohe Bodenfeuchtwerte immer mit niedrigen Wasserumsätzen verbunden waren. Dies ist nicht weiter verwunderlich, da es nach Niederschlagsereignissen durch einen Anstieg der Luftfeuchte bei meist gleichzeitig damit einhergehendem Abfall der Lufttemperatur zu einem absinkenden VPD und damit zu einem geringeren Feuchteunterschied zwischen dem Interzellularraum des Blattes und der umgebenden Atmosphäre kommt. Infolgedessen sinken die Transpiration der Blätter und damit der Xylem-Saftfluss ab. Mittleren Bodenfeuchten wurden dann beobachtet, wenn der Boden nach vorausgehenden Niederschlägen aufgesättigt war. Unter diesen Bedingungen, bei höheren VPD-Werten, konnten die höchsten Wasserumsätze beobachtet werden, bis zu 90 Liter am Tag im Jahr 2001 und häufig um 75 Liter am Tag in den Jahren 2001 bis 2003. Lediglich im Jahr 2004 wurden nur noch Maximalwerte um 60 Liter am Tag gemessen. Hier muss berücksichtigt werden, dass es in Folge der Bohrkernentnahmen in allen untersuchten Birken zu Kavitationen und nachfolgend zu Emboliebildung im Xylem der untersuchten Birken kam. Embolien entstehen dabei durch den Abriss des Wasserfadens in den Leitelementen nach dem Eindringen von Luft und können zu einer stark nachlassenden Leitfähigkeit des saftleitenden Xylems führen (Tyree & Dixon 1986, Sperry & Tyree 1988, Tyree & Sperry 1988, Sperry & Saliendra 1994, Tyree 1997), wobei die Prozesse zum Teil reversibel sind und Leitfähigkeitsverluste teilweise repariert werden können (Vogt 2001).

Höhere Transpirationsraten von Pflanzen, deren Wurzelwerk größere Bodenvolumina exploriert, können zu deutlicher Abnahme der Wasserreserven im Boden führen. Als Folge des höheren Gesamtwasserumsatzes der Bäume 1 und 2 werden so zwischen diesen beiden

Bäumen die niedrigsten Bodenfeuchtwerte auf der Untersuchungsfläche ermittelt, wohingegen Baum 3 sowohl durch seinen geringeren Gesamtwasserumsatz als auch durch die Beschattung des Untergrunds besser wasserversorgt bleibt (vgl. Abbildung 50f, Abbildung 67f).

#### **4.1.4 XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VOM VPD**

Das VPD ist der zentrale Parameter, der die Transpiration und infolgedessen auch den Xylem-Saftfluss beeinflusst.

Erhöhte VPD-Werte führen einerseits zu einem steileren Dampfdruckgradienten zwischen dem Blattinterzellarraum und der Umgebungsluft. Sie erhöhen damit die Transpiration. Gleichzeitig kann eine Stomata-Verengung in Reaktion auf die Luftfeuchte zu Erniedrigung der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf führen.

Das Resultat ist eine abflachende Transpirationsrate bei Arten mit wenig reaktiven Stomata oder ein auffälliger feedforward-Verlauf der Beziehung zwischen VPD und Transpiration, mit geringer Wasserabgabe an die Luft bei niedrigen und sehr hohen VPD-Werten (Lösch 2001).

Wie in Abbildung 58 und folgenden deutlich erkennbar, regiert jeder der untersuchten Bäume aufgrund der voneinander abweichenden Belaubung und unterschiedlicher Wasserversorgung im Wert leicht unterschiedlich auf Veränderungen des VPDs, grundsätzlich geht jedoch eine Zunahme des VPDs immer mit einem deutlich ansteigenden Wasserumsatz einher. Diese deutliche Abhängigkeit ist jedoch abhängig von einer guten Wasserversorgung und einer entsprechenden Belaubung der Bäume. Im Jahr 2003 (mit einer sehr ausgeprägten, langen Schönwetterperiode und hohen Temperaturen, einhergehend mit wenig Niederschlag) kam es aufgrund der extremen klimatischen Bedingungen früh im Jahr (Juni – September, vgl. Abbildung 52) zu einer längerfristigen, starken Austrocknung des Bodens, welche zu frühzeitigem Blattverlust bei den untersuchten Bäumen führte. So ist zu erklären, dass im Juni und Juli kein deutlicher Anstieg des Xylem-Saftflusses bei zunehmendem VPD mehr beobachtet werden konnte (Abbildung 59). Entsprechendes gilt auch für das Jahr 2004, belegt mit den jeweils folgenden Abbildungen.

In diesem Jahr waren zwei Perioden starker Trockenheit zu beobachten: Mitte Mai bis Mitte Juni sowie Anfang August. In der ersten Phase (Mai – Juni) war die Belaubung der Bäume noch vollständig und die stamminternen Wasserspeicher (vgl. Tyree & Zimmermann 2002) waren gefüllt. Dementsprechend war mit ansteigendem VPD ein starker Anstieg des Xylem-Saftflusses zu beobachten. In der zweiten Phase hingegen (Juli – August) war die Belaubung geringer, zudem wurde das hydraulische System der Bäume durch Bohrkernentnahmen gestört, sodass bei Anstieg des VPD zwar auch eine Zunahme des Saftflusses beobachtet werden konnte, allerdings in deutlich geringerem Umfang als in den Vormonaten. Insbesondere Baum 4, welcher bereits in den Vorjahren durch eine geringere Vitalität auffiel, zeigte in dieser zweiten Phase besonders niedrige Wasserumsätze. Er scheint (z.B. bezüglich der hydraulischen Leitfähigkeit des Xylems) weniger „Reserven“ zu besitzen als die anderen Bäume, die trotz ähnlicher Beeinträchtigungen noch deutlich höhere Wasserumsätze zeigen (Abbildung 60).

#### **4.1.5 XYLEM-SAFTFLUSS IN ABHÄNGIGKEIT VON DER GLOBALSTRAHLUNG**

Die Globalstrahlung, welche die Wärmestrahlung (langwellige Infrarotstrahlung) sowie große Teile des infraroten sowie des sichtbaren Lichts umfasst, ist in mehrfacher Hinsicht die treibende Kraft für die Transpiration der Pflanzen. Erst durch die eingestrahelte Wärme kann das Wasser in den Blättern vom flüssigen in den gasförmigen Zustand wechseln. Licht im sichtbaren Wellenlängenbereich wirkt zudem Stomata öffnend. Zudem wird durch den Eintrag von Strahlungsenergie die Temperatur leicht erhöht; auch dieser Vorgang trägt dazu bei, dass sich die Stomata öffnen. Schließlich sinkt durch den Strahlungseinfall über die CO<sub>2</sub>-Fixierung im Rahmen der Photosynthese die blattinterne CO<sub>2</sub>-Konzentration. Gleichzeitig wirkt die Wärmeaufnahme aus der Luft erhöhend auf das VPD bei gleich bleibender Wasserdampfmenge. Durch pflanzeninterne Regulationsmechanismen kann es daraufhin ebenfalls zu einer Stomataöffnung kommen. Wie in nahezu allen Diagrammen dieser Arbeit sichtbar ist, in denen sowohl Globalstrahlung als auch Transpiration aufgetragen wurden (z.B. Abbildung 62f), besteht so zwischen beiden Größen eine enge positive Beziehung (von Willert et al. 1995, Lösch 2001). Damit jedoch ein Anstieg der Transpiration bei Globalstrahlungszunahme erfolgen kann, müssen – wie beim Transpirationsanstieg durch

Zunahme des VPD – die Pflanzen gut wasserversorgt sein. Ist dies der Fall, so steigt der Xylem-Saftfluss mit zunehmender Strahlungsintensität.

Auch bei guter Wasserversorgung zeigen sich individuelle Unterschiede im Wasserumsatz der untersuchten Bäume, die wiederum mit der Kronengröße und -belaubung zusammenhängen. Wie beim Vergleich von Abbildung 58f mit Abbildung 62f auffällt, gelten hier die gleichen Abhängigkeiten, die beim VPD bereits erläutert wurden.

Die auf die Blätter treffende Strahlung hat einen Einfluss auf Pflanzenorgane, der in dieser Form beim VPD nicht beobachtet werden kann: Erst beim Überschreiten einer individuell verschiedenen Mindeststrahlung (oberhalb von 100  $\mu\text{mol}$  Photonen pro  $\text{m}^2$  und s) am Morgen ist an diesem Standort ein Öffnen der Stomata zu beobachten (Burgdorf 1999). Wichtig für Photosynthese und Transpiration der auf der Berme wachsenden Pflanzen ist, dass diese erst ab Anfang April und nur bis Anfang September in den Nachmittagsstunden direktem Sonnenschein ausgesetzt sind. Geländemorphologie und Sonnenstand verursachen in der restlichen Zeit eine Beschattung der Vegetation nach einem kurzen Sonneneinfall am Morgen. Infolgedessen erhalten die oberen Kronenbereiche der untersuchten Birken bis Mitte März und spätestens ab Mitte September nur etwa zwischen 8 und 11 Uhr direkt einfallendes Sonnenlicht. Dies wirkt sich stark auf die Wasserumsätze aus (Abbildung 47, Abbildung 48) und verkürzt die Vegetationsperiode an diesem Standort gegenüber Lagen mit anderer Exposition im Untersuchungsgebiet um etwa einen Monat (Burgdorf 1999).

#### **4.1.6 XYLEM-WASSERPOTENTIAL, XYLEM-SAFTFLUSS UND WURZELDRUCK**

Die Birke, an der Xylem-Wasserpotentialmessungen stattfanden (Baum 3), erreichte mit minimal -1,7 MPa im August 2001 trotz Trockenheit keine äußerst niedrigen Xylem-Wasserpotentialwerte. Vielmehr erscheint es wahrscheinlich, dass die Birken am Untersuchungsstandort durch frühzeitige Reduktion der transpirierenden Fläche, wie sie durch starken Laubabwurf bereits Ende Juli bis Anfang August beobachtet werden konnte, dafür sorgen, dass das Xylem-Wasserpotential nicht zu stark absinkt und so Kavitationen und Embolien im Xylem verhindert werden („avoidance“, vgl. Vogt 1998, Vogt & Lösch 1999).

## DISKUSSION

### XYLEMSAFTFLUSS

Bei genauer Betrachtung der im Ergebnisteil dargestellten Tagesgänge fällt auf, dass es am frühen Morgen gegen 6:00 Uhr typischerweise zu einem **Anstieg** des Xylem-Wasserpotentials kommt. Dagegen ist erst ab ca. 8:00 Uhr morgens Xylem-Saftfluss zu beobachten. Dieser morgendliche Anstieg des Stamm-Wasserpotentials ist weitgehend unabhängig vom vorherrschenden VPD: Ein gleichartiger Anstieg des Xylem-Wasserpotentials konnte sowohl an einem Tag mit hohem VPD (vgl. Abbildung 75) als auch an einem Tag, an dem nur geringe VPD-Werte gemessen wurden (Abbildung 76), beobachtet werden. Dies deutet daraufhin, dass selbst im August der Aufbau von Wurzeldruck bei *Betula pendula* am Untersuchungsstandort das Xylem-Wasserpotential beeinflusst. Eigene Beobachtungen bei Praktikumsversuchen und bei Testmessungen im Frühjahr vor dem Laubaustrieb sowie Analysen der Blutungssaft-Abgabe an *Betula pendula* durch Schmidt (1997), die ebenfalls jeweils in der ersten Jahreshälfte im Neandertal durchgeführt wurden, bestätigen dies.

Zudem wurde bei Birken, wie auch bei Ahorn und Wein, positiver Xylemdruck nicht nur im Frühjahr beobachtet (Hacke & Sauter 1996, Tyree & Zimmermann 2002), sondern insbesondere dann, wenn im Herbst und Winter keine Transpiration mehr stattfindet und trotzdem Wurzeldruck aufgebaut wird (eigene Beobachtungen bei Neumontage der Graniersensoren im Herbst). Im Gegensatz dazu konnte bei den Färbungsexperimenten im Sommer und Spätsommer ein eindeutiger Transpirationssog beobachtet und für die Anfärbung des saftleitenden Xylems genutzt werden.

Xylem-Saftfluss und Wasserpotential sind, wie auch in vielfältiger Weise in Abbildung 78 erkennbar war, Größen, die sich gegenseitig beeinflussen. Der Xylem-Saftfluss steigt in den frühen Morgenstunden bis zur Mittagszeit bei entsprechend hohen Temperaturen, niedriger Luftfeuchte und demnach hohem VPD unter hohem Transpirationssog stark an und infolgedessen wird das Wasserpotential negativer. Zum Nachmittag hin sinkt der Xylem-Saftfluss, jedoch scheint das Wiederauffüllen der xyleminternen Wasserspeicher nach starker Transpiration und hohem Wasserumsatz des Baumes (z.B. 21./22./25.8.2001, Abbildung 78), z.B. aufgrund zu geringer Wasserverfügbarkeit, am Nachmittag noch nicht möglich zu sein. Erst in der Nacht „erholt“ sich das Wasserpotential und steigt wieder auf den nur wenig negativen Ausgangswert.

## DISKUSSION

### XYLEMSAFTFLUSS

An Tagen mit geringerem Wasserumsatz (und leicht höherer Bodenfeuchte), z.B. nach dem 27.8.2001, ist bereits am Nachmittag wieder ein Anstieg des Wasserpotentials zu beobachten, und zwar umso deutlicher, je geringer der jeweilige Tages-Wasserumsatz war (vgl. 29./30.8.2001). Ähnliche „Loops“ wurden auch von Tyree (1988), insbesondere bei Messungen des Wuzel-Wasserpotentials, aber auch bei Untersuchungen des Stammwasserpotentials bei *Thuja occidentalis* L. beobachtet und mit der Wasserspeicherkapazität des Stammes begründet. Vergleichbare Ergebnisse finden sich auch bei Stöhr (2004), der seine Messungen an *Fraxinus* im gleichen Versuchsgelände durchführte. Auch er führt größere „Loops“ auf höheren Trockenstress und damit auftretende negativere Xylem-Wasserpotentiale zurück und beobachtete bei geringerem Wasserstress nur kleinere derartige „Loops“. Die Untersuchungen an *Fraxinus* wurden allerdings an Bäumen mit 1 bis 3 cm Maximaldurchmesser und 2 bis 5 m Wuchshöhe durchgeführt, wodurch eine geringe Wasserspeicherkapazität dieser Bäume wahrscheinlich ist.

#### **4.1.7 BEWERTUNG DER MESSMETHODIK: VOR- UND NACHTEILE HOCHAUFLÖSENDE MESSUNGEN**

Die Informationen zur Dynamik des Xylemsaftflusses, seine Abhängigkeiten und seine weiterführenden Einfluss auf Wassergehalte und Wasserpotentiale der Stämme wurde nur möglich durch hochaufgelöste und parallel an möglichst vielen Messpunkten erfasste Saftflussraten. Hierzu wurden sowohl kommerziell verfügbare Sensoren wie auch nach eigenem Konzept hergestellte Messanordnungen verwendet.

Im methodischen Vergleich zwischen Einzelpunkt-Graniermessungen mit verschiedener Tiefenerfassung des Xylemstroms durch unterschiedliche Nadellängen aber nur einem Thermoelement und Messungen mit Graniersensoren gleicher Länge, die mehrere Thermoelemente besitzen, zeigte sich, dass Mehrpunkt-Graniersensoren die dynamische Bestimmung des saftleitenden Bereichs innerhalb des Xylems und auch die Verteilung des Xylemsaftstroms zeitlich und räumlich sehr viel genauer ermöglichen.

## DISKUSSION

### XYLEMSAFTFLUSS

Aufgrund ihrer Fertigungsweise und filigranen Verschaltungstechnik sind die Mehrpunkt-Graniersensoren jedoch deutlich weniger robust, damit auch weniger langlebig und infolgedessen bisher nur für Messkampagnen von bis zu einer Vegetationsperiode und nur für einmalige Montage geeignet. Schon Windbewegungen können über Verformungen im Holz zur Zerstörung des Sensors führen. Bereits bei der Montage erwiesen sich die hochauflösenden Vierpunkt-Graniersensoren im Vergleich zu den Einzelpunkt-Graniersensoren mit stabilerer Metallnadel als wenig widerstandsfähig. Zudem erfordern die Mehrfach-Sensoren mit zehn Kabeln pro Sensorpaar im Vergleich zu vier Kabeln bei den Einzelpunkt-Sensoren einen erhöhten Verschaltungsaufwand, mehr Eingänge und mehr Speichervolumen bei der Datenerfassung, da eine Differenzwertbildung erst bei der Berechnung und nicht, wie bei der Einzelpunktmessung, im Sensor erfolgt (vgl. Abbildung 16).

Nichtsdestotrotz erlauben diese Sensoren eine genaue Betrachtung der Saftflussdynamik und waren sehr hilfreich bei der Bestimmung der saftleitenden Bereiche aller untersuchten Bäume. Ohne den Einsatz entsprechend hochauflösender Messanalytik sind Messfehler zwischen -90 und +300% durch fehlerhafte Platzierung der Sensoren und durch falsche Berechnung des xylemsaftleitenden Bereichs möglich (Nadezhdina et al. 2002).

Die Charakterisierung der saftleitenden Bereiche im Stamm durch die Messungen der Mehrpunkt-Graniersensoren wurde zusätzlich durch Färbeexperimente validiert (vgl. Abbildung 40). Diese Methode stellt sicher, dass, anders als bei der Bestimmung des Wassergehalts von Bohrkernen, nur der Bereich als saftleitendes Xylem identifiziert wird, in dem der Xylemsaft – und damit der Farbstoff – tatsächlich fließt (vgl. Nadezhdina et al. 2002).

Vergleicht man die Messergebnisse für Xylemsaftfluss-Geschwindigkeiten von Einzelpunkt- und Mehrpunkt-Graniersensoren, so ermitteln beide Sensortypen ähnliche Temperaturdifferenzen (und damit Saftfluss-Geschwindigkeiten), wenn die Nadellänge beim Einzelpunkt-Graniersensor und die korrespondierende Nadellänge beim Mehrpunkt-Graniersensor übereinstimmen (hier TDP 10 mit 10 mm Länge und Vierpunkt-Graniersensor mit 10 mm Abstand zwischen den Thermoelementen). Im Gegensatz zu dem kurzen Einzelpunkt-Graniersensor treten beim Vierpunkt-Graniersensor weniger Messartefakte

durch eine eventuell mechanisch zu kurze Nadel auf, die beim kurzen TDP10-Sensor teilweise nicht bis in das saftleitende Xylem hineinragt und so spezielle Applikationsvorbereitungen notwendig macht (Entfernen der Borke), welche wiederum den Baum schädigen und so die Messwerte verfälschen können.

Sollte der Vierpunkt-Graniersensor in Zukunft so modifizierbar sein, dass er eine erhöhte mechanische Stabilität besitzt, ohne dass zu einem Verschmieren der Wärmepfote und damit zu Ungenauigkeiten bei der Messung kommt, so könnte er auch ohne Anfärbung des saftleitenden Xylembereichs zur Messung eingesetzt werden und so die Granier-Saftflussmessung vereinfachen und deren Präzision deutlich erhöhen. Bis zu fünf Messpunkte sind nach Herstellerangaben auf einer Länge von 5 cm technisch realisierbar.

#### **4.1.8 SAFTLEITENDER XYLEMANTEIL UND GESAMTWASSERUMSATZ**

Wichtig für die nachfolgend diskutierten Austauschvorgänge im Xylem sind vor allem zwei Xylem-Saftfluss-Parameter:

1. der Anteil des saftleitenden Querschnitts an der Gesamtausdehnung des Xylems
2. die Saftfluss-Menge

Während die Saftfluss-Geschwindigkeit ohne Anfärbung des Xylems direkt mit den Graniersensoren ermittelt werden kann, lässt sich die Gesamtmenge des transportierten Xylemsafts nur dann bestimmen, wenn die saftleitende Fläche bekannt ist. Diese kann vereinfacht als Xylem-Ring aufgefasst werden und ist daher eine Funktion des Stammdurchmessers. Für die Sauerstoffverhältnisse im Xylem sowie die Analyse auch anderer Xylem-transportierter Stoffe (Ionen, Aminosäuren, andere Gase, Phytohormone) ist jedoch nicht nur die Gesamtmenge des transportierten Xylemsafts und damit der darin gelösten Stoffe wichtig, sondern besonders auch der Wasserumsatz pro saftleitende Xylemfläche. Baum 3 hatte beispielsweise während der Messungen einen Umfang von 420 mm und einem Radius von 67 mm, von denen 40 – 61 mm saftleitend waren. Er besitzt trotz eines etwas geringeren Gesamtwasserumsatz (4068 kg/Jahr im Mittel) einen hohen relativen Wasserumsatz pro saftleitende Fläche. Bei einem Umfang von 550 mm und einem

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPÄRE

Radius von 88 mm, davon etwa 30 mm saftleitend, zeigt Baum 1 einen höheren Gesamtwasserumsatz (5103 kg/Jahr im Mittel). Der Anteil des saftleitendem Xylems (30 mm) am Gesamtxylem (88 mm abzüglich 30 mm = 58 mm) war jedoch geringer als bei Baum 3 (67 mm abzüglich 50 mm = 20 mm). Somit konnten Transport- und Austauschprozesse, für die eine Versorgung des Gewebes mit Xylemsaft notwendig ist, bei Baum 3 in einem weiteren Bereich erfolgen als bei Baum 1.

## **4.2 SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPÄRE**

### **4.2.1 UNTERWASSERZUGANG ZUM XYLEM UND SAUERSTOFFMESSUNGEN IM XYLEMSAFT**

Das methodische Novum, Zugang zum Xylem durch Anbohren unter Wasser zu erlangen, führt zu deutlichen Vorteilen bei der quantitativen Erfassung von gasförmigen ( $O_2$ ,  $CO_2$ ), anorganischen und organischen Bestandteilen des Xylemsaftes:

Xylemgefäße, die am Transpirationsstrom beteiligt sind, enthalten Xylemsaft, welcher sich durch den Transpirationssog in einem metastabilen Zustand befindet. Durch eine Störung des Systems kann es daher sehr leicht zu Kavitationen in den Gefäßen kommen (Tyree & Dixon 1986; Tyree 1997; Wie et al. 1999, Lösch 2001). Eine solche Störung ist sicherlich auch zu erwarten, wenn das Xylem angebohrt wird (Shigo & Dudzik 1985). Die bei den hier Messungen beobachteten, vergleichsweise hohen Saftflussgeschwindigkeiten oberhalb der Bohrlocher für Sauerstoff-Sensorapplikationen lassen jedoch begründet vermuten, dass der Saftfluss bei den Sauerstoffmessungen zumindest in den ersten Untersuchungswochen nicht nachhaltig gestört wurde. Untermuert wird dies durch die Nachweise, die im Jahre 2002 durch die Vierpunkt-Granier-Sensoren erbracht werden konnten: Das Tiefenprofil des Saftflusses ändert sich, zumindest mittelfristig, nicht durch die Bohrvorgänge.

Demnach ist davon auszugehen, dass der Aufstieg des Xylemsaftes während der Messperiode in natürlicher Weise erfolgte.

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

Folgende Rahmenbedingungen ermöglichen dies:

- a) Durch den erhöhten Wasserdruck vor und während des Anbohrens sowie nach Abschluss des Bohrvorgangs wird die Kavitationsbildung stark vermindert bzw. rückgängig gemacht, da die Zugspannung, unter welcher der Wasserfaden in den Xylemgefäßen steht, durch den Überdruck in der Kammer kompensiert werden kann.
- b) Durch den Spezialbohrer wird auch an der Schnittfläche des Bohrers ein erhöhter Wasserdruck erzeugt. So wird durch das in das angeschnittene Gefäß eingepresste Wasser die Wahrscheinlichkeit für Kavitationsereignisse reduziert.

Das funktionale Gefäßnetz von *Betula pendula* ist innerhalb eines einzelnen Jahresrings gut miteinander vernetzt, die Vernetzung der einzelnen Jahresringe untereinander hingegen ist beschränkt:

Radial sind die einzelnen Jahresringe nur über Tracheiden mit den Vorjahresringen verbunden (Braun 1970). Durch das Bohrloch wird der Jahresring des Vorjahres mit dem diesjährigen Jahresring verbunden. Als Konsequenz daraus wird der axiale Saftstrom nicht nur durch Integration der Gefäße innerhalb eines Jahresrings, sondern auch durch Herabsetzung der radialen Saftflusswiderstände über mehrere Jahresringe hinweg vereinfacht, da die durch die Tüpfel der Tracheiden gebildeten radialen Saftflusswiderstände durch das Bohrloch minimiert werden.

Als weiteren Beleg für Austauschprozesse zwischen Kammerinhalt und Xylemsaft und damit für den weiter kontinuierlichen Saftfluss über das Bohrloch hinweg können transiente pH-Wert-Veränderungen des Kammerinhalts (eine Zunahme der Basizität von pH 5,2 auf pH 6,9 nachgeprüft in den Jahren 2000 bis 2002) und ein Anstieg des osmotischen Potentials auf 383 kPa im Frühling angesehen werden. Dies wurde in Testmessungen vor Beginn dieser Untersuchung festgestellt (Gansert et al. 2001). Protonenentzug und Zunahme der osmotisch wirksamen Bestandteile des Kammerinhalts können nur auf Zu- und Abfuhr dieser Stoffe entlang des Xylems beruhen.

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

Schmitt & Liese (1993) stellten zudem bei Untersuchungen des Xylems von *Betula pendula* nach Verletzung keine Suberinbildung im Xylem während der Vegetationsperiode fest, wenn die verletzten Gewebe sich unter Wasser befanden. Da dies bei den hier durchgeführten Messungen der Fall war, kann davon ausgegangen werden, dass zumindest nicht durch Suberineinlagerung in das das Bohrloch umgebende Gewebe Veränderungen der Messwerte stattfanden.

Der Unterwasserzugang zum Xylem stellt daher ein hilfreiches Werkzeug zur Online-Analyse des Xylems und des Xylemsafts dar, durch den die Funktionsfähigkeit des Wasserferntransports im Stamm nicht wesentlich beeinträchtigt wird. Mit dieser Vorgehensweise ist es möglich, simultan an verschiedenen Stellen eines Baumes oder an vergleichbaren Positionen verschiedener Bäume Messungen vorzunehmen. Damit besteht die Möglichkeit, die zeitliche und räumliche Dynamik interner Transportprozesse über den Xylemsaft in einer stark erhöhten Auflösung zu erfassen.

Optische Sauerstoffmessungen, welche auf sauerstoffbindenden Luminophoren basieren, können sowohl in Flüssigkeiten als auch im Gasraum zuverlässig messen und können in Zukunft noch weiter miniaturisiert werden. Sie sind damit anderen Prinzipien der Sauerstoffmessung deutlich überlegen. So ist es vorstellbar, in Zukunft Xylemgewebe nur noch mit minimaler Invasivität anzustechen und so die am Sensorpunkt herrschenden Sauerstoffkonzentrationen noch höher auflösend als heute möglich zu ermitteln. Zudem ist schon heute die Erfassung weiterer Parameter möglich: Neben Sauerstoff können auch CO<sub>2</sub> sowie pH-Werte und Temperaturen photooptisch erfasst werden, per Hybridtechnik sogar bis zu zwei Faktoren gleichzeitig mit derselben Glasfaser. Diese Messtechnik wird momentan labortechnisch erprobt, weiter verfeinert und miniaturisiert und wäre für zukünftige Untersuchungen des Gaswechsels im Stammbereich gut geeignet.

#### 4.2.2 WECHSELNDE HYPOXIE IM XYLEM - SAUERSTOFFVERSORGUNG ÜBER DEN SAFTFLUSS

*In situ* Messungen der Sauerstoffkonzentration im Xylemsaft bei *Betula pendula* weisen durchgängig auf hypoxische Bedingungen hin. Die Messwerte bewegten sich dabei zwischen 40 und 75% der maximalen Wassersättigung mit Sauerstoff. Starke tägliche Schwankungen der Sauerstoffkonzentration während des Sommers und konstant hypoxische Verhältnisse im Winter legen die Vermutung nahe, dass der Xylem-Saftfluss maßgeblich zur Sauerstoffversorgung des Holzparenchyms beiträgt. Dies wirft die Frage auf, wie solche Gewebe überhaupt mit Sauerstoff versorgt werden.

Teilungsaktive Zellen des Stammes sowie parenchymatische Gewebe innerhalb des Kambiumrings sind notwendig für sekundäres Dickenwachstum, Speicherung der Assimilate und als Schutz gegen Emboliebildung in den leitenden Gefäßen. All diese Zellen betreiben einen regen Stoffwechsel und atmen. In Bäumen wird die Belüftung der lebenden Holzgewebe, insbesondere der Holzstrahlen, vor allem durch Interzellularräume aufrechterhalten. Diese sind als dreidimensionales Netzwerk zwischen den Parenchymzellen ausgeprägt (Hook et al. 1972, Larson 1994). Ein effektiver Gasaustausch durch das Interzellularsystem ist auf eine Kontinuität zwischen Phloem und Xylem durch Kambiumporen und nach außen über das Phellogen und die Lentizellen angewiesen. Phellogen-Poren mit einem Radius zwischen 10 und 100 nm wurden für *Alnus glutinosa* von Grosse und Mitarbeitern (Grosse 1997) bereits nachgewiesen. Sauerstofftransport radial in den Stamm und hinab zu den Wurzeln ist bei dieser Art nachweislich möglich. Die treibenden Kräfte für diesen Sauerstofftransport sind, neben der überall vorhandenen Diffusion entlang eines Konzentrationsgradienten, Thermoosmose und Knudsen-Diffusion (siehe Abbildung 89 und Abbildung 90: Grosse und Schröder 1985; 1986). Die ermittelten Durchmesser der Kambiumporen sind bei *A. glutinosa* viel größer als die des Phellogens. Daher stellt das Kambium keine unüberwindbare Barriere für den Gasaustausch dar. Hook et al. (1972) geben an, dass Interzellularen-Öffnungen im Bereich von 2 bis 5 µm essentiell für einen mehr oder minder ungehinderten Gasaustausch durch das Kambium von *Nyssa aquatica* L. und *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. sind.

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

Sauerstofftransport vom Stamm zur Wurzel wurde auch für *Betula pubescens* (Hook et al. 1972) und *B. pendula* (Grosse et al. 1992) festgestellt, wobei die Forschungsergebnisse auf einen radialen Gasaustausch durch Kambium und Lentizellen schließen lassen. Damit ist eine Kontinuität des Gasaustauschs bis in die Wurzel gewährleistet. Beide Birkenarten besitzen die gleiche Holzanatomie. Das Grundgewebe des Birkenstammes wird von toten libriformen Holzfasern gebildet (Grosser 1977, Schweingruber 1978). Paratracheales Kontaktparenchym ist nur als Einzelstrang ausgebildet, und das paratracheale Parenchym ist diffus verteilt. Die kleinumigen Gefäße haben kaum Tüpfelkontakt mit den libriformen Holzfasern (Braun 1970). Dies sorgt für eine gewisse Isolation der Gefäße vom umgebenden Gewebe. Die paratrachealen parenchymatischen Zellen stehen in engem Kontakt zu Tracheiden und Gefäßen, wohingegen sie wenig oder gar keinen Kontakt zum Interzellularraum besitzen.

Als Konsequenz daraus muss der Metabolismus dieser Gewebe mehr von der Sauerstoffversorgung durch in der **wässerigen** Phase gelösten Sauerstoff abhängen als von der radialen Diffusion des Sauerstoffs durch den Interzellularraum – oder die Gaswegigkeit des Xylemgewebes ist höher als bisher festgestellt.

Zumindest eine geringe Gaswegigkeit ins Stamminnere hinein muss vorhanden sein, wie das im August 2002 durchgeführte Experiment zeigte: Die Stickstoff-Begasung führte an der Stammoberfläche zu einem Absinken des Sauerstoffgehalts der stammumgebenden Luft auf etwa 50 % des normalerweise dort herrschenden atmosphärischen Niveaus. Daraufhin war ein reversibles Absinken der Sauerstoffkonzentration im Xylem zu beobachten, wobei jedoch, wie vorausgehend erläutert, eine Zunahme der Sauerstoffkonzentration mit Einsetzen und ein Rückgang bei Nachlassen des Saftflusses beobachtet werden konnte.

Infolgedessen existieren zwei Transportwege, die einen Gasaustausch zwischen Stamm und Umgebung zulassen und die das im Stamminnere gelegene Holzparenchym mit Sauerstoff versorgen:

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

1. Sauerstoff strömt als Gas durch die Interzellularen und versorgt so das Holzparenchym und vorgelagerte Gewebe.

2. Sauerstoff wird in gelöster Form im Xylemsaft mitgeführt. Auf diese Art und Weise werden vor allem die parenchymatischen Gewebe, welche durch aktive Sekretion von Osmotika in den Xylemsaft den Saftfluss aufrechterhalten, mit Sauerstoff versorgt (vgl. Gansert 2003, Sortz & Hietz 2006).

Bei der Interpretation aller hier vorgelegten Daten muss stets berücksichtigt werden, dass eine Gas-Dichtigkeit der LIPAX-Messkammer nur zur Rinde hin gewährleistet war. Etwaige Diffusionsprozesse im Xyleminneren konnten und sollten nicht unterbunden werden. Zudem wird durch das Bohrloch die Kambiumgrenze durchbrochen und so eine neue Gaswegigkeit geschaffen, welche allerdings durch das Auffüllen der Messkammer mit Wasser und den geringen Diffusionsgeschwindigkeiten von Gasen in Wasser nicht zu Messfehlern führen sollte.

#### **4.2.3 TAGESZYKLUS DER SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN DER BELAUBTEN PHASE**

Unter Berücksichtigung der beiden erläuterten Sauerstoff-Transportwege lassen sich die beobachteten täglichen Veränderungen der Sauerstoffkonzentration im Stamm plausibel erklären: Während der Nacht erfolgt durch das Interzellularensystem ein Sauerstoffeinstrom in den Stamm, welcher auch durch Thermoosmose-Prozesse angetrieben wird, da die Bedingungen für das Auftreten von Thermoosmose erfüllt sind:

1. Der Stamm ist wärmer als die umgebende Luft (Abbildung 80 C, S. 136).
2. Die Porendurchmesser des Phellogens liegen im Bereich der „mittleren freien Weglänge“  $\lambda$  für Sauerstoff (Grosse 1997).

Selbst unter isothermen Bedingungen kann ein Sauerstoffeinstrom in den Interzellularraum erfolgen, angetrieben von der Diffusion nach Graham („Grahams law of diffusion“; Frick et al. 1997), solange die mittlere molare Masse der Gase im Interzellularraum höher ist als die der Umgebungsluft und wiederum eine poröse Membran vorhanden ist, die die beiden unterschiedlichen Gasphasen voneinander trennt:

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

Durch Atmung der lebenden Gewebe ist eine  $\text{CO}_2$ -Anreicherung im Interzellularraum und damit eine Erhöhung der mittleren molaren Masse ( $M(\text{CO}_2) = 44 \text{ g/mol}$  im Vergleich zu  $M(\text{Luft}) = 28,96 \text{ g/mol}$ ) in dieser Gasphase zu erwarten. Im geschlossen begasten Aluminiumzylinder, in dem eine  $\text{O}_2$ -Anreicherung während der Stickstoff-Begasungsmessung festgestellt werden konnte, wird dieser Effekt eventuell abgemildert sein.

Durch einen Einstrom von Luft, respektive Sauerstoff, wird auch die wässrige Phase mit Sauerstoff angereichert. Die Sauerstoffkonzentration in der wässrigen Phase ist, wie schon erläutert, abhängig von der temperaturabhängigen Löslichkeit des Sauerstoffs in Wasser. Die wassergesättigten Zellwände des Apoplasten fungieren dabei als primäre Absorptionsmatrix für gasförmigen Sauerstoff. Die Diffusionsgeschwindigkeit von Sauerstoff in Wasser beträgt nur 1:10 000 gegenüber der Diffusionsgeschwindigkeit, die gasförmiger Sauerstoff in Luft erreicht (Lambers et al. 1998). Die typischen diurnalen Veränderungen im  $\text{O}_2$ -Gehalt der Stämme sind z.B. in Abbildung 80 illustriert und erhalten ihre Kausalinterpretationen wie folgt:

Ist kein Saftfluss vorhanden, entstehen Sauerstoff-Diffusionsgradienten von der Zellwand zum Lumen der saftgefüllten Tracheiden oder Gefäße. Der beobachtete Anstieg der Sauerstoffkonzentration um  $30 \mu\text{mol O}_2/\text{l}$  im flüssigkeitsgefüllten Bereich des Bohrlochs (Abbildung 80 A) wird durch die gesteigerte Sauerstofflöslichkeit bei absinkender Temperatur verursacht: Die Temperatur sinkt während der Zunahme der Sauerstoffkonzentration von  $15^\circ\text{C}$  auf  $11^\circ\text{C}$  (Abbildung 80 C).

Mit Einsetzen des Saftflusses verringern sich die Diffusionsgradienten und mit Sauerstoff angereicherter Xylemsaft fließt durch das Bohrloch. Dadurch kommt es zu einem raschen Anstieg der Sauerstoffkonzentration innerhalb von etwa 70 Minuten. Trotzdem bewegen sich die Sauerstoff-Konzentrationen noch immer deutlich im hypoxischen Bereich (ca. 50 % Sättigungsdefizit gegenüber der Umgebungsluft).

Während des Tages nimmt die Sauerstoffkonzentration kontinuierlich ab, da die Sauerstoffzehrung durch Atmungsprozesse des Stammparenchyms aufgrund der ansteigenden Temperaturen stetig zunimmt.

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

Zusätzlich wird eine radiale Sauerstoffnachlieferung stark vermindert, da nun der beschattete Teil des Stammes kühler ist als die Umgebungsluft, so dass sich der Effekt der Thermoosmose (Abbildung 89) umkehrt.

#### geschlossenes System

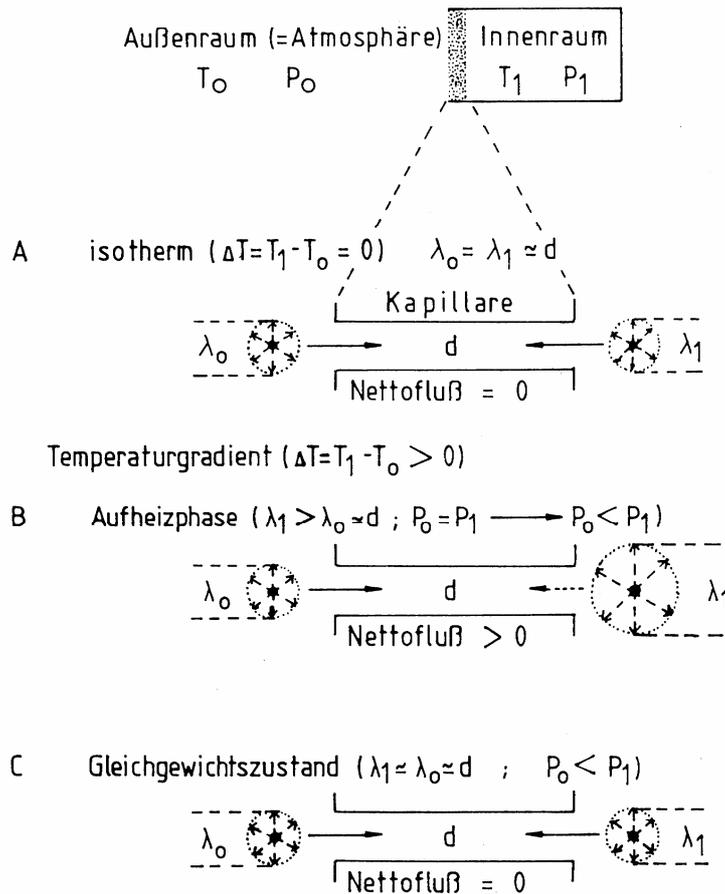


Abbildung 89: Thermoosmose, A: bei gleicher Innen- ( $T_1$ ) und Außentemperatur ( $T_0$ ), B:/C: bei höherer Innentemperatur ( $T_1 > T_0$ ),  $P$ : Druck innen ( $P_1$ ) und außen ( $P_0$ ),  $d$ : Kapillardurchmesser,  $\lambda$ : mittlere freie Weglänge innen ( $\lambda_1$ ) und außen ( $\lambda_0$ ) (nach Grosse (1997), verändert). Der Innenraum entspricht dem Interzellularraum.

Bei erhöhten Saftflussraten findet zudem ein verstärkter Transport von  $\text{CO}_2$  im Xylemsaft statt (Martin et al. 1994; Levy et al. 1999). Dies vermindert den radialen Einstrom von Sauerstoff in das Interzellularensystem auf der Basis der Graham'schen Gasströmung (Abbildung 90), weil als Folge des  $\text{CO}_2$ -Abtransports die mittlere molare Masse des Gasmischs im Interzellularraum sinken wird und damit der Sauerstoffeinstrom nach dem Diffusionsgesetz von Graham nachlässt.

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

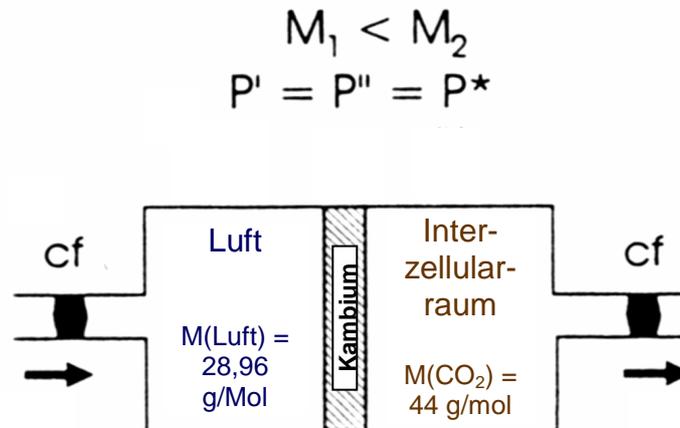


Abbildung 90: Diffusion nach dem Gesetz von Graham, *äußerer Atmosphärenraum* und *Interzellularraum* sind durch eine Membran ( $m$ ), im Baum das **Kambium**, voneinander getrennt. Die mittlere molare Masse der Luft ( $M_1$ :  $M(\text{Luft})=28,96 \text{ g/mol}$ ) ist geringer als die molare Masse von Luft in den Interzellularen, angereichert mit  $\text{CO}_2$  ( $M_2$ :  $M(\text{CO}_2)=44 \text{ g/mol}$ ),  $P'=P''=P^*$ : Es existieren keine Luftdruckunterschiede zwischen Atmosphäre und Stamminneren, Pfeil: Strömungsrichtung des Sauerstoffs (nach Grosse 1997, verändert)

Am Abend kommt es zu einer raschen Abnahme der Sauerstoffkonzentration und zum Auftreten starker Hypoxie, sobald der Saftfluss zum Erliegen kommt und die diffusive radiale Sauerstoffzufuhr auf dem Gasweg noch gering ist. Zu dieser Tageszeit sind die Temperaturen und damit die Atmungsaktivitäten der lebenden Gewebe im Holzkörper noch hoch, die Sauerstoffnachlieferung jedoch ist begrenzt, weil der radiale Sauerstofftransport immer noch ineffektiv ist. Zusätzlich wird über die Wurzeln nun besonders sauerstoffarmes Wasser aufgenommen, da auch im Boden zu dieser Zeit maximale Temperaturen erreicht werden. Dies führt zu einer maximalen Atmung der Bodenorganismen wie auch der lebendigen Wurzelgewebe. Gleichzeitig ist die Sauerstofflöslichkeit in Wasser temperaturbedingt reduziert. Die Hypoxie lässt nach, sobald während der Nacht der Sauerstoffeinstrom von außen wieder einsetzt und die Sauerstoffzehrung nachlässt. Damit beginnt der beschriebene Ablauf von neuem.

Auch die physikalische Änderung der Sauerstofflöslichkeit (von Willert et al. 1995) beim Aufstieg des Xylemsafts aus den Wurzeln, die im tagsüber vergleichsweise kühlen Erdreich das Wasser aufnehmen, in das tagsüber wärmere Xylem des Stamms und der Äste dürfte zu

einer Sauerstoffabgabe führen oder diese auch dann erleichtern, wenn im Boden niedrige Sauerstoffkonzentrationen vorherrschen.

#### 4.2.4 RINDEN-SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN, XYLEM-SAFTFLUSS UND TEMPERATUR

Auch die Sauerstoffkonzentrationen in der Rinde können durch Sauerstoffnachlieferungen über den Xylemsaft beeinflusst werden, wenn der Sauerstoffgradient zum umgebenden Luftraum experimentell abgesenkt wird. Für dieses im Jahre 2001 erstmals durchgeführte Experiment wurde ein Baum mit besonders hoher Xylem-Saftflussgeschwindigkeit ausgewählt. Durch Montage der LIPAX-Einheit auf und des Begasungszylinders um den Stamm wurde Rindenphotosynthese verhindert und ein reversibler Abschluss nach außen an den Messpunkten gewährleistet (vgl. Abbildung 29 S. 62), wohingegen bei in der Fragestellung ähnlichen Studien von Mancuso & Marras (2003) durch das Auftragen einer gasundurchlässigen Substanz auf die Rinde ein Gasaustausch irreversibel unterbunden wurde und keine Erholung des Systems untersucht werden konnte.

Die Sauerstoffnachlieferung unter dem Einfluss der extern erzeugte Hypoxie erfolgte hauptsächlich aus dem Stamminnenen durch ein Zusammenwirken von Xylem-Saftfluss, Temperaturanstieg, Gasaustauschprozessen – zwischen flüssiger und gasförmiger Phase – und Diffusion (Abbildung 81, Abbildung 82). Durch die konstante Stickstoffbegasung des luftdicht nach außen abgeschlossenen Stammabschnitts muss die messbare pflanzeninterne Sauerstoffzufuhr durch einen Sauerstoffaustrag aus dem Stamm in diesen abgeschlossenen Raum erfolgen. Dieser sich deutlich abzeichnende **Sauerstoffanstieg** im Luftraum um den Stamm lässt sich eindeutig **mit ansteigendem Xylem-Saftfluss** und **ansteigender Temperatur** synchronisieren. Eine entscheidende Rolle kommt auch hier der absinkenden Löslichkeit von Sauerstoff im Xylemsaft bei ansteigender Temperatur zu. Es ist davon auszugehen, dass durch den starken Temperaturanstieg am Morgen (z.B. des 19.8.2001, Abbildung 82, Lufttemperatur von 19,4°C auf 28,4°C innerhalb von zwei Stunden) die Löslichkeit von Sauerstoff im Xylemsaft abgesunken ist, wodurch es zu einem Ausstrom von Sauerstoff aus dem Xylemsaft in das umgebende Gewebe und schließlich in die umgebende Atmosphäre kommt. Dies konnte mit hoher zeitlicher Auflösung dargestellt werden. Wichtig für einen Sauerstoffaustrag aus der Rinde sind also zwei Faktoren:

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

- (1) der Xylem-Saftfluss, der für eine Nachlieferung von Sauerstoff im Xylemsaft sorgt
- (2) der Temperaturanstieg, der zu einer Freisetzung des Sauerstoffs aus dem wässrigen Milieu in die Gasphase führt.

Ein deutlicher Beleg für diese Deutung findet sich im Vergleich der drei aufgezeichneten Sauerstoffkonzentrationskurven: Die Sauerstoffkonzentration in der Rinde ist durch sauerstoffzehrende, von der Temperatur beeinflusste Stoffwechselprozesse vermindert und außerhalb der Rinde wird durch die kontinuierliche Stickstoff-Begasung die Sauerstoffkonzentration reduziert. Währenddessen ist in der LIPAX-Einheit, welche direkt über der Rinde montiert wurde und welche damit hauptsächlich durch den Sauerstoffaustrag durch die Rinde und kaum durch die Stickstoffbegasung beeinflusst wird, die Sauerstoffkonzentration am höchsten. Die Sauerstoffkonzentration in dieser aufgesetzten und nach außen hin luftdicht abgeschlossenen Kammer mit geringem Volumen stimmt damit sehr gut mit der im Interzellularenystem überein.

Wie besonders in Abbildung 81 für die Nacht des 21.8.2001 zu erkennen – zu diesem Zeitpunkt endete die Stickstoff-Begasung – steigen die Sauerstoffkonzentrationen in der Umgebungsluft und in den LIPAX-Einheiten unterschiedlich schnell an. Dies wird auch durch das in den LIPAX-Einheiten eingeschlossene Gasvolumen verursacht. Die sich in den Messapparaturen einstellenden Sauerstoffkonzentrationswerte können damit während des gesamten Messintervalls im Absolutwert leicht verschoben sein, nicht jedoch der zeitliche Verlauf der Messwertänderung. Eventuelle Beeinflussungen können sich auch durch den Anstieg der CO<sub>2</sub>-Konzentration in der im Zylinder eingeschlossenen Luft ergeben. Gasdiffusionsprozesse nach Graham werden dadurch im geringen Umfang gedämpft (vgl. Abbildung 90).

#### **4.2.5 JAHRESZEITLICHE VERÄNDERUNGEN DER XYLEM-SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN**

Die gasdichte Applikation der Sauerstoff messenden Optoden im Gasraum des Xylems ermöglichte es, an ein- und derselben Stelle im Stamm die Änderungen der Sauerstoffkonzentration für die Dauer eines gesamten Halbjahres in Hochauflösung aufzuzeichnen (vgl. 3.8 Sauerstoffkonzentrationen in der Gasphase des Xylems). Dabei

## DISKUSSION

### SAUERSTOFFKONZENTRATIONEN IN XYLEM, PHLOEM UND ATMOSPHERE

fiel auf, dass die Sauerstoffkonzentrationen, die im Gasraum, also innerhalb von ins Xylem gebohrten Löchern, gemessen wurden, während der belaubten Phase (bis Mitte September 2003) deutlich höher waren als in der unbelaubten Phase (ab November 2003 bis Anfang April 2004). Dies kann, wie bereits in den vorherigen Abschnitten ausführlich erläutert, auf die Versorgung des Xylembereichs mit Sauerstoff über den Xylemsaft erklärt werden.

Kommt der Saftfluss langfristig zum Erliegen, so sinkt nach und nach die Sauerstoffkonzentration im Holzkörper des Stammens (Phase zwischen September und November 2003), da Diffusion allein die durch sauerstoffzehrende Prozesse absinkende O<sub>2</sub>-Konzentration im Stamm nicht kompensieren kann.

Sinkt die Stammtemperatur jedoch stark ab, so beginnen sich ab einer Temperatur nahe des Gefrierpunkts, an dem Lebensprozesse nur noch äußerst verlangsamt stattfinden, Sauerstoffverbrauch sowie diffusive Sauerstoffnachlieferung auszugleichen. Bei noch tieferen Temperaturen kehren sich die Verhältnisse um: Die Sauerstoffkonzentration nimmt zu. Dies kann unter anderem auf das Ausgasen von Sauerstoff beim Gefrieren des im Gewebe verbliebenen Wassers zurückgeführt werden (Tammann & Krige 1925). Erst wenn die Stammtemperatur wieder ansteigt, sinken die Sauerstoffkonzentrationen erneut ab.

Im Frühjahr 2004 kam es vor Einsetzen des Saftflusses zu einem starken Abfall der Sauerstoffkonzentration auf nahezu konstant 2% der Umgebungs-Sauerstoffkonzentration (also auf 0,04 Volumenprozent Sauerstoff, vgl. Abbildung 88), der mit der Mobilisierung von Speicherstoffen und dem Beginn der Blutungstätigkeit (eigene Beobachtung) synchronisiert werden konnte. Die hier ablaufenden Prozesse sind in hohem Maße stoffwechselintensiv und damit sauerstoffzehrend.

Nach Einsetzen des Saftflusses Mitte April 2004 konnte eine gleichzeitig einsetzende, anfangs noch reversible Zunahme der Xylem-Sauerstoffkonzentration bei ansteigender Temperatur beobachtet werden, welche nur mit einer Sauerstoffversorgung über den Xylemsaft stichhaltig erklärt werden kann (vgl. Abbildung 46 und Abbildung 88). Dieser Anstieg muss die Veratmung des Sauerstoffs in den besonders im Frühjahr aktiven, lebenden Geweben (Parenchyme und Kambium) überkompensieren.

Schmitt und Liese (1993) stellten bei Untersuchungen an *Betula pendula* fest, dass im Winter keine Suberinbildung im Xylem nach Verletzungen stattfindet. Somit können Veränderungen in der Xylemanatomie durch Suberineinlagerung weitgehend ausgeschlossen werden. Eine Beobachtung der Sauerstoffkonzentrationen im Xylem ist demnach insbesondere im Winter auch durch Messungen in gasgefüllten Hohlräumen möglich. Im Sommer hingegen wurden laut Schmitt und Liese (1993) nach 6 Wochen bereits Einlagerungen amorpher und fibrillärer Ablagerungen in axilare Parenchymzellen beobachtet.

Mit sehr vielen und teilweise neu konzipierten Sensoren wurde über mehrere Jahre und zu allen Jahreszeiten der Xylem-Saftfluss an bis zu acht Bäumen gleichzeitig gemessen. Räumliche und zeitliche Variabilitäten wurden aufgezeigt, die Kausalität der Dynamik des Saftflusses in Abhängigkeit von Umweltparametern wird ebenso erkennbar wie saisonale und jährliche Umsätze quantifiziert wurden.

Durch den Xylem-Saftfluss werden die im Xylemsaft gelösten Stoffe pflanzenintern verteilt und die Pflanze entsprechend mit den Substanzen versorgt, die für ihr Wachsen und Gedeihen notwendig sind. Im Rahmen dieser Forschungsarbeit wurde die Sauerstoffversorgung im Stamm an exemplarisch ausgewählten Birken näher untersucht.

Das Xylem, welches hauptsächlich dem Wassertransport dient, besitzt bei allen Pflanzen einen metabolisch aktiven Anteil, welcher mit Sauerstoff versorgt werden muss. Hier wird auf Basis neu entwickelter Messanordnungen die diurnale und saisonale Variabilität der Sauerstoffumsätze deutlich. Diese sind, wie der Saftfluss, verknüpfbar mit Umweltparametern. Sowohl beim Xylem-Saftfluss als auch bei den Sauerstoffkonzentrationen liegt eine hohe situationsbedingte Variabilität mit dem Ergebnis einer ausgeprägten zeitlicher Dynamik zwischen ausgeglichenen Bedingungen und prekären Versorgungssituationen vor: Hiernach sind sowohl Wasser- als auch Sauerstoff-Stress prinzipiell möglich und wurden auch während der Messkampagne gelegentlich beobachtet. Offensichtlich wurde jedoch der kritische Bereich bei den untersuchten Baumindividuen nicht überschritten (Ausnahme könnte hier Baum 4 sein, der von Anfang an etwas „schwächelte“).

Die Verschränkung der verschiedenen Versorgungsprozesse der Pflanzenorgane in hoher kurz- wie langfristiger Dynamik ist die Norm unter variablen Umweltbedingungen. Trotz ihrer Komplexität ist sie analysierbar und – in weiterführenden Studien – abstrahierbar.

Voraussetzung für die Erforschung solch hochkomplexer und mit hoher Dynamik behafteter Vorgänge ist eine hochauflösende, langzeitstabile und miniaturisierte Sensorik, die in hinreichendem Umfang appliziert und mit einer hoch entwickelten Datenerfassung und -auswertung kombiniert wird. Die vorliegende Arbeit zeigt, dass ein solcher „bottom-up“-Ansatz möglich ist und einen ebenso aufwändigen bzw. noch aufwändigeren „top-down“-Ansatz sinnvoll ergänzt: Die der pflanzlichen Umsatz- und Wachstumsdynamik zugrunde liegenden Mechanismen werden „bottom-up“ aufgedeckt und führen so zu Möglichkeiten, die ökophysiologische Bedingtheit der „top-down“ großräumig quantifizierbare Ökosystemdynamik funktional zu erklären.

---

## 5 ZUSAMMENFASSUNG

---

Bei Freilandmessungen im Neandertal (bei Düsseldorf) wurden Sauerstoffkonzentrationen im Xylem, im Rindengewebe sowie im darüber liegenden Gasraum in Abhängigkeit vom Saftfluss und von klimatischen Einflüssen (Strahlung, Temperatur, Bodenfeuchte) bei Birke (*Betula pendula*) exemplarisch im Spätsommer 2000 sowie durchgängig von Mai 2001 bis Dezember 2004 untersucht. Geeignete Messmethoden wurden hierzu neu entwickelt und ausführlich im Freiland erprobt (Applikationskammern, hochauflösende Saftfluss-Sensoren).

Wasserumsätze wurden mit der Granier-Methode sowie mit der „stem heat balance“-Methode bestimmt, Sauerstoffkonzentrationen wurden mit einer neuartigen, erstmals an Gehölzen eingesetzten Messmethode photooptisch ermittelt (Messung der Lumineszenzzeit einer sauerstoffempfindlichen Luminophoren-Beschichtung an der Spitze einer Glasfaser). Die photooptischen Sauerstoff-Sensoren wurden mit Hilfe von spezifisch dafür entwickelten luft- und wasserdichten Edelstahlkammern am Stamm der Birke fixiert. Messungen erfolgten im wässrigen Milieu sowie in der Gasphase. Zur Sensorapplikation unter Wasser wurde ein in das leitende Xylemgewebe gebohrtes Loch genutzt. Kavitationen beim Anbohren wurden durch Wassernachlieferung während des Bohrvorgangs minimiert. Der Kammerinhalt stand nach der Bohrung durch den Xylem-Saftfluss im direkten Austausch mit dem Xylemsaft. Gasphasenmessungen erfolgten in einem mit dem Interzellularraum in Verbindung stehenden luftgefüllten Hohlraum. Die Sauerstoffmessungen in den nach außen hin luft- und wasserdicht abschließenden Kammern sind aufgrund des photooptischen Messprinzips unabhängig von Strömungsgeschwindigkeiten und verbrauchen keinen Sauerstoff, da die O<sub>2</sub>-Sensoren im thermodynamischen Gleichgewicht mit der Umgebung stehen. Mit dieser Messmethodik ist eine hohe räumliche und zeitliche Auflösung möglich.

Für langfristige Messungen im Xylem wurden zusätzlich Applikationseinrichtungen entwickelt, getestet und eingesetzt, die mehrmonatige Erfassungen der Sauerstoffkonzentrationen in gasgefüllten Hohlräumen des Xylems ermöglichten, schnell und einfach zu montieren und zu versetzen waren und nicht von der Rindenatmung beeinflusst wurden.

In der wässrigen Phase ermittelte Sauerstoffkonzentrationen wurden auf die Mengen an löslichem Sauerstoff bezogen, die Wasser bis zur Sättigungsgrenze aufnehmen kann,

## ZUSAMMENFASSUNG

zusätzlich erfolgte eine Temperaturkorrektur der Messwerte und eine Umrechnung in molare Konzentrationen. Minimale O<sub>2</sub>-Konzentrationen von 80 µmol/l (etwa 10% O<sub>2</sub>-Sättigung bei 12°C) wurden dann gemessen, wenn der Saftfluss zum Erliegen kam. Maximalwerte zwischen 320 und 360 µmol O<sub>2</sub>/l (dies entspricht etwa 30% O<sub>2</sub>-Sättigung bei 16°C) wurden mittags erreicht. Es lagen durchgehend hypoxische Verhältnisse im Birkenstamm vor. Hypoxische Verhältnisse sind auch im Rindengewebe feststellbar. Allerdings ist die Hypoxie in der Rinde nur schwach ausgeprägt (20 Volumenprozent Sauerstoff – bezogen auf die 21% Sauerstoff der Atmosphäre). Temperaturabhängigkeiten der Sauerstofflöslichkeit in Wasser erklären diese Sauerstoffkonzentrationsschwankungen nicht allein. Vielmehr sprechen Synchronität zwischen Einsetzen des Saftflusses und Anstieg der Sauerstoffkonzentration für eine Sauerstoffversorgung, zumindest der gefäßnahen Parenchyme des Xylems, über im Xylemsaft mitgeführten Sauerstoff. Der Xylemsaft wird dabei über Prozesse der Diffusion sowie der Thermoosmose über das Interzellularenetzwerk im Wurzelholz und in den proximalen Stammbereichen mit Sauerstoff beladen. Dieser Vorgang zeigt eine tageszeitliche Rhythmik. Diurnale Schwankungen sind über die Temperaturabhängigkeit der Thermoosmose sowie, durch veränderte Gaszusammensetzungen im Interzellularraum, als Folge von Diffusion nach dem Gesetz von Graham erklärbar. Nachts kommt es zu einem verstärkten radialen Einstrom des Sauerstoffs, wenn der Stamm wärmer als die Umgebungsluft ist. Am Tag verstärken sich durch erhöhte Sauerstoffzehrung mit ansteigender Temperatur im Holzparenchym die hypoxischen Verhältnisse im Stamminneren. Am Abend treten die stärksten Hypoxien auf, wenn die Sauerstoffnachlieferung über den Xylemsaft zum Erliegen kommt, während der radiale Sauerstofftransport zur Versorgung des Holzparenchyms nicht ausreicht.

Messungen unter herabgesetzter Sauerstoffkonzentration (durch Stickstoffbegasung eines die Stammbasis umgebenden Zylinders) zeigten, dass es bei Sauerstoffkonzentrationen um zehn Volumenprozent (also 50 % der Sauerstoffausgangskonzentration unter natürlichen Bedingungen in der den Stamm umgebenden Luft) zu einem Sauerstofftransport in die Atmosphäre kommt, der mit Saftfluss und ansteigender Temperatur synchronisiert werden kann und damit die Möglichkeit eines Sauerstofftransports über den Xylemsaft bestätigt. In diesem Zusammenhang konnte auch berechnet werden, wie sich nachts die Sauerstoffkonzentration ändert: Regressionsgeraden für temperaturabhängige Atmungsprozesse geben sehr gut die Sauerstoffabnahme zwischen 22:00 Uhr und 6:00 des

Folgetages wieder, also in einem Zeitraum, wo kein Xylem-Saftfluss messbar ist.

Sauerstoffkonzentrationen, die innerhalb von ins Xylem gebohrten Hohlräumen über die gesamte zweite Jahreshälfte 2003 bis ins Frühjahr 2004 aufgezeichnet wurden, belegen den Zusammenhang zwischen Saftfluss und O<sub>2</sub>-Versorgung des Xylemkörpers auch langfristig: Kommt der Saftfluss nach Ende der Belaubungsphase im Herbst zum Erliegen, so sinkt auch der Sauerstoffgehalt im Xylem längerfristig ab, und zwar so lange, bis Sauerstoffzehrung und diffusive Nachlieferung sich beim Absinken der Temperaturen und bei der damit einhergehend absinkenden Atmung der lebenden Zellen kompensieren. Umgekehrt steigt die Xylem-Sauerstoffkonzentration im Frühjahr nach einem Minimum während der Blütungsphase synchron zum Einsetzen des Xylem-Saftflusses wieder an.

Erstmals wurden im Rahmen dieser Arbeit Saftflussmessungen im Radialprofil mit einem Granier-Sensorpaar, das je vier Messpunkte pro Sensornadel besitzt, durchgeführt. Die mit diesen Speziensensoren ermittelten Ergebnisse belegen einen höheren Saftfluss in den äußeren beiden Zentimetern des Xylemgewebes, gleichzeitig ist jedoch auch die Saftleitung in den nach innen folgenden zwei Zentimetern nachweisen. Zudem wiesen die mit solchen Speziensensoren gewonnenen Messergebnisse nach, dass durch die für die Sauerstoffmessungen notwendigen Manipulationen der Xylem-Saftfluss innerhalb der Messperiode nicht oder nur im nicht messbaren Maßstab beeinflusst wurde.

Die mit der Graniermethode ermittelten Saftfluss-Werte wurden durch Messdaten von Saftflussmanschetten ergänzt: So war es möglich, auch nichtinvasiv den Saftfluss an Bäumen bis zu einem gewissen Maximaldurchmesser zu bestimmen.

---

## 6 LITERATUR

---

- Aschan G. (1998): Mikroklima, Energiebilanz und Wasserumsatz von tropischen und extratropischen Wäldern. Dissertation im Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik, Abteilung Geobotanik, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Tectum Verlag, Band 159, Marburg.
- Aschan G., Wittmann C., Pfanz H. (2001): Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees* **15**, 431-437.
- Backes K. (1996): Der Wasserhaushalt vier verschiedener Baumarten der Heide-Wald-Sukzession. Cuvillier, Göttingen.
- Banfi E., Consolino F. (1999): Der große Naturführer: Bäume. Neuer Kaiser Verlag, Klagenfurt.
- Bauch J., Shigo A.L. & Starck M. (1980): Wound effects in the xylem of *Acer* and *Betula* species. *Holzforschung* **34**, 153 – 160.
- Böhlmann D. (1994): Botanisches Grundpraktikum zur Phylogenie und Anatomie. UTB 1787, Wiesbaden (Quelle & Meyer).
- Braun H.J. (1970): Handbuch der Pflanzenanatomie Vol. IX: Funktionelle Histologie der sekundären Sprossachse I. Das Holz. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Breuninger C. (2006): Der Xylem-Saftfluss von *Salix caprea* und *Carpinus betulus* auf flachgründigem Rendzina-Standort im Spätfrühjahr und Sommer. Diplomarbeit im Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik, Abteilung Geobotanik, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.
- Buchel H.B., Grosse W. (1990): Localization of the porous partition responsible for pressurized gas transport in *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Tree Physiol.* **6**:247 – 256.
- Burgdorf M. (1999): Vergleichende Gaswechsellmessungen an Linden-, Hainbuchen- und Ahornblättern unter gleichen Standortbedingungen. Diplomarbeit im Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik, Abteilung Geobotanik, Heinrich-

## LITERATUR

Heine-Universität Düsseldorf.

- Burgdorf M., Gansert D., Lösch R. (2003): In situ measurement of oxygen concentrations in the sapwood of woody plants and their relation to xylem sap flow. In: Tognetti R, Raschi A (eds.) Proc. 5th Int. Workshop on Plant water relations and sap flux measurements, pp 163 – 183. Fondazione per la Meteorologia Applicata, Firenze, Italy.
- Busch J. (2000): Gaswechsel und strukturelle Anpassungen einheimischer Seggen unter dem Einfluss unterschiedlicher edaphischer und atmosphärischer Standortbedingungen. Dissertation im Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik, Abteilung Geobotanik, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Cuvillier, Göttingen.
- Calissendorf C. & Gardner W. H. (1972): A temperature compensated leaf psychrometer for in situ measurements of water potential. In: Psychrometry in water relations, Brown R.W. & van Haveren B.P. (Eds.) Utah agricultural experiment station, Utah State University, Logan, 224 – 228.
- Cermák J., Nadezhdina N. (1998): Sapwood as a scaling parameter – defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow ? *Annales des Sciences Forestières* **55**, 509 – 521.
- Cermak J., Cienciala E., Kucera J., Hällgren J.-E. (1991): Radial velocity profiles of water flow in trunks of Norway spruce and oak and the response of spruce to severing. *Tree Physiology* **10**, 367 – 380.
- Clearwater M.J., Meinzer F.C., Andrade J.L., Goldstein G. & Holbrook N.M. (1999): Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology* **19**, 681 – 687.
- del Hierro A.M., Kronberger W., Hietz P., Offenthaler I., Richter H. (2002): A new method to determine the oxygen concentration inside the sapwood of trees. *J. Exp. Bot.* **53**, 559 – 563.
- Delta-T Devices (1998): Theta Probe Soil Moisture Sensor, Type ML2 User Manual ML2-UM-1. Cambridge, England.

## LITERATUR

- Dixon M.A. & Tyree M.T. (1984a): Concurrent measurements of stem density, leaf and stem water potential, stomatal conductance and cavitation of a sapling of *Thuja occidentalis* L., *Plant Cell Environment* **7**, 615 – 618.
- Dixon M.A. and Tyree M.T. (1984b): A new stem hygrometer, corrected for temperature gradients and calibrated against the pressure bomb. *Plant Cell Environ.* **7**, 693 – 697.
- Edwards W.R.N. & Booker R.E. (1984): Radial Variation in the Axial Conductivity of *Populus* and its Significance in Heat Pulse Velocity Measurement. *J. Exp. Bot.* **35**, 551 – 561
- Eklund L. (1990): Endogenous levels of oxygen, carbon dioxide and ethylene in stems of Norway spruce trees during one growing season. *Trees* **4**, 150 – 154.
- Eklund L. (1993): Seasonal variations of O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, and ethylene in oak and maple stems. *Can. J. For. Res.* **23**, 2608 – 2610.
- Eklund L. (2000): Internal oxygen levels decrease during the growing season and with increasing stem height. *Trees* **14**, 177 – 180.
- Ellenberg, H. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa, *Scripta Geobotanica* Vol. 18, 2. Auflage
- Ellenberg H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Auflg. Ulmer Verlag, Stuttgart. 1096 p
- Frick H.J., Woermann D. & Grosse W. (1997): How tree roots gather oxygen from soil for energy supply by respiration. *Zeitschrift für Naturforschung* **52**, 824 – 827.
- Fromm J.H., Sautter I., Matthies D., Kremer J., Schumacher P., Ganter C. (2001): Xylem Water Content and Wood Density in Spruce and Oak Trees Detected by High-Resolution Computed Tomography. *Plant Physiology* **127**, 416 – 425.
- Gansert D (2003): Xylem sap flow as a major pathway for oxygen supply to the sapwood of birch (*Betula pubescens* Ehr.). *Plant, Cell and Environment* **26**, 1803 – 1814.
- Gansert D. (2004): A new type of cuvette for the measurement of daily variation of CO<sub>2</sub>

## LITERATUR

- efflux from stems and branches in controlled temperature conditions. *Trees* **18**, 221 – 229.
- Gansert, D. & Burgdorf, M. (2005): Effects of xylem sap flow on carbon dioxide efflux from stems of birch (*Betula pendula* Roth). *Flora* **200**, 444 – 455.
- Gansert D., Burgdorf M. & Lösch R. (2001): A novel approach to *in situ* measurements of oxygen concentration in the sapwood of woody plants. *Plant Cell & Environment* **24**, 1055 – 1064.
- Godet J.-D. (1986): *Gehölzfürer Bäume und Sträucher*, Arboris-Verlag, Hinterkappelen / Bern, 216 S.
- Granier A. (1985): Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières* **42**, 193 – 200.
- Granier A., Bobay V., Gash J.H.C., Gelpe J., Saugir B., Shuttleworth W.J. (1990): Vapor flux density and transpiration rate comparaisons in a stand of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Les Landes forest. *Agric For Meteorol* **51**, 309 – 319.
- Granier A., Anfodillo T., Sabatti M., Cochard H., Dreyer E., Tomasi M., Valentini R., Breda N. (1994): Axial and radial water flow in the trunks of oak trees : a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiology* **14**, 1383 – 1396.
- Grime V.L., Morison J.I.L., Simmons L.P. (1995): Including the heat storage term in sap flow measurements with the stem heat balance method. *Agric For Meteorol* **74**, 1 – 25.
- Grosse W. (1997): Gas transport in trees. In: *Trees – Contributions to Modern Tree Physiology* (eds H. Rennenberg, W. Eschrich & H. Ziegler), pp. 57 – 74. Backhuys Publishers, Leiden.
- Grosse W. & Schröder P. (1985): Aeration of the roots and chloroplast-free tissues of trees. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **98**, 311 – 318.
- Grosse W. & Schröder P. (1986): Pflanzenleben unter anaeroben Umweltbedingungen, die physikalischen Grundlagen und anatomischen Voraussetzungen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **99**, 367 – 381.

## LITERATUR

- Grosse W., Frye J. & Lattermann S. (1992): Root aeration in wetland trees by pressurized gas transport. *Tree Physiology* **10**, 285 – 295.
- Grosser D. (1977): *Die Hölzer Mitteleuropas*. Springer, Berlin.
- Hacke U. & Sauter J. J. (1996): Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. *Oecologia* **105**, 435 – 439.
- Haensler J. (1997): Bodenatmung in verschiedenen Vegetationskomplexen des Neandertals. Diplomarbeit, Abteilung Geobotanik, Universität Düsseldorf.
- Hook D.D., Brown C.L. & Wetmore R.H. (1972): Aeration in trees. *Botanical Gazette* **133**, 443 – 454.
- Jurzitza, G. (1987): Anatomie der Samenpflanzen. Thieme, Stuttgart.
- Kimmerer T.W. & Stringer M.A. (1988): Alcohol dehydrogenase and ethanol in the stem of trees. *Plant Physiology* **87**, 693 – 697.
- Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen (1989): Hrsg.:Der Minister für Umwelt, Raumordnung und Landwirtschaft des Landes Nordrhein-Westfalen.
- Kren, V. (1988): Biotopmanagementplan NSG Neandertal und LSG Fraunhofer Steinbruch, Band I – Allgemeine Grundlagen – Zustandserfassung Teil A, i.A. Kreis Mettmann. Untere Landschaftsbehörde, Stand November 1988.
- Köckenberger W., Pope J.M., Xia Y., Jeffrey K.R., Komor E., Callaghan P.T. (1997): A non-invasive measurement of phloem and xylem water flow in castor bean seedlings by nuclear magnetic resonance microimaging. *Planta* **201**, 53 – 63.
- Köstler J. N., Brückner E., Bibelriether H. (1968): Die Wurzeln der Waldbäume. Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- Köstner B., Granier A. & Cermak J. (1998): Sapflow measurements in forest stands: methods and uncertainties. *Annales des Sciences Forestières* **55**, 13 – 27.

## LITERATUR

- Kubota M., Tenhunen J., Zimmermann R., Schmidt M., Adiku S., Kakubari Y. (2005): Influences of environmental factors on the radial profile of sap flux density in *Fagus crenata* growing at different elevations in the Naeba Mountains, Japan. *Tree Physiology* **25**, 545 – 556.
- Künstle E. & Mitscherlich G. (1977): Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischwaldbestand im Schwarzwald. IV. Bilanz. *Allg. Forst- u. Jagtztg.* **148**, 227 – 239.
- Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. (1998): *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York.
- Lang A.R.G. (1967): Osmotic coefficients and water potentials of sodium chloride solutions from 0 to 40°C. *Austr. J. Chem.* **20**, 2017 – 2023.
- Lang S. (1999): Ökophysiologische und anatomische Untersuchungen zum Saftfluss in verschiedenen Splintholzbereichen von *Fagus Sylvatica* L. Zur Erlangung des Akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften an der Fakultät für Bio- und Geowissenschaften der Universität Karlsruhe (TH) genehmigte Dissertation.
- Larson P.R. (1994): *The vascular cambium, development and structure*. Springer, Berlin.
- Levy P.E., Meir P., Allen S.J. & Jarvis P.G. (1999): The effect of aqueous transport of CO<sub>2</sub> in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiology* **19**, 53 – 58.
- Lu P., Müller W.J., Chacko E.K. (2000): Spatial variations in xylem sap flux density in the trunk of orchard-grown, mature mango trees under changing soil water conditions. *Tree Physiology* **20**, 683 – 692.
- Lösch R. (2001): *Wasserhaushalt der Pflanzen*. Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- Mancuso S. & Marras A. M. (2003): Different pathways of oxygen supply in the sapwood of young *Olea europaea* trees. *Planta* **216**, 1028 – 1033.
- Martin T.A., Teskey R.O. & Dougherty P.M. (1994): Movement of respiratory CO<sub>2</sub> in stems of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings. *Tree Physiology* **14**, 481 – 495.

## LITERATUR

- Motzer, T. (2003): Bestandesklima, Energiehaushalt und Transpiration eines tropischen Bergregenwaldes (Süd-Ecuador). *Mannheimer geographische Arbeiten* **56**, Mannheim.
- Nadezhdina N., Cermák 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 Physiology* **22**, 907 – 918.
- Oberdorfer (1994): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. 7. Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Passioura J.B. (1982): Drought and drought tolerance in: Drought tolerance in higher plants: genetical, physiological and molecular biological analysis. Belhassen E. (Ed.), Kluwer Academic Publishers, 1 – 5.
- Pausch R.C., Grote E.E., Dawson T.E. (2000): Estimating water use by sugar maple trees: considerations when using heat-pulse methods in trees with deep functional sapwood. *Tree Physiology* **20**, 217 – 227.
- Petty J.A. (1978): Fluid flow through vessels of birch wood. *J. Exp. Bot.* **29**, 1463 – 1469.
- Pfanz H (1999): Photosynthetic performance of twigs and stems of trees with and without stress. *Phyton* **39**, 29 – 33.
- Pfanz H. & Aschan G. (2001): The existence of bark and stem photosynthesis and its significance for the overall carbon gain: an eco-physiological and ecological approach. *Prog. Bot.* **62**, 477 – 510.
- Pfanz H., Aschan G., Langenfeld-Heyser R., Wittmann C., Loose M. (2002): Ecology and ecophysiology of tree stem photosynthesis: corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* **89**, 147 – 162
- PreSens (1999): *Instruction Manual Microx 1*. Regensburg, Germany.
- PreSens (2001): *Instruction Manual Microx TX*. Regensburg, Germany.
- PreSens (2002): *Instruction Manual Microx TX 2*. V. 4.16, Regensburg, Germany.

## LITERATUR

- PreSens (2003): Instruction Manual Microx TX 3. V. 5.20, Regensburg, Germany.
- Perämäki M., Vesala T., Nikinmaa E. (2001): Analyzing the applicability of the heat balance method for estimating sap flow in boreal forest conditions. *Boreal Forest Research* **6**, 29 – 43.
- PWS Inc. (ohne Jahresangabe): Temperature corrected stem hygrometer instruction manual. Plant Water Status Instruments Inc. Guleph, Ontario, Canada.
- Richter D. (1977): Ruhrgebiet und Bergisches Land. Zwischen Ruhr und Wupper. Sammlung Geologischer Führer 55, 2. Auflage, Gebr. Borntraeger, Berlin.
- Richter D. (1996): Ruhrgebiet und Bergisches Land. Zwischen Ruhr und Wupper. Sammlung Geologischer Führer 55, 3. Auflage, Gebr. Borntraeger, Berlin.
- Richter G. & Lösch R. (1996): Flora und Vegetation des Fraunhofer Steinbruchs, Erkrath, Kreis Mettmann. *Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **52** , 83-120.
- Romberger J.A. Hejnovicz Z., Hill J.F. (1993): Plant Structure: Function and Development. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Rothmaler W. (1991): *Exkursionsflora*, Band 3, Atlas der Gefäßpflanzen. Volk & Wissen, Berlin.
- Rokitta M., Peuke A.D., Zimmermann U., Haase A. (1999): Dynamic studies of phloem and xylem flow in fully differentiated plants using fast NMR microimaging. *Protoplasma* **209**, 126 – 131.
- Russow E. (1882): Über den Inhalt der parenchymatischen Elemente der Rinde vor und während des Knospenaustriebes und Beginns der Cambiumthätigkeit im Stamm und Wurzel der einheimischen Lignosen. *Sitzungsber. Naturforsch. Ges. Univ. Dorpater* **6**, 350 – 389.
- 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.
- Schmidt M. W. T. (1997): Dynamik des Xylemsaftflusses von Birken an flachgründigen

## LITERATUR

- Standorten im Frühjahr und Frühsommer. Diplomarbeit in der Abteilung Geobotanik der Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Schmitt U. & Liese W. (1993): Response of xylem parenchyma by suberization in some hardwoods after mechanical injury. *Trees* **8**, 23 – 30.
- Schüttler, A. (1952): Der Landkreis Düsseldorf-Mettmann (Die Landkreise in Nordrhein Westfalen, Bd. 1). Ratingen.
- Schweingruber F.H. (1978): Mikroskopische Holzanatomie. Zürcher AG, Zug.
- Shigo A.L. & Dudzik K.R. (1985): Response of uninjured cambium to xylem injury. *Wood Sci. Technol.* **19**, 195 – 200.
- Slayter R.O. & Taylor S.a. (1960): Terminology in plant-soil-water relations. *Nature* **187**, 922 – 924.
- Smith D.M., Allen S.J. (1996): Measurement of sap flow in plant stems. *J. Exp. Bot.* **47**, 1833 – 1844.
- Sortz J. & Hietz P. (2006): Gas diffusion through wood: implication for oxygen supply. *Trees* **20**, 34 – 41.
- Spanner D.C. (1951): The peltier effect and its use in the measurement of suction pressure. *J. Exp. Bot.* **2**, 145 – 168.
- Sperry J.S. & Saliendra N.Z. (1994): Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment* **17**, 1233 – 1241.
- Sperry J.S. & Tyree M.T. (1988): Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol.* **88**, 581 – 587.
- Steinberg, S. L., McFarland M. J. & Worthington J. W. (1989): Comparison of trunk and branch sap flow with canopy transpiration in pecan. *J. Exp. Bot.* **41**, 653 – 659.
- Stöhr A. (1998): Die Wechselbeziehungen zwischen Transpirationsstrom und Wasserpotential von *Fraxinus excelsior* - Stämmen und dem Standortklima, dem Gaswechselverhalten und der Wasserversorgung des Kronenraumes. Diplomarbeit im Institut für

## LITERATUR

ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik, Abteilung Geobotanik, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.

- Stöhr A. (2003): Der Wasserhaushalt von *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* in einem Eschen-Ahorn-Schluchtwald. Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät im Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik, Abteilung Geobotanik, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.
- Stöhr A. & Lösch, R. (2004): Xylem sap flow and drought stress of *Fraxinus excelsior* saplings. *Tree Physiol.* **24**, 169 – 180.
- Strand V.V. & Weisner S.E.B. (2002): Interactive effects of pressurized ventilation, water depth and substrate conditions on *Phragmites australis*. *Oecologia* **131**, 490 – 497.
- Tammann G. & Krige G.J.R. (1925): Die Gleichgewichtsdrucke von Gashydraten. *Z. Anorg. Allg. Chem.* **146**, 179 – 195.
- Trockenbrodt M. (1995): Die Wurzelrinde von *Betula pendula* Roth: Anatomie, Entwicklung, Identifizierung. *Flora* **190**, 315 – 321.
- Tyree M.T. (1997): The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1753 – 1765.
- Tyree M.T. & Dixon M.A. (1986): Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiologia Plantarum* **66**, 397 – 405.
- Tyree M.T. & Sperry J.S. (1988): Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiology* **88**, 574 – 580.
- Tyree M.T. & Zimmermann M.H. (2002): *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer, Heidelberg
- Van As H., Schaasma T.J., Blaakmeer J. (1986): Application of NMR to water flow and balance in plants. *Acta Horticulturae* **174**, 491 – 495.

## LITERATUR

- Van Bavel M.G. (1993): Flow2 Sap Flow System installation and operation Manual. Dynamax Inc. Houston TX, USA.
- Van Bavel M.G. (1999): Flow2 Sap Flow System installation and operation Manual. Dynamax Inc. Houston TX, USA.
- Von Willert, D.J., Matyssek, R., Herppich, W. (1995): Experimentelle Pflanzenökologie. Stuttgart, Thieme.
- Vogt U.K. (1998): Strukturell-funktionelle Koordination von Wasserleitung und Transpiration als Grundlage des hydrologischen Konstitutionstypus bei Kräutern, Stauden und Sträuchern. Dissertation im Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik, Abteilung Geobotanik, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Cuvillier, Göttingen.
- Vogt, U.K. (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, U.K., Lösch, R. (1999): Stem water potential and leaf conductance: a comparison of *Sorbus aucuparia* and *Sambucus nigra*. *Phys. Chem. Earth Pt. B* **24**, 121 – 124.
- Wagenführ R. (1996): Holzatlas. Fachbuchverlag Leipzig.
- Wei C., Steudle E. & Tyree M.T. (1999): Water ascent in plants: do ongoing controversies have a sound basis? *Trends in Plant Science* **4**, 372 – 375.
- Wescor Inc. (1986): Service Manual HR-33T dewpoint microvoltmeter. Wescor Inc., Logan, USA.
- Whalley W.R. (1993): Considerations on the use of time-domain reflectometry (TDR) for measuring soil moisture content. *Journal of Soil Sci.* **44**, 1 – 9.
- White I., Knight J. H., Zegelin S. J., Topp G. C. (1994): Comments on “Considerations on the use of time-domain reflectometry (TDR) for measuring soil moisture content” by W. R. Whalley, *Journal of Soil Sci.* **45**, 503 – 508

## LITERATUR

- Wittmann C., Aschan G., Pfanz H. (2001): Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light intensity regimes. *Basic and Applied Ecology* **2**, 145 – 154.
- Woike, S. & Woike, M. (1988): Rheinische Landschaften. Schriftreihe für Naturschutz und Landschaftspflege. Heft **32**, 1. Aufl.
- Wullschleger, S.D., Meinzer F.C., Vertessy R.A. (1998): A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiol.* **18**, 499 – 512.

**7 ABBILDUNGSVERZEICHNIS**

*Abbildung 1: Energie-, Wasser- und Sauerstoffhaushalt eines Waldökosystems, rot: Sauerstoff, gelborange: Strahlung und Wärmeflüsse, blau: Wasser, nach Motzer (2003), stark verändert und ergänzt ..... 8*

*Abbildung 2: Betula pendula (mittig Baum 3 der in den Experimenten beprobten Individuen) aus Richtung SO im September 2002 ..... 10*

*Abbildung 3: Verbreitung von Betula pendula im westeuropäischen Raum, nach Banfi & Consolino 2002 ..... 11*

*Abbildung 4: Männliche Kätzchen hängend und weibliche Kätzchen aufrecht abstehend (Rothmaler 1991) ..... 12*

*Abbildung 5: Räumliche Darstellung eines Quer-, Radial- und Tangentialschnitts durch Xylem und Phloem von Betula, 1. kollabiertes Phloem, 2. funktionsfähiges Phloem mit Siebröhren, 3. Kambium, 4. diesjähriges Xylem, 5. Jahrringgrenze, 6. letztjähriges Xylem, 7. Markstrahlen, eine Zellschicht breit, 8. Markstrahlen, zwei Zellen breit, 9. großes Xylemgefäß mit leiterförmigen Gefäßdurchbrüchen zwischen den Gefäßelementen und Tüpfelfeld zum Markstrahl oberhalb, 10. axiales Xylem-Parenchym, 1. - 6. radial, nach Lösch (2001), Böhlmann (1994), Romberger et al. (1993) ..... 13*

*Abbildung 6: Lage des Feldhofer Steinbruchs = Fraunhofer Bruch (s. oranger Pfeil), Ausschnitt aus der Topographischen Karten 1:25.000 Mettmann (4707) und Wuppertal-Elberfeld (4708) ..... 14*

*Abbildung 7: Geologische Karte NRW, Auszug Erkrath-Hochdahl, hellgrün umrandet: Lage der Versuchsfläche. Das Gestein besteht aus devonischen Massenkalken (Kalkstein) mit geringen Anteilen von Schluff- und Tonablagerungen in Düsseldorfnähe, nördlich der Düssel wird bis heute Kalk abgebaut ..... 15*

*Abbildung 8: Karte der mittleren Jahresniederschläge 1951 – 1980 (KLIMA-ATLAS NRW 1989). Der Rahmen gibt die Lage der nachfolgenden Ausschnittsvergrößerung an, das Kreuz (X) bezeichnet die Position des Neandertals ..... 16*

*Abbildung 9: Ausschnittsvergrößerung aus der Karte der mittleren Jahresniederschläge. Das Kreuz (X) markiert die Lage des Neandertals (KLIMA-ATLAS NRW 1989) ..... 17*

*Abbildung 10: Luftbild des Forschungsgeländes, bezogen online über den Geoserver NRW, 2001. Rot oval gestrichelt ist die Lage der Untersuchungsfläche 2001–2004 angegeben, hellblau umrahmt die Position der Klimastation. .... 19*

*Abbildung 11: Vegetationsverteilung im Fraunhofer Steinbruch, blau K: Klimastationen, X: Standort der untersuchten Birken, rot gestrichelt: nachfolgend vergrößerter Ausschnitt. Karte nach Richter 1996, überarbeitet und aktualisiert ..... 20*

*Abbildung 12: Detail der Vegetationskarte mit Lage der untersuchten Birkenindividuen, vgl. Abbildung 11 ..... 21*

*Abbildung 13: Handelsüblicher Einpunkt-Graniersensor mit einem Thermolement je Sensornadel in Sensormitte (A/C). Durch direkte Verschaltung beider Thermolemente wird nur die Temperaturdifferenz gemessen, die durch den 30 mm langen Heizdraht (B) im Xylem erzeugt wird ..... 26*

- Abbildung 14: Graniersensor nach der Montage, der blaue Pfeil gibt die Richtung des Xylem-Saftflusses an. Nur der dunkelgrau dargestellte Xylembereich leitet den Xylemsaft. Die Graniersensor-Nadeln (rot: beheizt und schwarz unbeheizt) reichen bis nahe ans Ende des saftleitenden Xylems (nach Motzer (2003), verändert und ergänzt)..... 27
- Abbildung 15: A-E Montage der Graniersensoren. Durch das Aufbringen von Vaseline auf den Zwischenraum zwischen Rinde und Styropor wird das Eindringen von am Stamm ablaufendem Wasser verhindert. Als zusätzliche, sehr haltbare Isolationsmaßnahme hat sich das Abdichten mit Hilfe von Polyurethan-Montageschaum bewährt (Abbildung F im ausgehärteten Zustand). Nach unten hin bleibt die Isolation zur besseren Belüftung und aus Montage- und Kontrollgründen offen. .... 28
- Abbildung 16: Neuartige Sonden zur Granier-Saftflussmessung, geplant, getestet, verschaltet und eingesetzt im Rahmen dieser Doktorarbeit und gebaut in Zusammenarbeit mit der Firma UP, Ibbenbüren, Deutschland. Die vier Messstellen an jeder Sensornadel besitzen einen gemeinsamen Minuspol (Konstantendraht) sowie getrennte Pluspole (Kupferdraht, lackiert zur Isolation). .... 29
- Abbildung 17: Zur Tiefenprofil-Granier-Saftflussmessung werden jeweils zwei der neuartigen Sonden übereinander eingesetzt, die obere beheizt, die untere unbeheizt. Die Abbildung ist nicht maßstabsgetreu. Sie stellt lediglich das Verschaltungsschema der Thermoelemente dar. Im Gegensatz zu den handelsüblichen Sensoren der Firma Dynamax (TDP 10, 30 und 50) wird die Temperaturdifferenz erst bei der Auswertung der Sensormessergebnisse mathematisch und nicht durch die Verschaltung der Sensornadeln physikalisch ermittelt. Temperaturdifferenzen werden zwischen den Messwerten einer beheizten, oberen Nadel und einer unbeheizten unteren Nadel in den jeweiligen Messtiefen berechnet (grau gepunktete Hilfslinien helfen bei der Orientierung in der Abbildung). Die Ermittlung der Temperaturdifferenzen erfolgt, da die Messwerte vom Logger getrennt erfasst werden, erst in einer Tabellenkalkulation. Die Temperatur-Differenzwerte ermöglichen dann die Errechnung der Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten. .... 30
- Abbildung 18: Multiplexereinheit AM16/32 mit Spannungsregulator AVRDC und Anschlusskabel für maximal acht Mehrpunkt-Graniersensoren. Silicagel in den oben sichtbaren Beuteln bindet Feuchtigkeit und verhindert so die Korrosion der elektronischen Geräte. Die Abwärme des Spannungsregulators wirkt zusätzlich kondensationsmindernd... 35
- Abbildung 19 A: Schematischer Aufbau Messpunkte mit acht Graniersensoren (G1 bis G4 mit 4 Messpunkten in verschiedener Tiefe im Abstand von 1 cm, g1 bis g4 jeweils mit konstant 30 mm Messtiefe) und zwei Saftflussmanschetten. Zusätzlich wurden vom Loggersystem Bodenfeuchte sowie Boden- und Lufttemperatur im 5-Minuten-Takt aufgezeichnet. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde die Isolation der Saftflussmanschetten und Graniersensoren mit Luftkissenfolie nicht eingezeichnet. B: Foto-Illustration, links oben: während der Messung wurde die gesamte Stammbasis mit Luftkissenfolie isoliert. Abkürzungen: AM32: Signal-Multiplexer, CR10: Loggersystem, flow2: Logger mit eingebauter Ansteuerung der Saftflussmanschetten, TDR: Bodenfeuchtesensor, T: Temperatur, 4xRS232 zu USB: Schnittstellenwandler..... 37
- Abbildung 20: Messaufbau der Optoden-Sauerstoffmessung, OF: optische Filter, PMT: Photomultiplier zur Signalverstärkung, OF: optische Filter, ST: Standard-Glasfaser-Anschlüsse LED: Licht emittierende Diode,, LED<sub>sig</sub>: Signal-Lichtquelle, LED<sub>ref</sub>: Referenz-Lichtquelle, blau: Lichtwege im Gerät, rot: externe Glasfaser, die zum Sensor führt (nach Gerätemanual PreSens, 1999, verändert)..... 45

- Abbildung 21: Fluoreszenz der Luminophore, A: Die Metall-Organoverbindung (Luminophore) empfängt Anregungsenergie (gepulstes Laserlicht) B: Die Luminophore befindet sich nach dem Lichtpuls im angeregten Zustand, C: Emission der Anregungsenergie in Form von längerwelligem Licht, D: Energieübertragung von der angeregten Luminophore auf ein Sauerstoffmolekül, X: Sauerstoffmolekül, bevor es die Energie aufgenommen hat, X': Sauerstoffmolekül im angeregten Zustand (nach Gerätemanual PreSens, 1999, verändert).. 46
- Abbildung 22: Anbohren des Xylems unter Wasser zur Fuchsinapplikation..... 50
- Abbildung 23: Vorbereitung des Birkenstammes zur Montage der LIPAX-Kammer direkt auf dem Kambium. Die seitlich abstehenden Sensoren erfordern je nach Stammgeometrie ein partielles Abtragen der Borke. .... 51
- Abbildung 24: LiPAX-Einheit zum Anbohren des Xylems unter Wasser, Längsschnitt, der schraffierte Bereich symbolisiert das Splintholz (Gansert et al. 2001). Weitere Erläuterungen zur Abbildung und zu den Abkürzungen finden sich im Text. .... 52
- Abbildung 25: Optodenhalterung zum Einschlagen in Xylem und Rindengewebe nach vorheriger Bohrung zusammen mit eingeführter Optode samt Spritzengehäuse. Bei der Applikation am Baumstamm wird die Spritzenkanüle 1 cm über das Ende der Edelstahl-Applikationseinheit montiert und die Glasfaser mindestens 5 mm weit in den ins Xylem gebohrten Hohlraum ausgefahren. .... 55
- Abbildung 26: schematischer Aufbau des Sauerstoffabsenkungsexperiments 2001 an Baum 3. Sauerstoffmesspunkte befanden sich in wässriger Phase (Ox1, Ox2 mit LIPAX-Einheit) und in der Zylinderluft (Ox3). Der Vierpunkt-Graniersensor (G1) stand erst 2002, ein Jahr nach den Messungen mit den Einpunkt-Graniersensoren (g1-g4), zur Verfügung. Temperaturmessungen fanden im Xylem ( $T_{Stamm}$ ), in der Zylinderluft ( $T_{Luft}$ ) sowie im Boden ( $T_{Boden}$ ) statt. Die Bodenfeuchte wurde durch TDR-Sensoren ermittelt (TDR). Alle Messgeräte wurden über einen USB-RS232-Konverter mit einem Laptop verbunden, der zur Datenspeicherung und Steuerung der Sauerstoffmessgeräte (Microx) sowie des eingesetzten Loggers (CR10x) diente. Mit diesem Logger verbunden waren die Multiplexer (AM16/32, AM 32 und AM4/16), über die die Messwertaufzeichnung der Graniersensoren, der Temperaturen sowie der Bodenfeuchten stattfand. Zur Absenkung der Sauerstoffkonzentration wurde die Umgebungsluft in dem oben verschlossenen und unten durch ein feuchtes Sandbett abgedichteten Zylinder durch Stickstoffgas verdrängt..... 58
- Abbildung 27: Neue Abdeckung des Begasungszylinders. Durch eine Gummidichtung und durch die glatte Oberfläche des Aluminiumdeckels wird eine Abdichtung des Zylinders auch dann erreicht, wenn der Baum durch Windböen bewegt wird. .... 60
- Abbildung 28: Begasungszylinder (A), isoliert mit Luftkissenfolie und nach oben hin abgedichtet mit einem speziell an den Baum angepassten, mit Hartschaum befestigten Deckel. Die Abdichtung nach unten erfolgt, wie im Vorjahr, durch ein feuchtes Sandbett, welches zum Erhalt der Feuchtigkeit mit Kunststoffolie abgedeckt ist. In (B) erkennt man die mit Styropor isolierten Graniersensoren sowie die für Sauerstoffmessungen im Xylem notwendige LIPAX-Sensorapplikationseinheit (rechts am Stamm)..... 61
- Abbildung 29: Schematischer Aufbau des Sauerstoffabsenkungsexperiments 2003, Baum 5. Sauerstoffmesspunkte befanden sich in wässriger Phase (Ox1, Ox2 mit LIPAX-Einheit) und in der Gasphase (Ox3). Dort fanden Messungen mit Hilfe der neu entwickelten Applikationsapparatur (s.u.) statt. Die Lage der Vierpunkt- (G1 - G3) sowie der Einpunkt-Graniersensoren (g1 - g5) wurde so gewählt, dass gegenseitige Aufheizungseffekte minimiert wurden. Temperaturmessungen fanden im Xylem ( $T_{Stamm}$ ), in der Zylinderluft ( $T_{Luft}$ ) sowie

im Boden ( $T_{\text{Boden}}$ ) statt. Die Bodenfeuchte wurde mit Hilfe von TDR-Sensoren ermittelt (TDR). Alle Messgeräte wurden über einen USB-RS232-Konverter mit einem Laptop verbunden, der zur Datenspeicherung und Steuerung der Sauerstoffmessgeräte (Microx) sowie des eingesetzten Loggers (CR10x) mitsamt der mit diesem verbundenen Multiplexer (AM16/32, AM 32 und AM4/16) diente. Zur Absenkung der Sauerstoffkonzentration wurde die Umgebungsluft in dem oben durch eine Metallplatte verschlossenen und unten durch ein feuchtes Sandbett abgedichteten Zylinder durch Stickstoffgas verdrängt. Zur Kontrolle der Hypoxie im Zylinder wurde ein Sauerstoffsensor eingesetzt (Optode und Microx-Messgerät dieser Messung wurden nicht dargestellt, da diese Messungen im Wechsel mit Gasphasenmessungen stattfanden). ..... 62

Abbildung 30: Klimadaten für das Jahr 2000, Klimastation Neandertal-Freifläche: Aufgetragen sind Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte, hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima. Unten sind die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Zwischen Februar und Mai kam es zwischenzeitlich zu Ausfällen der Datenaufzeichnung, während der Xylemsaftfluss-Messungen (Juli-November) war die Datenaufzeichnung lückenlos. Anfang Juni wurde der Luftfeuchtesensor gewechselt, wodurch sich eine Verschiebung der maximalen Luftfeuchtwerte bei Nacht ergab (Messfehler von max. 10 % bis Juni, nachts wurden über den gesamten Messzeitraum nahezu täglich 100 % Luftfeuchte erreicht). ..... 66

Abbildung 31: Klimadaten für das Jahr 2001, Klimastation Neandertal-Freifläche und Berme: Aufgetragen wurden Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte sowie hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima. Zusätzlich wurden im untersten Diagramm ab Juni die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Zwischen März und Mai kam es durch eine Fehlfunktion des Loggers zu einem Ausfall der Datenaufzeichnung. Ab dem 12.5.2001 sind die Temperaturwerte dargestellt, welche auf der Berme in unmittelbarer Nähe zur Xylemsaftflussmessung im 5-Minuten-Intervall gemessen wurden. Nur zwischen Mitte März und Mitte September traf das Sonnenlicht tagsüber auf die Berme und erwärmte dort Luft und Boden, im restlichen Zeitraum warf die oberhalb gelegene Steinbruchkante Schatten auf die Untersuchungsfläche. .... 67

Abbildung 32: Klimadaten für das Jahr 2002: Aufgetragen wurden Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte sowie hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima; zusätzlich sind im untersten Diagramm die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Boden- und Lufttemperaturen wurden bei den untersuchten Gehölzen aufgezeichnet. Bis Mitte März und ab Anfang September traf nur noch in den Morgenstunden Sonnenlicht kurzzeitig auf die Berme, den restlichen Tag über warf die oberhalb gelegene Steinbruchkante Schatten auf die Untersuchungsfläche..... 68

Abbildung 33: Klimadaten für das Jahr 2003, Klimastation Neandertal-Freifläche und Berme: Aufgetragen wurden Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die Tagesmittelwerte sowie hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima; zusätzlich sind im untersten Diagramm die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Boden- und Lufttemperatur wurden bei den untersuchten Gehölzen aufgezeichnet. Bis Mitte März und ab Anfang September traf nur noch in den Morgenstunden Sonnenlicht kurzzeitig auf die Berme, den restlichen Tag über warf die oberhalb gelegene Steinbruchkante Schatten auf die Untersuchungsfläche..... 69

Abbildung 34: Klimadaten für das Jahr 2004, Klimastation Neandertal-Freifläche: Aufgetragen wurden Boden- und Lufttemperaturen sowie Luftfeuchte, schwarz die

*Tagesmittelwerte sowie hellgrau die Tages-Minima und dunkelgrau die Tages-Maxima; zusätzlich sind im untersten Diagramm die Tages-Niederschlagssummen angegeben. Boden- und Lufttemperaturen wurden bei den untersuchten Gehölzen aufgezeichnet. Bis Mitte März und ab Anfang September traf nur noch in den Morgenstunden Sonnenlicht kurzzeitig auf die Berme, den restlichen Tag über warf die oberhalb gelegene Steinbruchkante Schatten auf die Untersuchungsfläche. .... 70*

*Abbildung 35: Klimaübersicht für das Jahr 2000, Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden mit der Klimastation auf der Freifläche gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Birke aufgezeichnet (Bodenfeuchte Wald, Bodenfeuchte-Messwerte von Dr. Andreas Stöhr (vgl. Stöhr 2003)). Längere Ausfälle der Datenaufzeichnung (über 3 Tage) betreffen bei Globalstrahlung und VPD den Zeitraum 9. – 16. März und 19. April – 9. Mai, bei der Bodenfeuchte den Zeitraum vom 20. Mai bis 1. Juli sowie 11. – 16. August und 13.– 19. November. Im Aufzeichnungszeitraum schwankte die Bodenfeuchte vergleichsweise geringfügig zwischen 45 Volumenprozent im Frühjahr und Herbst und 25 Volumenprozent im Sommer. Auch das VPD schwankte nur geringfügig, lediglich Mitte Mai und Juli werden für wenige Tage Tagesmittelwerte über ein kPa erreicht. .... 72*

*Abbildung 36: Klimaübersicht ab 2.Mai 2001. Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden an der Freiflächen-Klimastation gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet (Bodenfeuchte 1: Baum 1 und 2, 2: Baum 3, 3: Baum 4). Die Aufzeichnungen der Bodenfeuchte begannen zusammen mit den Saftflussmessungen am 2.Mai 2001, die Daten der fest installierten Klimastation von März bis Ende April gingen durch eine Logger-Fehlfunktion verloren. Im Gegensatz zum Vorjahr kam es zu starken Schwankungen des VPD und besonders der Bodenfeuchte in den Sommermonaten, wobei minimale Bodenfeuchtwerte um fünf Volumenprozent erreicht wurden. .... 73*

*Abbildung 37: Klimaübersicht 2002. Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden auf der Freifläche gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet (Bodenfeuchte 1: Baum 1 und 2, Bodenfeuchte 2: Baum 3, Bodenfeuchte 3: Baum 4). In den Sommermonaten wurden hohe maximale VPD-Werte erreicht. Schon im März kam es zu einem starken Absinken der Bodenfeuchte, nach einer feuchteren Periode Mitte April ab Mitte Mai sanken die Bodenfeuchtwerte im Mai mehrwöchig sowie Ende Juni, Mitte August und im September erneut deutlich unter zehn Volumenprozent. Erst ab Mitte Oktober fiel die Bodenfeuchte nicht mehr unter 15 Volumenprozent. .... 74*

*Abbildung 38: Klimaübersicht 2003. Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden mit der Klimastation auf der Freifläche gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet (Bodenfeuchte 1: Baum 1 und 2, Bodenfeuchte 2: Baum 3, Bodenfeuchte 3: Baum 4). VPD und Bodenfeuchte spiegeln den sehr trockenen Sommer wieder, so wurden von Mitte Mai bis Mitte September nahezu täglich maximale VPD-Werte um 2 erreicht, die Bodenfeuchte fiel mit Unterbrechungen ab März kontinuierlich ab. Zwischen Juni und Ende August wurden die niedrigsten an diesem Standort erfassten Messwerte aufgezeichnet, deutlich unter fünf Volumenprozent Bodenfeuchte. .... 75*

*Abbildung 39: Klimaübersicht 2004, Globalstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft (VPD) wurden auf der Freifläche gemessen, die Bodenfeuchte wurde in der Nähe der untersuchten Gehölze aufgezeichnet (Bodenfeuchte 1: Baum 1 und 2, Bodenfeuchte 2: Baum 3, Bodenfeuchte 3: Baum 4). VPD und Bodenfeuchte spiegeln die sehr trockenen Phasen des*

Früh- und Spätsommers wieder, so wurden im Mai und im September VPD-Werte um nahezu 5 kPa erreicht, die Bodenfeuchte sank Mitte Mai bis Mitte Juni stark ab. Anfang August traten nochmals sehr niedrige Bodenfeuchtwerte auf, ebenso Anfang September. Diese Trockenphasen wurden jedoch spätestens nach je zwei Wochen durch Regenschauer unterbrochen. Vom 21. bis 30.10. sowie vom 10. bis 21.12. fehlen Bodenfeuchtwerte. .... 76

Abbildung 40: Ausdehnung des saftleitenden Xylems aufgetragen gegen den Stamm-Umfang, gemessen durch Anfärbung an allen acht Birken in den Jahren 2001, 2003 und 2004. Durchschnittliche und maximale Xylem-Färbung nahmen mit steigendem Stammdurchmesser zu. Lediglich bei Baum 5 mit 900 mm Umfang traf dies nicht zu (orange hervorgehoben). Dieser Baum besaß einen ovalen Stammquerschnitt und eine sehr rissige Borke. Die eingezeichnete Regressionsgerade berücksichtigt die Werte maximaler Färbung..... 80

Abbildung 41: Fuchsin-Färbung des saftleitenden Xylems. Im gesamten Xylemabschnitt sind Anfärbungen der Leitungsbahnen zu erkennen. Damit ist davon auszugehen, dass das gesamte Xylem über den Radius von sechs Zentimetern saftleitend ist. Allerdings ist die Färbung im Anfangsbereich, proximal zum Stammzentrum, rechts, weniger stark ausgeprägt. Hier scheinen die Leitungsbahnen noch nicht vollständig ausdifferenziert zu sein..... 81

Abbildung 42: Fuchsin-Färbung des saftleitenden Xylems. Im Xylem sind Anfärbungen der Leitungsbahnen zu erkennen. Damit ist davon auszugehen, dass hier zumindest große Teilbereiche des Xylems über den Radius von sieben Zentimetern saftleitend sind. Die Färbung ist im mittleren Bereich weniger ausgeprägt, hier scheinen die Leitungsbahnen teilweise funktionslos zu sein. Der Bereich durchschnittlicher Färbung betrug bei diesem Bohrkern 5,5 cm, wohingegen eine maximale Färbung auch noch 7,2 cm proximal zum Kambium beobachtet wurde..... 82

Abbildung 43: Xylem-Saftfluss-Geschwindigkeiten von Baum 6 an zwei Tagen im Juli 2002. Aufgetragen wurden die Messwerte im 5-Minuten-Intervall, jeweils in einer eigenen Farbe für jede Sensortiefe. Sensorpunkt 4 befindet sich in Kambiumnähe, Sensorpunkt 1 ist vier Zentimeter vom Kambium entfernt. Deutlich erkennbar ist die Abhängigkeit der Xylem-Saftflussgeschwindigkeit von der Globalstrahlung. Im inneren Xylem werden die geringsten Leitungsgeschwindigkeiten erreicht. Hingewiesen sei auf die hohe Synchronität der Saftflussgeschwindigkeits-Veränderungen in den verschiedenen Tiefen des leitenden Xylems bei einer Abnahme der Strömungsgeschwindigkeit von der Stamm-Peripherie zum Zentrum hin..... 85

Abbildung 44: Xylemsaftfluss-Geschwindigkeiten von Baum 3 an drei Tagen im Juli 2002. Aufgetragen wurden die Messwerte im 5-Minuten-Intervall, jeweils in einer eigenen Farbe für jede Sensortiefe. Sensorpunkt 4 befindet sich in Kambiumnähe, Sensorpunkt 1 ist vier Zentimeter vom Kambium entfernt. Aufgetragen wurden die Tagesgänge, welche auch in den folgenden Tiefenprofilen wiedergegeben werden. .... 87

Abbildung 45: Saftfluss-Profile von Baum 3 im Juli 2002. Aufgetragen wurden die Messwerte zwischen 8 und 14 Uhr im 5-Minuten-Intervall, jeweils in einer eigenen Farbe. Sensorpunkt 4 befindet sich in Kambiumnähe, Sensorpunkt 1 ist vier Zentimeter vom Kambium entfernt. Besonders deutlich zu erkennen ist die Zunahme der Xylemsaft-Geschwindigkeit zwischen Sensorpunkt 4 und Sensorpunkt 3 und darauf folgend ein Absinken der Geschwindigkeiten. Besonders deutlich sichtbar ist dieser Verlauf, wenn hohe Xylemsaft-Geschwindigkeiten erreicht wurden (am 8.7. und 12.7.2002)..... 88

Abbildung 46: Beginn des Saftflusses im Frühjahr 2004 gemessen an Baum 5 (an dem 2002 – 2004 sämtliche Sauerstoffmessungen stattfanden). Auffällig ist das zeitlich versetzte Einsetzen

des Saftflusses in den um 120° versetzten Sektoren (in Klammern die Himmelsrichtungen), die mit je 30 mm langen Sensoren untersucht wurden. Während der Saftfluss in Sektor des Sensors G7(hellblau, Ausrichtung Nord) bereits Anfang April einsetzt, ist ein Anstieg der Saftflussgeschwindigkeiten im Sektor des Sensors G9 (orange, SO) erst nach der ersten und im Sektor des Sensors G10 (schwarz, SW) erst nach der zweiten Aprilwoche zu beobachten. Zudem unterscheiden sich die Ende April erreichten, maximalen Saftflussgeschwindigkeiten deutlich – an Sensor G10 sind mit knapp 20 cm/h nur etwa halb so hohe Geschwindigkeiten messbar wie an den Sensoren G7 und G9..... 89

Abbildung 47: Xylem-Saftfluss der Bäume 1 bis 4 im Jahresvergleich 2001 bis 2004. Im Jahr 2001 begannen die Saftflussmessungen am 2. Mai; seitdem erfolgten die Messungen kontinuierlich bis Ende Oktober 2004 im 5-Minuten-Intervall. Für die Ermittlung des Saftflusses wurden die Messwerte von jeweils drei Graniersensoren, im 120°-Winkel um den Baum verteilt, gemittelt. .... 91

Abbildung 48: Xylem-Saftfluss der Bäume 5 – 7 im Jahresvergleich 2002 bis 2004, im Jahr 2002 begannen die Saftflussmessungen am 1. Juli, seitdem erfolgten die Messungen kontinuierlich bis Ende Oktober 2004 im 5-Minuten-Intervall. Für die Ermittlung des Saftflusses wurden die Messwerte von jeweils drei Graniersensoren, im 120°-Winkel um den Baum verteilt, gemittelt. .... 93

Abbildung 49: Exemplarischer Verlauf der Saftflussgeschwindigkeit (B) im Xylem von *Betula pendula* im August 2000. Die Saftflussgeschwindigkeit (B) ist direkt mit der Globalstrahlung (C) korreliert. Temperaturen (D) wurden am Stamm in einer Tiefe von 8 mm und in der Luft gemessen..... 97

Abbildung 50: VPD, Xylem-Saftfluss der Bäume 1 bis 4 und Bodenfeuchte im Jahresgang 2001. **Die Messungen begannen am 2.Mai.** Zur besseren Auflösung der Messwerte wurde **eine zu den folgenden Grafiken abweichende Skalierung der Zeitachse** gewählt. Deutlich erkennbar sind – bedingt durch hohe Globalstrahlung (vgl. Abbildung 36) – Minima der Bodenfeuchte Ende Juli bis Anfang August sowie Mitte August bis Anfang September. Trotz geringer Bodenfeuchte fanden zu dieser Zeit hohe Wasserumsätze der Bäume statt. Ab Anfang September wurden nur noch niedrige Globalstrahlungswerte erreicht. Trotz hoher Bodenfeuchte aufgrund reichlicher Niederschläge (Abbildung 31) konnten ab diesem Zeitpunkt nur minimale Wasserumsätze der Bäume gemessen werden. .... 99

Abbildung 51: VPD, Xylem-Saftfluss der Bäume 1 bis 4 und Bodenfeuchte im Jahresgang 2002. Die Messungen wurden **ganzjährig** durchgeführt, Saftflussmessungen jedoch nur für die Monate Februar bis Oktober aufgetragen. In den Wintermonaten lag der Xylem-Saftfluss unterhalb der Auflösungsgrenze. Insbesondere im Frühsommer (Mitte Mai) war parallel zu absinkender Bodenfeuchte der maximale Wasserumsatz dieses Jahres zu beobachten. Hohe Globalstrahlungswerte und in Folge davon hohe VPD-Werte Anfang August (vergleiche auch Abbildung 37) führten bei hoher Bodenfeuchte zu etwas höheren Wasserumsätzen der Bäume als Mitte August nach Absinken der Bodenfeuchte. .... 101

Abbildung 52: VPD, Xylem-Saftfluss der Bäume 1 bis 4 und Bodenfeuchte im Jahresgang 2003. Die Messungen wurden ganzjährig durchgeführt, Saftflussmessungen jedoch nur für die Monate März bis Oktober aufgetragen. In den Wintermonaten lag der Xylem-Saftfluss unterhalb der Auflösungsgrenze. Ab April waren immer wieder Trockenphasen mit geringer Bodenfeuchte zu beobachten, die ab Juni länger andauerten. Von Anfang Juni bis Anfang Juli war ein Absinken des Wasserumsatzes trotz annähernd gleichbleibender Globalstrahlung zu erkennen. Ein Anstieg der Globalstrahlungssummen in den Monaten Juli und August über die

*Werte im Monat Mai führte bei gleichzeitig geringerer Bodenfeuchte zu deutlich niedrigeren Wasserumsätzen als im Juni 2003..... 102*

*Abbildung 53: VPD, Xylem-Saftfluss von Baum 1 bis 4 und Bodenfeuchte im Jahresgang 2004. Die Messungen wurden ganzjährig durchgeführt, Saftflussmessungen jedoch nur für die Monate März bis Oktober aufgetragen. In den Wintermonaten lag der Xylem-Saftfluss unterhalb der Auflösungsgrenze. Da vom 14. bis 28.6. eine Bohrkernentnahme mitten in der Vegetationsperiode erfolgte, kann ein Einfluß dieser Störung der Xylemanatomie auf die Saftleitung nicht ausgeschlossen werden. .... 103*

*Abbildung 54: Tagessummen des Xylem-Saftflusses aufgetragen gegen Tagesmittelwerte der Bodenfeuchte im Jahr 2001..... 104*

*Abbildung 55: Tagessummen des Xylem-Saftflusses aufgetragen gegen Tagesmittelwerte der Bodenfeuchte im Jahr 2002..... 105*

*Abbildung 56: Tagessummen des Xylem-Saftflusses aufgetragen gegen Tagesmittelwerte der Bodenfeuchte im Jahr 2003..... 106*

*Abbildung 57: Tagessummen des Xylem-Saftflusses aufgetragen gegen Tagesmittelwerte der Bodenfeuchte im Jahr 2004..... 107*

*Abbildung 58: Einfluss des VPDs auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume vom 1. Mai bis 31. Juli 2001. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tages-Mittelwerte des VPDs. Der Xylem-Saftfluss zeigt eine nahezu lineare Abhängigkeit vom VPD. .... 108*

*Abbildung 59: Einfluss des VPDs auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2003. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tages-Mittelwerte des VPDs. Die Messwerte für den Monat Mai sind in blauer Farbe, die für die Monate Juni und Juli in schwarz dargestellt. .... 109*

*Abbildung 60: Einfluss des VPDs auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2004. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tages-Mittelwerte des VPDs. Die Messwerte für die Monate Mai und Juni sind in blauer Farbe, die für die Monate Juli und August in schwarz dargestellt..... 110*

*Abbildung 61: Globalstrahlung, gemessen Mitte August 2002 an den Stations-Baracken in 2,5 m Höhe (oben) und auf der Berme in 2 m Höhe (unten) sowie Saftflussgeschwindigkeiten (SFV, gemessen mit verschiedenen langen Sensoren der Längen 10 mm, 30 mm und 50 mm, Mitte). Die Saftflussgeschwindigkeit lässt sich deutlich besser mit der an den Baracken ermittelten Globalstrahlung korrelieren. .... 112*

*Abbildung 62: Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2001. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tagessummen der Globalstrahlung im Zeitraum 2. Mai bis 31. Juli. Die Messwerte wurden für jeden Baum nach Farbe und Form des Symbols unterschieden..... 113*

*Abbildung 63 Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2002. Aufgetragen wurden jeweils Tagessummen des Xylemsaftflusses gegen die Tagessummen der Globalstrahlung. Die Messwerte wurden für jeden Baum nach Farbe und Form des Symbols unterschieden. .... 114*

*Abbildung 64: Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2003. Die Messwerte für den Monat Mai sind in blauer Farbe, die für die Monate Juni und Juli schwarz dargestellt..... 115*

- Abbildung 65: Einfluss der Globalstrahlung auf den Xylem-Saftfluss vier untersuchter Bäume im Jahr 2004. Die Messwerte für den Monat Mai sind in blauer Farbe, die für die Monate Juni und Juli in grün dargestellt. .... 116
- Abbildung 66: Unterschiedliche Saftflussgeschwindigkeiten, gemessen von drei Granier-Sensoren (TDP 30: 30 mm Länge), welche im 120°-Winkel zueinander in 1,8 m Höhe montiert wurden. Sensor 3 war oberhalb des Bohrlochs installiert, über welches Sensoren zur Sauerstoffmessung im Stamm appliziert wurden..... 117
- Abbildung 67: Xylem-Saftfluss im Mai 2001. Die Saftflussgeschwindigkeit ist direkt mit der Globalstrahlung und dem VPD korreliert. Temperaturen wurden am Stamm und in den oberen 5 cm des Bodens neben Baum 3 gemessen. Die starke Abnahme der Bodenfeuchte führt nur zu einem geringen Absinken der Saftflussgeschwindigkeiten (21.-27.5.2001). ..... 120
- Abbildung 68: Xylem-Saftfluss im Mai 2001. Hier wurden die Geschwindigkeiten anhand der spezifischen saftleitenden Fläche in Saftflussraten [g/h] umgerechnet. Aufgrund seines größeren Umfangs zeigt Baum 1 in der Summe die höchsten Saftflussraten..... 121
- Abbildung 69: Globalstrahlung, Bodenfeuchte, Boden- und Lufttemperaturen sowie Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten der vier im Jahr 2001 untersuchten Bäume (jeweils Mittelwerte der drei im 120°-Winkel zueinander am Stamm angeordneten Granier-Sensoren) zwischen dem 1. und 15. Juni 2001. An Baum 3 wurden die höchsten Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten gemessen..... 122
- Abbildung 70: Globalstrahlung, Bodenfeuchte, Boden- und Lufttemperaturen sowie Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten der vier im Jahr 2001 untersuchten Bäume (jeweils Mittelwerte der drei im 120°-Winkel zueinander am Stamm angeordneten Granier-Sensoren zwischen dem 15. und 30. Juni 2001). ..... 123
- Abbildung 71: Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten in vier unterschiedlichen Xylemtiefen (1 bis 4 cm) verglichen mit der Massenflussrate des Xylemsafts, welche mit Hilfe der stem heat balance – Methode ermittelt wurde (Baum 8, Sensor 4, Manschette 1, 2003) ..... 124
- Abbildung 72: Xylem-Saftflussgeschwindigkeiten in vier unterschiedlichen Xylemtiefen verglichen mit der Massenflussrate des Xylemsafts, welche mittels der stem heat balance – Methode ermittelt wurde (Baum 8, Sensor 3, Manschette 1, 2003)..... 125
- Abbildung 73: Vergleich der Xylem-Saftflussbestimmung mit Hilfe von Graniersensoren (Mittelwert aus vier im 90°-Winkel angeordneten Sensoren der Länge 30 mm) und Saftflussmanschetten (oben, es wurden nur die Messwerte einer Manschette aufgetragen). Zusätzlich dargestellt sind Bodenfeuchte und Temperaturen (Mitte) sowie Globalstrahlung und VPD (unten) im Juli – August 2003. Für die Temperaturmessung wurden die Messwerte des benachbarten Baums 7 genutzt. Im Monat der Beprobung wurden sehr hohe VPD-Werte erreicht. .... 126
- Abbildung 74: Xylem-Saftfluss, Globalstrahlung, VPD, Xylem-Wasserpotential und Bodenfeuchte. Die Messwerterfassung der Globalstrahlung und des VPDs fanden an der zentralen Klimastation statt. Xylem-Saftfluss und Bodenfeuchte wurden für alle vier in diesem Jahr untersuchten Bäume getrennt erfasst. Das Xylem-Wasserpotential wurde an Baum 3 in 2 m und 2,5 m Höhe gemessen. Die Durchmesser (d) der vier untersuchten Bäume sind angegeben..... 128
- Abbildung 75: Detailausschnitt aus Abbildung 74, Tagesgang des 26.8.2001: An diesem trocken-warmen Tag wurde ein vergleichsweise hohes Wasserdampfsättigungsdefizit erreicht. Um 6:00 Uhr morgens steigt das Wasserpotential an, während der Xylem-Saftfluss erst

- zwei Stunden später einsetzt. Die Messungen fanden an Baum 3 statt, dessen Xylem-Saftfluss farblich hervorgehoben wurde. .... 129
- Abbildung 76: Detailausschnitt aus Abbildung 74, Tagesgang des 30.8.2001. An diesem bewölkten Tag wird ein deutlich geringeres Wasserdampfsättigungsdefizit erreicht. Um 6:30 Uhr morgens steigt jedoch auch hier das Wasserpotential an, während der Xylem-Saftfluss erst zwei Stunden später einsetzt. Die Messungen fanden an Baum 3 statt, dessen Xylem-Saftfluss-Verlauf blau hervorgehoben wurde. .... 130
- Abbildung 77: Auftragung des Xylem-Saftfluss gegen das Xylem-Wasserpotential und umgekehrt. Xylem-Saftfluss und -Wasserpotential wurde an Baum 3 gemessen. .... 132
- Abbildung 78: Wasserpotential gegen Xylem-Saftfluss von Baum 3 aufgetragen, graues X: Start 18:30, +: 6:00, X: 12:00 und ☆ (Stern): 18:30 am Folgetag (Ende). Es ergeben sich kreisförmige Abfolgen der Messwerte im Uhrzeigersinn (Pfeile). .... 133
- Abbildung 79: Verlauf der stamminternen Sauerstoffkonzentration (A) und Saftflussgeschwindigkeit (B) im Xylem von *Betula pendula* im August 2000. Die Saftflussgeschwindigkeit (B) ist direkt mit der Globalstrahlung (C) korrelierbar. Höchste Sauerstoffkonzentrationen (A) sind bei hohen Saftflusswerten (B) zu beobachten. Die Temperaturen (D) wurden am Stamm in einer Tiefe von 8 mm und in der Luft gemessen. .... 135
- Abbildung 80: Änderungen der Sauerstoffkonzentration (A) und der Saftflussgeschwindigkeit (B) im Xylem von *Betula pendula* sowie der Globalstrahlung am 24. August 2000 in hoher zeitlicher Auflösung. Sowohl der Verlauf der temperaturkorrigierten Sauerstoffkonzentrationen (rot) als auch der relativen Sauerstoffkonzentrationen ohne Temperaturkorrektur (schwarz) sind dargestellt. Temperaturen und VPD sind in (C) dargestellt. .... 136
- Abbildung 81: Sauerstoff-Messung im Rindenbereich und Absenken der externen Sauerstoffkonzentration an der Stamm-Basis; Auftragung folgender Messwerte: Sauerstoff, Xylem-Saftflussgeschwindigkeit, Globalstrahlung und Temperatur Ende August 2001. Sauerstoffkonzentrationen wurden in der Atmosphäre um den Baumstamm, über und in der Rinde gemessen, Xylem-Saftfluss nach Granier mit 4 Sensoren (V1 – V4). Die grüne, balkenförmige Markierung gibt die Dauer der Stickstoffapplikation zum Absenken der externen Sauerstoffkonzentration an. .... 138
- Abbildung 82: Hohe zeitliche Auflösung der Messwerte für Sauerstoff, Xylem-Saftflussgeschwindigkeit, Globalstrahlung und Temperatur am 19. und 20. August 2001. Sauerstoff wurde in der den Stamm umgebenden Atmosphäre, über und in der Rinde gemessen, Xylem-Saftflussmessung nach Granier mit 4 Sensoren (V1-4). Während des gesamten hier betrachteten Zeitraumes fand eine konstante Stickstoffbegasung zur Absenkung der Sauerstoffkonzentration an der Stammbasis statt (durchgängiger grüner Balken im obersten Diagramm). .... 140
- Abbildung 83: Experimente zur Sauerstoffreduktion im Jahre 2002, Übersicht. Dargestellt sind die Sauerstoffmessungen in den LIPAX-Kammern (rot/orange) und in der Luft (schwarz), die Luft- (blau) und Kammer-Temperaturen (schwarz/grau) sowie die Saftflussgeschwindigkeiten an verschiedenen Positionen des Birkenstammes und in verschiedenen Tiefen des Xylemgewebes (Einpunkt-Sensoren verschiedener Länge sowie Vierpunkt-Sensoren). Am Absinken der Luftsauerstoff-Messwerte ist die aktuelle Hypoxie durch Stickstoffbegasung der Stammumgebung zu erkennen. .... 143
- Abbildung 84: Detail 14. – 20.8.2002. Dargestellt sind die Sauerstoffmessungen in den

## ABBILDUNGSVERZEICHNIS

LIPAX-Kammern (rot gepunktet/orange), in der Luft (schwarz), die Luft- (blau) und Kammer-Temperaturen (schwarz/grau) sowie die Saftflussgeschwindigkeiten in verschiedener Tiefe des Xylemgewebes (Einpunkt- und Vierpunkt –Profil-Saftfluss-Sensoren). Zur Hochauflösung wurden für die Sauerstoffkonzentrationen und Temperaturen von dem vorherigen Diagramm abweichende Skalierungen genutzt. .... 144

Abbildung 85: Sauerstoffabnahme in der oberen Kammer, Montagehöhe ca. 1,5 m, zwischen dem 16. und 19. August 2002. Als Regression wurde eine reziproke Atmungsfunktion benutzt (bei einem angenommenen RQ von 1). Obwohl die Graphen absolut in ihrer Lage voneinander abweichen, sind ihre relativen Verläufe nahezu identisch. .... 145

Abbildung 86: Xylem -Sauerstoffmessungen in der zweiten Jahreshälfte 2003. Bis Anfang November, also bis zum Ende der Saftleitung, lag die Sauerstoffkonzentration im Xylem zwischen 60 und 100% der Umgebungskonzentration von O<sub>2</sub>, danach war ein sehr deutlicher Abfall der Sauerstoffkonzentrationen zu beobachten. .... 147

Abbildung 87: Detaillierte Darstellung der Xylem-Sauerstoffmessungen Ende 2003. Ab Anfang November, also zum Ende der Saftleitung, war ein sehr deutlicher Abfall der Sauerstoffkonzentrationen zu beobachten. Nur bei sehr niedrigen Temperaturen konnte wieder ein Anstieg der Sauerstoffkonzentrationen beobachtet werden (z.B. am 7.12.2003, siehe Pfeile). .... 148

Abbildung 88: Xylem-Sauerstoffmessungen im Frühjahr 2004. Bis Mitte April, also bis zum Einsetzen des Saftflusses, liegt die Sauerstoffkonzentration im Xylem konstant bei 2 % der Umgebungskonzentration von O<sub>2</sub>, mit Einsetzen des Saftflusses ist gleichzeitig ein Anstieg der Sauerstoffkonzentrationen zu beobachten. .... 149

Abbildung 89: Thermoosmose, A: bei gleicher Innen- ( $T_1$ ) und Außentemperatur ( $T_0$ ), B:/C: bei höherer Innentemperatur ( $T_1 > T_0$ ), P: Druck innen ( $P_1$ ) und außen ( $P_0$ ), d: Kapillardurchmesser,  $\lambda$ : mittlere freie Weglänge innen ( $\lambda_1$ ) und außen ( $\lambda_0$ ) (nach Grosse (1997), verändert). Der Innenraum entspricht dem Interzellularraum. .... 169

Abbildung 90: Diffusion nach dem Gesetz von Graham, äußerer Atmosphärenraum und Interzellularraum sind durch eine Membran (m), im Baum das **Kambium**, voneinander getrennt. Die mittlere molare Masse der Luft ( $M_1$ :  $M(\text{Luft})=28,96$  g/mol) ist geringer als die molare Masse von Luft in den Interzellularen, angereichert mit CO<sub>2</sub> ( $M_2$ :  $M(\text{CO}_2)=44$  g/mol),  $P'=P''=P^*$ : Es existieren keine Luftdruckunterschiede zwischen Atmosphäre und Stamminneren, Pfeil: Strömungsrichtung des Sauerstoffs (nach Grosse 1997, verändert)... 170

---

## 8 TABELLENVERZEICHNIS

---

|  |    |
|--|----|
| <i>Tabelle 1: Klimadaten aus der Neandertal–Umgebung, Mettmann (ca. 159 m über NN):.....</i>   | 16 |
| <i>Tabelle 2: Niederschlagswerte des Neandertals und Düsseldorf im Vergleich.....</i>  | 17 |
| <i>Tabelle 3: Verteilung der ab dem Jahr 2002 eingesetzten Graniersensoren an den Bäumen 1 bis 8:.....</i>   | 33 |
| <i>Tabelle 4: Übersicht über die Anzahl der verwendeten Graniersensoren verschiedener Länge mit einem Messpunkt und der Profil-Graniersensoren mit vier Messpunkten in den Jahren 2000 bis 2004.....</i>   | 33 |
| <i>Tabelle 5: Übersicht über Ausrichtung und Montagehöhen der verwendeten Graniersensoren verschiedener Länge mit einem Messpunkt, die fettgedruckte Nummerierung gilt für die Bäume 1 bis 4.....</i>  | 34 |
| <i>Tabelle 6: Übersicht über Ausrichtung und Montagehöhen der verwendeten Graniersensoren verschiedener Länge mit einem Messpunkt, die kursive Nummerierung für die Bäume 5 bis 7 (in den Diagrammen durch ein vorgestelltes N gekennzeichnet, je 16 Sensoren wurden an einen Multiplexer angeschlossen).....</i>  | 34 |
| <i>Tabelle 7: Varianten und zeitlicher Ablauf der Sauerstoffmessung im Jahr 2001 an Baum 3</i>   | 59 |
| <i>Tabelle 8: Niederschlags- und Globalstrahlungs-Jahressummen, Tages-Mittelwerte und Tages-Maxima in den Jahren 2000 bis 2004. Im Jahr 2001 fand die Aufzeichnung der Niederschlagswerte (*) vom 31.Mai bis 31.Dezember statt, ansonsten ganzjährig. Die Aufzeichnung der Globalstrahlungswerte sind zwischen Februar und Mai 2000 sowie zwischen März und Mai 2001 unvollständig.....</i>    | 78 |
| <i>Tabelle 9: Mittelwerte, Maxima und Minima der Bodentemperaturen im Bereich der Bäume 1 bis 5 in den Jahren 2001 bis 2004. Im Jahr 2001 erfolgte die Messwerterfassung für die Bäume 1 bis 4 ab dem 3.5.2001, im Jahr 2002 erfolgte die Messwerterfassung für Baum 5 ab dem 1.7.2002. In der letzten Zeile sind Mittelwerte, Maxima und Minima des gesamten Messzeitraums angegeben.....</i> | 78 |
| <i>Tabelle 10: Mittelwerte, Maxima und Minima der Lufttemperaturen der Bäume 1 bis 5 in den Jahren 2001 bis 2004. Im Jahr 2001 erfolgte die Messwerterfassung für die Bäume 1 bis 4 ab dem 3.5.2001, im Jahr 2002 erfolgte die Messwerterfassung für Baum 5 ab dem 1.7.2002. In der letzten Zeile sind Mittelwerte, Maxima und Minima des gesamten Messzeitraums angegeben.....</i>            | 78 |
| <i>Tabelle 11: Bodenfeuchte-Mittelwerte im Wurzelbereich der Bäume 1 bis 8 in den Jahren 2001 bis 2004. Die Mittelwerte 2001 für die Bäume 1 bis 4 berücksichtigen Messungen ab dem 3.5.2001, die Mittelwerte 2002 für die Bäume 5 bis 8 berücksichtigen Messungen ab dem 1.7.2002. In der letzten Zeile sind Mittelwerte, Maxima und Minima des gesamten Messzeitraums angegeben.....</i>     | 79 |
| <i>Tabelle 12: Kenndaten der sieben untersuchten Bäume. Messung des Umfangs erfolgte in Brusthöhe, als saftleitende Fläche wurde die Fläche angegeben, welche durch die Graniersensoren tatsächlich erfasst und durch Anfärben des Xylems bestätigt wurde (siehe auch Abbildung 40). .....</i>   | 82 |
| <i>Tabelle 13: Zusammenstellung des Jahres-Wasserumsatzes der sieben untersuchten Bäume.</i>   |    |

## TABELLENVERZEICHNIS

|   |           |
|---|-----------|
| <i>Achtung: Im Jahr 2002 begann die Messung des Saftflusses der Bäume 5 – 7 erst Anfang Juli, zudem führten Bohrkernentnahmen zu Beeinflussungen der Saftflussmessungen .....</i>   | <i>94</i> |
| <i>Tabelle 14: Zusammenstellung des Tages-Wasserumsatzes der sieben untersuchten Bäume. Achtung: Im Jahr 2002 begann die Messung des Saftflusses der Bäume 5-7 erst am 1.Juli, zudem führten Bohrkernentnahmen zu Beeinflussungen der Saftflussmessungen .....</i>                          | <i>95</i> |
| <i>Tabelle 15: Zusammenstellung des <b>flächenspezifischen</b> Tages-Wasserumsatzes der sieben untersuchten Birken. Achtung: Im Jahr 2002 begann die Messung des Saftflusses der Bäume 5-7 erst am 1.Juli, zudem führten Bohrkernentnahmen zu Beeinflussungen der Saftflussmessung.....</i> | <i>95</i> |

---

## 9 DANKSAGUNG

---

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. R. Lösch für die Überlassung des Themas und des Arbeitsplatzes. Seine Großzügigkeit und sein Engagement bei der technischen Ausstattung des Projekts sowie bei der Finanzierung meiner Stelle gingen weit über jedes zu erwartende Maß hinaus.

Danken möchte ich auch Herrn PD Dr. D. Gansert, der mir besonders in der Anfangszeit hilfsbereit zur Seite stand und mit technisch-wissenschaftlichem Rat unterstützte. Diesbezüglich danken möchte ich auch Frau Dr. U. Vogt, welche mir besonders bei der Montage der Psychrometer half.

Claudia Breuninger möchte ich besonders danken, da sie mich immer wieder – auch, aber nicht nur bei der Sensor-Montage – unterstützte.

Den Werkstatteleitern Herrn Seidel und Herrn Müller und ihren Mitarbeitern gilt mein Dank. Ohne ihre Anfertigungen wären viele Messungen nicht möglich gewesen. In ihren Werkstätten konnten zudem viele meiner Geräte nach hartem Freiland Einsatz wiederhergestellt werden, um aufs Neue im Freiland ihren Dienst zu verrichten.

Nicht zuletzt möchte ich auch meinen Freunden und Kollegen danken, die durch ihren Zuspruch und ihre Unterstützung in dieser sicherlich nicht immer einfachen Zeit zum Gelingen der Arbeit beigetragen und meine Gemütsschwankungen freimütig ertragen haben. Insbesondere Katleen Berger und Christian Blohm sind hier zu erwähnen, ihnen war es häufiger als allen anderen vergönnt meine Stimmungen zu erleben. Trotzdem hat sich insbesondere Christian Blohm immer wieder zur Durchsicht meiner Arbeit bereiterklärt.

Ganz besonderer Dank gilt auch meinen Eltern Marianne und Gerhard Burgdorf. Sie haben meinen gesamten Werdegang und besonders auch meine Promotion maßgeblich in jeglicher Hinsicht unterstützt.

---

**10 ERKLÄRUNG**

---

Die hier vorgelegte Dissertation habe ich eigenständig und ohne unerlaubte Hilfe angefertigt. Die Dissertation wurde in der vorgelegten oder in ähnlicher Form noch bei keiner anderen Institution eingereicht. Ich habe bisher keine erfolglosen Promotionsversuche unternommen.

Düsseldorf, den 27.11.2006

(Markus Burgdorf)