

**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

VON

STEFAN LANG
AUS HAGEN (WESTFALEN)

1999

Tag der mündlichen Prüfung: 10. November 1999

Referent: Prof. Dr. Dr. h.c. H.K. Lichtenthaler

Korreferent: Prof. Dr. M. Weisenseel

„Das Prinzip aller Dinge ist das Wasser; aus Wasser ist alles und ins Wasser kehrt alles zurück.“

THALES VON MILET (624-546 v.Chr.)

„Alles wird durch das Wasser geboren, alles wird durch das Wasser erhalten.“

JOHANN WOLFGANG VON GOETHE (1749-1832)

„Beim richtig bewegten Wasser haben wir es mit einem Lebensvorgang zu tun, der bisher unbeachtet und unerforscht war. Nicht bewegtes Wasser ist tot und ist letztlich für das Leben giftig.“

VIKTOR SCHAUBERGER (1885-1958)

VORWORT

Die vorliegende Arbeit entstand als Teilprojekt 16 im Rahmen des DFG-Graduiertenkollegs „Ökologische Wasserwirtschaft“ an der Universität Karlsruhe (TH). Ziel des Kollegs ist es, Naturwissenschaftler und Ingenieure auf die gemeinsame Bearbeitung wasserwirtschaftlicher Projekte vorzubereiten. Der Schwerpunkt der Arbeiten liegt beim Wasser als Lebensraum und Ressource. Während die ingenieurwissenschaftlichen Teilprojekte nach Wegen zum nachhaltigen Management natürlicher, naturnaher oder anthropogen stark veränderter Ökosysteme suchen, wird in den naturwissenschaftlichen Bereichen die Struktur und Dynamik abiotischer und biotischer Systemkomponenten erforscht. Gemeinsam tragen der natur- und der ingenieurwissenschaftliche Arbeitsansatz direkt zum Verständnis des untersuchten Gesamtsystems bei.

Mit seinem biologischen Ansatz steht das Teilprojekt 16 hierbei in direkter Ergänzung zu den hydrologischen Teilprojekten. Die detaillierten Untersuchungen zum Saftfluß in der forstwirtschaftlich bedeutenden Buche liefern einen wichtigen Beitrag zur Ermittlung der Transpiration von Waldbeständen.

DANKSAGUNG

Meinem Betreuer, Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. H. K. Lichtenthaler möchte ich meinen herzlichen Dank aussprechen für die Möglichkeit der Anfertigung der vorliegenden Dissertation, für die Gewährung weitgehender wissenschaftlicher Freiheit, für die ständige Förderung der Arbeit, und für wesentliche wissenschaftliche Anregungen und Diskussionen.

Herrn Prof. Dr. M. Weisenseel danke ich für die Übernahme des Korreferats.

Die Realisierung des experimentellen Vorhabens wurde erst durch die Unterstützung durch zahlreiche Personen oder Institute möglich: Herr R. Bindschädel (Institut für Theoretische Elektrotechnik und Meßtechnik), Herr Dipl.-Geoök. M. Casper und Herr Dipl.-Phys. R. Becker (Institut für Wasserwirtschaft und Kulturtechnik), Herr Dipl.-Ing. B. Deny (Institut für Meteorologie und Klimaforschung), Herr G. Führich (Institut für Boden- und Felsmechanik), Herr W. Müller (Botanisches Institut I), Herr W. Schröder und Herr U. Opfer (Physikalisches Institut), Herr B. Volk (Botanisches Institut II) und die Staatliche Forstschule Karlsruhe. Ihnen sei hiermit herzlichst gedankt.

Den Mitarbeitern und Kollegen des Botanischen Instituts II danke ich für die angenehme Arbeitsatmosphäre. Bei Herrn Prof. Dr. M. Tevini bedanke ich mich für die Überlassung der von ihm auf dem Universitätsgelände in Karlsruhe gemessenen Strahlungsdaten. Eine große Hilfe waren auch die anregenden Diskussionen über die Arbeit mit den Herren Dr. C. Buschmann, Dr. M. Focke und Dipl.-Biol. M. Egert.

Besonderer Dank gilt auch Frau Dr. C. Boxler und Herrn Prof. Dr. H.-G. Heumann vom Botanischen Institut I für die Einweisung in morphometrische Arbeitsmethoden und die Möglichkeit der Anfertigung des anatomischen Teils der Arbeit im dortigen Institut.

Für die sehr hilfreichen Diskussionen und Anregungen bin ich Herrn Dr. A. Granier von der *Equipe Bioclimatologie et Ecophysiologie forestières* am *Institut National de la Recherche Agronomique* in Nancy (Frankreich) sehr dankbar. Ohne diesen wissenschaftlichen Kontakt nach „draußen“ hätte die Arbeit vielleicht einen anderen Verlauf genommen.

Weiterhin danke ich Herrn Müller vom Forstamt Bretten und der Gemeinde Walzbachtal-Jöhlingen für die Möglichkeit der Durchführung der Versuche im Gemeindewald-Distrikt Lehrwald.

Dem Deutschen Wetterdienst danke ich für die Überlassung der meteorologischen Meßwerte der Wetterstation Karlsruhe-West.

Für die finanzielle Unterstützung im Karlsruher Graduiertenkolleg „Ökologische Wasserwirtschaft“ danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Inhaltsverzeichnis	I
INHALTSVERZEICHNIS	I
ABKÜRZUNGEN	V
BEGRIFFSDEFINITIONEN	VII
1. EINLEITUNG	1
1.1. Grundlagen des Wassertransports in der Pflanze	1
1.1.1. Die Kohäsionstheorie	2
1.1.2. Unterbrechung des Wassertransports durch Gefäßembolien	5
1.2. Saftfluß	6
1.2.1. Bedeutung von Wasserhaushaltsuntersuchungen	6
1.2.2. Grundlagen und Anwendungsmöglichkeiten der Saftflußuntersuchungen	7
1.2.3. Saftflußuntersuchungen an Rotbuchen	10
1.2.4. Saftflußunterschiede zwischen einzelnen Bäumen	10
1.3. Evapotranspiration	11
1.4. Bodenfeuchte	12
1.5. Holzanatomie	12
1.5.1. Splint- und Kernholz	13
1.5.2. Gefäßsystem und hydraulische Leitfähigkeit	14
1.5.3. Einfluß der Holzanatomie auf radiale Saftflußunterschiede	17
1.6. Verbreitung und Standortansprüche der Rotbuche (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	18
1.7. Problemstellung	22
1.7.1. Radiale Saftflußtrends als Ursache von Fehlschlüssen bei der Bilanzierung des Wasserhaushaltes von Bäumen	22
1.7.2. Zielsetzung	23
2. MATERIAL UND METHODEN	24
2.1. Allgemeine Angaben zu den Untersuchungsgebieten	24
2.2. Wetter im Untersuchungszeitraum	27
2.3. Saftfluß	31
2.3.1. Technischer Aufbau und Meßprinzip	31
2.3.2. Stromversorgung	33

2.3.3.	Saftflußberechnung	33
2.3.4.	Installation der Saftflußsensoren	35
2.3.5.	Quantifizierung der Saftflußvariationen im Splintholz	36
2.3.6.	Bestimmung des nächtlichen Temperaturmaximums	37
2.3.7.	Fehlerquellen bei der Bestimmung des Saftflusses: Natürliche Temperaturgradienten im Holz	37
2.4.	Wasserpotential	41
2.5.	Evapotranspiration und Bestandestranspiration	43
2.5.1.	Baumhöhenmessung	45
2.5.2.	Ermittlung der Bestandesgrundfläche	47
2.6.	Bodenfeuchte	47
2.7.	Holzanatomische Untersuchungen	48
2.7.1.	Bohrkernentnahme und Altersbestimmung	48
2.7.2.	Bestimmung des hydroaktiven Splintholzes	49
2.7.3.	Mikroskopische Untersuchung der Bohrkerne	49
2.8.	Statistische Methoden	53
2.8.1.	Korrelationsanalyse: Entdeckung von Strukturen	53
2.8.2.	Regressionsanalyse: Prüfung von Strukturen	54
2.8.3.	Varianzanalyse	55
3.	ERGEBNISSE	56
3.1.	Saftflußgeschwindigkeit in der Vegetationsperiode	56
3.1.1.	Standortvergleich Lehrwald - Universitätsgelände	58
3.1.2.	Vergleich der Monatsmittelwerte	58
3.2.	Saftflußgeschwindigkeit im Tagesverlauf	61
3.2.1.	Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der einzelnen Bäume	61
3.2.2.	Mittlerer Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der Standorte	64
3.2.3.	Ermittlung der Bezugsfläche für den Saftfluß	66
3.3.	Einfluß der Klimafaktoren auf die Saftflußgeschwindigkeit	67
3.3.1.	Statistische Analyse der Abhängigkeit der Saftflußgeschwindigkeit von Klimafaktoren	69
3.3.2.	Photosynthetisch aktive Strahlung und Saftflußgeschwindigkeit	72
3.3.3.	Strukturierung des Datensatzes entsprechend der Klimafaktoren	78

3.4. Radialer Trend der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt	80
3.4.1. Beschreibung des radialen Trends der Saftflußgeschwindigkeit durch eine Funktion	87
3.4.2. Schätzung des Saftflusses mit Hilfe einer den radialen Trend beschreibenden Funktion	88
3.5. Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit	91
3.5.1. Wasserpotential distaler Zweige	91
3.5.2. Hydraulische Leitfähigkeit des Gefäßsystems	97
3.6. Evapotranspiration und Bestandestranspiration	101
3.7. Bodenfeuchte	105
3.8. Holzanatomie	107
3.9. Kurzzusammenfassung der Einzelergebnisse	114
4. DISKUSSION	116
4.1. Saftfluß	116
4.1.1. Saftfluß im Tagesverlauf und während der Vegetationsperiode	116
4.1.2. Einfluß des Wetters auf die Saftflußgeschwindigkeit	118
4.1.3. Einfluß der Exposition der Meßstelle auf die Saftflußgeschwindigkeit	120
4.1.4. Schätzgenauigkeit der den radialen Saftflußtrend beschreibenden Funktion	121
4.1.5. Radiale Trends der Saftflußgeschwindigkeit bei Buchen anderer Standorte	121
4.1.6. Ursachen der radialen Saftflußtrends	123
4.2. Evapotranspiration und Bestandestranspiration	125
4.3. Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit	128
4.3.1. Einfluß von Embolien auf die hydraulische Leitfähigkeit	128
4.3.2. Gefäßausfälle als natürlicher Prozeß in der Vegetationsperiode	129
4.3.3. Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit während der Vegetationsperiode	130
4.4. Bodenfeuchte und <i>Predawn</i> -Wasserpotential	133
4.5. Holzanatomie	134
4.6. Ausblick	135

5. ZUSAMMENFASSUNG	137
5.1. Vorbemerkung	137
5.2. Saftfluß	137
5.3. Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit	139
5.4. Evapotranspiration und Bestandestranspiration	139
5.5. Bodenfeuchte	140
5.6. Holzanatomie	140
5.7. Schlußfolgerung	141
6. SUMMARY	142
6.1. Introductory Remarks	142
6.2. Sap Flow	142
6.3. Water Potential and Hydraulic Conductance	143
6.4. Evapotranspiration and Forest Stand Transpiration	144
6.5. Soil Moisture	144
6.6. Wood Anatomy	145
6.7. Conclusion	145
7. LITERATUR	147
8. ANHANG	163
8.1. Anwendung der Saftflußdaten zur Ermittlung der Aufnahme atmosphärischer Spurengase	163
8.2. Definition des Wasserpotentials	165
8.3. Theoretischer Hintergrund der Bodenfeuchtemessung	167
8.4. Herleitung der Saftflußschätzfunktion	168
8.5. Tabellen	170
8.6. Abbildungen	180

ABKÜRZUNGEN

*	signifikant, Signifikanzniveau: $p \leq 0,05$
**	sehr signifikant, Signifikanzniveau: $p \leq 0,01$
***	höchst signifikant, Signifikanzniveau: $p \leq 0,001$
\square	Wasserpotential [Pa]
\square_{pd}	Wasserpotential morgens vor der Dämmerung, <i>Predawn</i> -Wasserpotential [Pa]
Bew	Bewölkungsgrad (zwischen 0 und 8) [dimensionslos]
BHD	Brusthöhdurchmesser, Stammdurchmesser in Brusthöhe (1,3 m) [m]
CV	PEARSON-Variationskoeffizient, <i>coefficient of variation</i> [%]
D	Wasserdampfdefizit der Luft [Pa]
dGz	durchschnittlicher Gesamtzuwachs an Holz [$\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{a}^{-1}$]
DWD	Deutscher Wetterdienst
g_a	aerodynamische Leitfähigkeit [m s^{-1}]
g_c	Kronenleitfähigkeit [m s^{-1}]
GK	GAUSS-KRÜGER Koordinaten, Angabe als rechts/ links Wert in km
GMT	<i>Greenwich Mean Time</i> , (entspricht UTC, <i>Universal Time Coordinated</i>) Standardzeit, MEZ - 1 h bzw. MESZ -2 h
k_h	hydraulische Leitfähigkeit des gesamten Gefäßsystems des Baumes, <i>hydraulic conductance</i> [$\text{m}^3 \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$]
k_s	auf die Splintholzfläche bezogene theoretische hydraulische Leitfähigkeit der Xylemgefäße, <i>hydraulic conductivity</i> [$\text{m}^4 \text{s}^{-1} \text{N}^{-1}$]
max	Maximum
me	Mittelwert, <i>mean</i>
MEZ	Mitteleuropäische Zeit
MESZ	Mitteleuropäische Sommerzeit, MEZ + 1 h
min	Minimum
n	Anzahl
N	Niederschlag [$\square \text{m}^{-2} = \text{mm}$]
NN	Normalnull
ns	nicht signifikant, Signifikanzniveau: $p > 0,05$
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung (400-700 nm), <i>photosynthetically active radiation</i> [W m^{-2}], Tagesdosis [MJ m^{-2}]; $1 \text{ W m}^{-2} \square 4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD
PET	potentielle Evapotranspiration [$\square \text{m}^{-2} = \text{mm}$]

PPFD	photosynthetische Photonenflußdichte [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], \square 2,13 \square R_G
Q	Saftfluß [$\square \text{h}^{-1}$]
Q_{v20}	Saftfluß im Splintholz, berechnet durch Extrapolation der Saftflußgeschwindigkeit in 0-20 mm Splintholztiefe auf das gesamte untersuchte Splintholz [$\square \text{h}^{-1}$]
$Q_{f(v20)}$	Saftfluß im Splintholz, basierend auf einer Funktion, die die Änderung der Saftflußgeschwindigkeit vom jüngsten zum ältesten Splintholzbereich berücksichtigt [$\square \text{h}^{-1}$]
Q_{0-80}	Saftfluß als Summe der in den einzelnen Splintbereichen gemessenen Werte [$\square \text{h}^{-1}$]
R_G	Globalstrahlung, <i>global radiation</i> (30-3000 nm) [W m^{-2}]
r_h	hydraulischer Widerstand, <i>hydraulic resistance</i> [Pa s m^{-3}]
rH	relative Luftfeuchtigkeit, <i>relative humidity</i> [%]
R_N	Nettostrahlung, <i>net radiation</i> [W m^{-2}], Globalstrahlung nach Abzug der reflektierten Strahlung
<i>rvd</i>	Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im Splintholz, <i>ratio velocity decrease</i> : ($v_{\text{jüngstes Splintholz}} - v_{\text{ältestes Splintholz}}$)/ $v_{\text{ältestes Splintholz}}$ [dimensionslos]
sd	Standardabweichung, <i>standard deviation</i>
se	Standardfehler, <i>standard error</i>
SPAC	Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum, <i>soil-plant-atmosphere-continuum</i>
T	Transpiration [$\square \text{m}^{-2} = \text{mm}$]
v'	mittlere, gewichtete Saftflußgeschwindigkeit, <i>velocity</i> [dm h^{-1}]
v	Saftflußgeschwindigkeit (synonym Saftflußdichte) oder allgemein Strömungsgeschwindigkeit [dm h^{-1}]
v_{20}, \dots, v_{80}	Saftflußgeschwindigkeit in einem bestimmten Bereich des Splintholzes: 20, 40, 60 oder 80 für 0-20 mm, 20-40 mm, 40-60 mm bzw. 60-80 mm radiale Entfernung vom Kambium [dm h^{-1}]
v_{max}	maximale Saftflußgeschwindigkeit [dm h^{-1}]

BEGRIFFSDEFINITIONEN

Bestandesgrundfläche, synonym **Kreisfläche**: Gesamte Brusthöhenquerfläche aller Bäume eines Bestandes. Sie wird bei Mischbeständen meist separat für jede Baumart ermittelt.

Brusthöhenquerfläche: Querschnittsfläche eines Baumes in Brusthöhe (1,3 m).

Embolie: Verstopfung eines Gefäßes durch z.B. Luft.

Evaporation: Nicht regulierte Verdunstung von Wasser von einer freien Wasseroberfläche oder der Oberfläche eines wasserhaltigen Körpers.

Evapotranspiration: Zusammenschluß von Transpiration der Pflanzen und Evaporation der Bodenoberfläche, da beide oftmals meßtechnisch nicht voneinander getrennt werden können.

Gefäßdichte: Anzahl der Xylemgefäße pro Querschnittsflächeneinheit.

Interzeption: Von der Vegetation zurückgehaltener und sie benetzender Teil des Niederschlags. Der überwiegende Teil dieses Wassers verdunstet, nur ein geringer Teil des Wassers wird von der Pflanze aufgenommen.

Kavitation: Hohlraumbildung in schnell strömenden Flüssigkeiten.

Kernholz: Toter, innerer Teil des Holzes; die Reservestoffe sind dort meist abgebaut. Dieser Bereich des Stammes ist nicht mehr an der Wasserleitung beteiligt.

Saftfluß: Volumen des im Xylem pro Zeit transportierten Wassers. Symbol Q [$\text{dm}^3 \text{h}^{-1}$]. Die Nomenklatur sämtlicher „Saftflußparameter“ wurde an die Empfehlungen für die Vereinheitlichung von Saftflußuntersuchungen angepaßt (EDWARDS et al. 1996).

Saftflußgeschwindigkeit, synonym **Saftflußdichte**: Geschwindigkeit des im Xylem durch einen Querschnitt transportierten Wassers. Symbol v [dm h^{-1}].

Splintholz: An der Wasserleitung beteiligter äußerer Teil des Holzes; er enthält lebende Zellen und Speicherstoffe. Eventuell Untergliederung in wasserleitenden (hydroaktiven) Splint und nicht (mehr) wasserleitenden Speichersplint.

Transpiration: Abgabe von Wasserdampf aus den Blättern an die Umgebungsluft: a) reguliert über die Spaltöffnungen (Stomata) oder b) nicht reguliert über die Cuticula.

1. EINLEITUNG

1.1. Grundlagen des Wassertransports in der Pflanze

Zur Versorgung ihrer Organe mit Wasser und darin gelösten Nährstoffen müssen von der Pflanze teilweise sehr große Entfernungen zwischen den Versorgungsquellen (*source*) und den Orten des Verbrauchs (*sink*) überbrückt werden. Höhere Landpflanzen nehmen Wasser und Nährstoffe über die Wurzeln aus dem Boden auf und transportieren es in speziellen Leitbahnen des Xylems zu den Orten des Verbrauchs. Das Xylem wurde bereits seit dem 17. Jahrhundert als Transportweg des Wassers betrachtet (M. MALPIGHI „*Anatome Plantarum*“ 1675 und N. GREW „*The Anatomy of Plants*“ 1682, zitiert aus KRAMER & BOYER 1995, S. 234). Die passive Aufnahme von Wasser durch die Wurzel wurde schon 1583 von A. CESALPINO in „*De Plantis*“ beschrieben (zitiert aus KRAMER & BOYER 1995, S. 2). Dagegen wurde die differenzierte Rolle der Wurzel als passiv und aktiv absorbierende Oberfläche für Wasser erst durch die Arbeiten von RENNER (1912) und KRAMER (1932) wissenschaftlich akzeptiert.

In hochwachsenden Baumarten wie *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. muß Wasser teilweise über 100 m Höhendifferenz von den Wurzeln bis zu den Blättern im Kronenraum überbrücken. Antriebskraft für die Überwindung dieser Höhendifferenz ist die Transpiration der Blätter. Von manchen Autoren wird die Transpiration nur als ein unvermeidbares Nebenprodukt der Photosynthese angesehen (SMITH & HOLLINGER 1991, OERTLI 1993). Denn das für die Photosynthese benötigte CO₂ wird über die Stomata aufgenommen, wobei gleichzeitig Wasser aus den Zellwänden des Blattmesophylls in die stomatären Atemhöhlen verdunstet und auf dem gleichen Weg wie CO₂, aber in umgekehrter Richtung, durch die Stomata in die Atmosphäre diffundiert (TAIZ & ZEIGER 1998). Entscheidend für die Verdunstungsrate ist der Feuchtigkeitsgradient zwischen der Luft und der feuchten Oberfläche (siehe unten). Das verdunstende Wasser erniedrigt das Wasserpotential der Zellwandoberflächen und induziert einen Fluß von (flüssigem) Wasser aus dem Wurzelraum durch die Pflanze bis in die Blätter (PASSIOURA 1991). Das Wasser aus den großen Leitbahnen wird durch das feine Netzwerk der Blattadern über einen Großteil der Fläche eines Blattes verteilt. Nach TAIZ & ZEIGER (1998) sind in einem typischen Blatt die meisten Zellen nicht mehr als 0,5 mm von einer der kleinen Blattadern entfernt. Aus dem Gefäßsystem dringt das Wasser schließlich in die Mesophyllzellen und die Zellwände ein. Das Wasser wird dort in den feinen Kapillaren der Zellwände zwischen den Cellulose-Mikrofibrillen und an hydrophile Zellwandkomponenten gebunden. An den Zellwandoberflächen entstehen die negativen Drücke, die für den Wassertransport durch das gesamte Xylem von der Wurzel bis zum Blatt verantwortlich sind. Die Mesophyllzellen im Blatt stehen über die luftgefüllten Interzellularräume in direkten Kontakt mit der Atmosphäre. Der Verdunstungsprozeß an diesen Luft-Wasser-Grenzflächen innerhalb des Blattes verursacht eine Sogwirkung auf das Wasser im Mesophyll und somit auch auf das Gefäßsystem. Um so größer der Betrag dieses negativen Druckes, desto größer ist der Nachstrom an Wasser. Aus den Interzellularräumen im Blatt diffundiert das Wasser schließlich durch die geöffneten Stomata in die Atmosphäre

(Distanz ca. 1 mm). Die Wasserabgabe über die Cuticula ist sehr gering (KERSTIENS 1996), nach TAIZ & ZEIGER (1998, S. 92) liegt sie bei nur 5% der gesamten Transpiration. Als ein Diffusionsprozeß ist dieser Vorgang abhängig vom Konzentrationsgradienten des Wasserdampfes zwischen den Interzellularräumen und der Atmosphäre und vom Diffusionswiderstand dieses Weges. Den hauptsächlichen Widerstand gegen eine übermäßige Verdunstung stellen die Stomata (stomatärer Widerstand) und der Grenzflächenwiderstand an der Blattoberfläche dar (Über den Stomata bildet sich eine mit Wasserdampf angereicherte Zone, der Wasserdampfgradient in dieser Grenzfläche wird so erniedrigt. Wind zerstört diese Grenzfläche und erhöht den Gradienten und damit die Verdunstungsrate.). Während der stomatäre Widerstand durch die Öffnungsweite der Stomata von der Pflanze regulierbar ist, ist der Grenzflächenwiderstand primär von der Windgeschwindigkeit abhängig und nur durch morphologische Änderungen (Haare, eingesenkte Stomata etc.) beeinflussbar. Die stomatäre Öffnungsweite ist also die Haupteinflußgröße für die kurzfristige Regulierung der Transpiration (TAIZ & ZEIGER 1998). Zu den Einflußfaktoren auf die Stomataregulation gehört auch die UV-B Strahlung (z.B. TERAMURA et al. 1983).

Durch ihr Öffnungsverhalten können die Schließzellen der Stomata ein Fließgleichgewicht zwischen Wasseraufnahme und -abgabe einstellen, da über die Xylemelemente eine Verbindung mit den Wurzeln besteht (BRUNOLD et al. 1996). Als Botenstoff für die Übermittlung von Signalen aus den Wurzeln wird meist Abscisinsäure (ABA) angesehen (ZHANG & DAVIES 1990, BRUNOLD et al. 1996, McDONALD & DAVIES 1996). In einigen Arbeiten konnte jedoch gezeigt werden, daß alleine die ABA-Konzentration im Xylemsaft nicht immer die Reaktion der Stomata erklären konnte (z.B. WARTINGER et al. 1990). THOMPSON et al. (1997) kommen zu dem Schluß, daß durch Trockenstreß hervorgerufene Änderungen im pH-Wert des Xylemsaftes als Signal an die Blätter dienen und die Empfindlichkeit der Schließzellen gegenüber ABA beeinflussen können. Eine Übermittlung von Informationen über die Wasserversorgung im Wurzelraum ist auch notwendig, um schädigende Auswirkungen auf das Gefäßsystem zu vermeiden. Bei extrem negativen Drücken im Xylem können u.U. irreparable Gefäßausfälle entstehen (siehe unten). Einige Autoren schlagen deshalb als Regulationsmodell der Stomataöffnung eine Art „Kosten-Nutzen-Analyse“ zwischen zeitweise geöffneten Stomata für eine hohe Assimilation bei hoher Verdunstung und zeitweise geschlossenen Stomata mit geringer oder keiner Assimilation bei reduzierter Verdunstung vor, um eine Beschädigung des Gefäßapparates bei extremen Verdunstungsansprüchen der Atmosphäre zu verhindern (TYREE & SPERRY 1988, JONES & SUTHERLAND 1991). Die stomatäre Physiologie wird als eines der komplexesten Gebiete der Pflanzenphysiologie angesehen (COCHARD et al. 1996).

1.1.1. Die Kohäsionstheorie

Die Prozesse der Verdunstung und Nachlieferung von Wasser sind Grundlage der Kohäsionstheorie des Wasserferntransports in Pflanzen. Diese Theorie besagt, daß Wasser aufgrund der Verdunstung an bzw. in den Blättern von den Wurzeln durch das Gefäßsystem der Pflanze gezogen wird (KRAMER 1983, ZIMMERMANN 1983).

Veröffentlicht wurde diese Theorie erstmals von BOEHM (1889, 1893). Meist wird jedoch die weiter verbreitete englischsprachige Arbeit von DIXON & JOLY (1894) zitiert. Der entstandene Unterdruck wird basipetal im Gefäßsystem weitergeleitet, wobei durch die starke Kohäsion der Wassermoleküle ein kontinuierlicher Wasserfluß über die Wurzel aus dem Boden durch die Pflanze bis in die Blätter resultiert (KRAMER & BOYER 1995). Der Wasserferntransport ist damit ein passiver Prozeß, d.h. im Xylem fließt das Wasser spontan entlang eines hydrostatischen Druckgradienten (zur Definition des Wasserpotentials siehe Anhang) (PASSIOURA 1991) (**Tabelle 1**).

Man spricht deshalb auch von einem Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum (engl. *SPAC soil-plant-atmosphere-continuum*) (KRAMER & BOYER 1995, RICHTER 1997). Der Verdunstungsverlust (I) der Blätter ist hierbei, analog zum OHM'schen Gesetz ($U = R \cdot I$, Spannung = Widerstand \cdot Strom), proportional zum Druckgradienten entlang des Transpirationsstroms (U). Die Leitfähigkeit ($1/R$) des gesamten Systems setzt sich aus den parallel und seriell verschalteten Widerständen der Wurzel, des Stammes und der Blätter zusammen (TYREE 1999).

Tabelle 1. Wasserpotential in den einzelnen Elementen des Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuums (Auszug aus Tab. 9.2 in NOBEL 1983).

	Wasserpotential (MPa)
Luft (rH = 50%)	-95,1
Blatt (Xylem)	-0,8
Wurzel (Xylem)	-0,6
Boden in Wurzelnähe	-0,3

Ein Punkt, der für eine kontroverse Diskussion der Kohäsionstheorie in der jüngsten Vergangenheit geführt hat, ist die Entstehung von negativen Drücken im Gefäßsystem der Pflanze. Um eine kontinuierliche Wassersäule im Xylem aufrecht zu erhalten, muß der Gravitation entgegengewirkt werden, dadurch ergibt sich für eine stationäre Wassersäule im Xylem ein Druckgradient von 0,01 MPa pro Meter Höhendifferenz. Bei einsetzender Wasserbewegung durch Transpiration muß zusätzlich zur Gravitation noch der Reibungswiderstand in den Gefäßen überwunden werden, so daß der Druckgradient größer werden muß. Wasser in diesem Zustand des Unterdrucks ist instabil (STEUDLE 1995), da eine einmal z.B. durch einen Lufteintritt unterbrochene Kontinuität in der Wassersäule sich nicht spontan wieder schließt, sondern erst, wenn der Druck im Gefäß den Dampfdruck übersteigt. Wasser kann diesen instabilen Zustand durch die Kohäsion der Wassermoleküle untereinander und die Adhäsion an die Gefäßwandung aufrechterhalten (TYREE 1997). Theoretisch kommt es erst bei hohen Drücken von -80 bis -200 MPa zur Entstehung von Gasblasen in der flüssigen Phase, und damit zum Abreißen des Wasserfadens (POCKMAN et al. 1995, vgl. SMITH 1994). Die Instabilität des Wassers im Xylem wird oft neben dem bislang fehlenden direkten Nachweis der negativen Drücke im Xylem als Argument gegen die Kohäsionstheorie angeführt.

Die Entwicklung der Drucksonde (BALLING & ZIMMERMANN 1990, BENKERT et al. 1991) gestattete es erstmals, den Druck im Xylem direkt zu messen. Der ausbleibende Nachweis der negativen Drücke im Xylem führte neben der Anfechtung der Kohäsionstheorie auch zu einer Diskussion der bislang eingesetzten Druckkammer-Methode nach SCHOLANDER et al. (1965) (OERTLI 1993, MURPHY & SMITH 1994, ZIMMERMANN et al. 1994, CANNY 1995, STEUDLE 1995, MILBURN 1996, RICHTER 1997, TYREE 1997, CANNY 1998).

Die Druckkammer-Methode ist das am häufigsten eingesetzte Instrumentarium zur Bestimmung des Wasserpotentials Ψ von Blättern oder Zweigen (eine Übersicht über die Anwendungsmöglichkeiten geben TOMOS & LEIGH 1999). Die Methode wurde Anfang des 20. Jahrhundert von H. DIXON erstmals beschrieben, fand aber erst weite Verbreitung durch die Arbeiten von SCHOLANDER et al. (1965). Oft wird das Gerät deshalb auch als Scholander-Druckkammer oder Scholander-Bombe bezeichnet (engl. *pressure-chamber* oder *pressure-bomb*). Die Druckkammer mißt den negativen hydrostatischen Druck Ψ_p im Xylem der Pflanze. Hierbei wird angenommen, daß das Wasserpotential im Xylem ungefähr dem mittleren Wasserpotential des gesamten Organs entspricht (KOIDE et al. 1989, TAIZ & ZEIGER 1998). Diese Annahme wird bestärkt, da zum einen in den meisten Fällen das osmotische Potential im Xylemsaft vernachlässigbar ist (nach KOIDE et al. 1989: oft größer als -0,02 MPa), so daß die Hauptkomponente des gesamten Wasserpotentials der hydrostatische Druck wird und weiterhin das Xylem der meisten Pflanzen in engem Kontakt zu den meisten Zellen steht (TAIZ & ZEIGER 1998).

Die Arbeiten von HOLBROOK et al. (1995) und POCKMANN et al. (1995) konnten kürzlich den (indirekten) Nachweis erbringen, daß in den pflanzlichen Gefäßen negative Drücke entstehen können, der Wassertransport bis zu einem (artspezifischen) Grenzwert aufrechterhalten werden kann und die Druckkammer-Methode diese Werte korrekt messen kann. POCKMANN et al. (1995) haben in ihren Experimenten die hydraulische Leitfähigkeit von Stammsegmenten gemessen. Das Gefäßsystem stand unter einem mit einer Zentrifuge erzeugten definierten Unterdruck. Sie konnten zeigen, daß die Gefäße verschiedener Baumarten (*Populus fremontii* S. Watson, *Salix gooddingi* Ball, *Acer négundu* L., *Abies lasiocarpa* (Hook) Nutt., *Juniperus monosperma* (Engelm.) Sarg.) bis zu einem artspezifischen Druck von -1,2 bis -3,5 MPa wassergefüllt blieben. Außerdem bestätigten sie mit Vergleichsmessungen die Aussagekraft der Druckkammer-Technik. Dies wurde auch durch HOLBROOK et al. (1995) gezeigt. Die Autoren erzeugten durch Zentrifugation von Stammsegmenten definierte negative Drücke im Xylem von bis zu -1,5 MPa. Die gleichen Zahlenwerte wurden anschließend durch Messungen mit der Druckkammer bestätigt. Die beiden Arbeiten von POCKMANN et al. (1995) und HOLBROOK et al. (1995) sind eine empirische Bestätigung der Methode nach SCHOLANDER et al. (1965). Gleichzeitig wird das Auftreten von negativen Drücken im Xylem nachgewiesen. Die Kohäsionstheorie als primärer Mechanismus für den Wassertransport in höheren Pflanzen wird so experimentell unterstützt, da die für den Transpirationssog erforderlichen negativen Drücke offensichtlich korrekt im Xylem gemessen wurden (STEUDLE 1995, RICHTER 1997, LÖSCH 1999, TYREE 1999). Die Diskussion ist sicher nicht abgeschlossen, endgültige Beweise für oder gegen die Kohäsionstheorie liegen noch nicht vor. Die derzeit vorliegenden Untersuchungsergebnisse sprechen jedoch eher für die Kohäsionstheorie.

1.1.2. Unterbrechung des Wassertransports durch Gefäßembolien

Eine Unterbrechung des Wasserflusses durch eine starke Erhöhung des Druckgradienten zwischen Atmosphäre und Pflanze kann in bestimmten Streßsituationen auftreten (SPERRY et al. 1994). In derartigen Fällen wird die Kontinuität des Wassers durch einen Hohlraum unterbrochen, eine Kavitation entsteht. Das Wasser wird durch die umgebenden Gewebe dem kavitierten Gefäß entzogen, so daß ein mit Wasserdampf gefüllter Hohlraum zurückbleibt. Tritt Luft in diesen Hohlraum ein, spricht man von einem embolierten Gefäß (TYREE 1999). Die luftgefüllten Gefäße sind fortan für den Wassertransport unbrauchbar. Der Verlust von funktionsfähigen Gefäßen führt zu einer Erhöhung des Widerstandes gegen den vertikalen Fluß, d.h. der hydraulische Widerstand steigt (TOGNETTI et al. 1996). Eine Beobachtung des Wasserpotentials in der Kronenregion der Bäume erlaubt es, gemeinsam mit Saftflußmessungen im Stamm, Aussagen über derartige Veränderungen treffen zu können (LANDSBERG et al. 1976, PALLARDY 1989). Infolge der Änderung in der Effektivität des Wasserleitsystems kommt es nach Ansicht von LO GULLO & SALLEO (1992) zu einem Verschuß der Stomata und einer sinkenden Transpirationsrate (vgl. JONES & SUTHERLAND 1991). Wenn sich die stomatare Leitfähigkeit nicht parallel ändern würde, käme es nach Ansicht von LO GULLO & SALLEO zu einer weiteren Absenkung des Blattwasserpotentials durch eine Absenkung der blattspezifischen Leitfähigkeit. Der verstärkte Sog hätte einen Anstieg der Kavitationszahl zur Folge, was wiederum zur weiteren Absenkung der blattspezifischen Leitfähigkeit führen würde. Das ganze funktioniert als sog. *positive feedback cycle*. Auf diese Weise können sog. *runaway* Embolien entstehen (SPERRY 1995).

Embolien im Xylem werden nach ihrer Entstehung unterschieden (SPERRY et al. 1994). Einerseits treten sie während der Vegetationsperiode aufgrund von extrem negativen Drücken auf. Andererseits kommt es aufgrund von winterlichen Gefrier-Tau-Zyklen zu embolierten Gefäßen. Während der Vegetationsphase, werden im Wasser gelöste Gase durch den im Xylem durch den Transpirationssog entstehenden enorm hohen Unterdruck freigesetzt. Wie oben beschrieben kommt der Wassertransport in diesen Gefäßen zum Erliegen. Eine Ausbreitung der Embolien findet statt, indem Gas durch die die angrenzenden Gefäße verbindenden Tüpfelmembranen eingezogen wird. Als kritisch hat sich hier der Durchmesser der Tüpfelmembran erwiesen (SPERRY & TYREE 1990, siehe unten) und nicht, wie bei winterlichen Embolien, der Gefäßdurchmesser (SPERRY et al. 1994).

Die artspezifischen Grenzwerte für die Entstehung von Kavitationen werden durch die sog. *air-seeding* Hypothese erklärt (ZIMMERMANN 1983). Hierbei wird Gas aus benachbarten Gefäßen durch die Tüpfel in den Gefäßendwänden in intakte (wassergefüllte) Gefäße gezogen. Normalerweise erlauben die Tüpfel nur die Passage von Wasser und nicht von Gas-Wasser Menisken. Eine Ausbreitung von Embolien im gesamten Gefäßsystem (sog. *runaway embolism*, siehe oben) wird auf diese Weise in der Regel verhindert. Das bei einer Embolie eindringende Gas, nach ROMBERGER et al. (1993, S.113) meist CO₂, bildet eine Gas-Wasser-Grenzfläche im Gefäß, die nur bei sehr hoher Sogwirkung die Tüpfel passieren kann. Entscheidend für die Überwindung dieser Barriere ist die Größe der Pore, da die Kapillarkraft, die die Gas-Wasser-Grenzfläche an der Überwindung hindert, von der

Oberflächenspannung des Xylemsaftes und dem Porendurchmesser abhängt. Der Zusammenhang zwischen dem (artspezifischen) Porendurchmesser und dem (artspezifischen) Kavitations-Grenzwert wurde für verschiedene Arten gezeigt (SPERRY & TYREE 1990, JARBEAU et al. 1995).

Gegner der Kohäsionstheorie führen an, daß offensichtlich auftretende Reaktivierungen embolierter Gefäße nicht möglich seien, wenn das Wasser gleichzeitig unter einem Unterdruck steht. Die Experimente von HOLBROOK & ZWIENIECKI (1999) und TYREE et al. (1999) konnten jedoch kürzlich zeigen, daß der den Wasserfluß blockierende Wasserdampf durch eine Druckerhöhung im betroffenen Gefäß wieder verflüssigt werden konnte, obwohl die angrenzenden Gefäße wassergefüllt waren und unter einem Unterdruck (Transpirationssog) standen. Unter Berücksichtigung der physikalischen Gegebenheiten kommen HOLBROOK & ZWIENIECKI (1999) zu dem Schluß, daß es thermodynamisch plausibel ist, wenn die benachbarten lebenden Parenchymzellen durch einen osmotischen Wassereinstrom in ein emboliertes Gefäß für eine lokale Druckerhöhung sorgen (vgl. CANNY 1997). Dieser Vorgang scheint auch dann ablaufen zu können, wenn die direkt angrenzenden Gefäße wassergefüllt sind. Gefäßausfälle müssen nach dieser Theorie also nicht irreversibel sein, ohne dabei der Kohäsionstheorie zu widersprechen.

1.2. Saftfluß

1.2.1. Bedeutung von Wasserhaushaltsuntersuchungen

Die Kenntnis des Wasserhaushalts von Pflanzen ist von grundlegender Bedeutung für das Verständnis komplexer Wechselwirkungen in Waldökosystemen. So steuert die Transpiration die Wasser- und Nährstoffversorgung und damit die physiologischen Prozesse der Pflanzen. Gleichzeitig beeinflusst die Verdunstung die Wasserbilanz des gesamten Ökosystems und steuert die Stoffkonzentrationen in der Bodenlösung sowie die Versickerungsrate, sie wirkt sich also auch auf den Bodenchemismus aus. Eine Änderung der Nährstoffversorgung durch den Boden hat wiederum Auswirkungen auf den gesamten pflanzlichen Stoffwechsel (FRITSCH & MAYER 1998). Kenntnisse der Transpiration tragen zum Verständnis der internen Transportmechanismen, der Reaktionen auf Wassermangel, des Stofftransportes und der den Wasserhaushalt betreffenden Gaswechselprozesse bei. Vom ökologischen Standpunkt aus beeinflusst die Transpiration in Beziehung zur Wasserverfügbarkeit die Baumverteilung und Bestandesdichte. Für die Forsthydrologie ist die Transpiration ein wichtiger Beitrag der gesamten Wasserbilanz von Waldbeständen und beeinflusst damit auch den Wasserertrag (Gebietsabfluß) eines Einzugsgebiets (KAUFMANN & KELLIHER 1991). Ein eindrucksvolles Zahlenbeispiel für die Bedeutung der Transpiration des Waldes geben KRAMER & BOYER (1995): Der Anteil der Transpiration eines Laubwaldes in den USA am Wasserverlust eines Gebietes betrug 31% des Gesamtniederschlags. Die Evaporation machte weitere 25% aus. Nach vollständiger Abholzung und Eliminierung des Transpirationsbeitrages erhöhte sich die Evaporation nur auf 29%. Dagegen kam es zu einem drastischen Anstieg des Oberflächenabflusses von 34% auf 59% der Niederschlagssumme. Die Folgen eines derart erhöhten

Oberflächenabflusses sind verstärkte Erosion, die erhöhte Gefahr von Überschwemmungen und eine Veränderung des unter einem Waldbestand jahresperiodisch schwankenden Grundwasserspiegels.

Daneben leistet die Analyse von Wasser- und Kohlenstoffflüssen einen wichtigen Beitrag für regionale Klimamodelle. Besondere Beachtung findet der atmosphärische Austausch von Waldökosystemen auch aufgrund der potentiellen mesoskaligen Klimaauswirkungen (Regenverteilung und Bodenwasserspeicher) und ihrer Rolle hinsichtlich globaler Klimaveränderungen (CO₂-Aufnahme aus der Atmosphäre und als Kohlenstoffspeicher) (EU-Projekt EuroFlux und das amerikanische Pendant AmeriFlux) (TENHUNEN et al. 1998).

1.2.2. Grundlagen und Anwendungsmöglichkeiten der Saftflußuntersuchungen

In einer transpirierenden Pflanze sind die über die Wurzeln aufgenommene und über die Blätter abgegebene Wassermenge in etwa gleich. Der von Bäumen für Wachstum und Photosynthese benötigte Anteil des aufgenommenen Wassers ist sehr gering. Die Messung des im Stamm transportierten Wassers erlaubt demnach eine hinreichend genaue Schätzung der Transpiration der Krone (KAUFMANN & KELLIHER 1991, VON WILLERT et al. 1995). Bereits Anfang der 30er Jahre wurden von HUBER (1932) erste erfolgreiche Versuche unternommen, die Geschwindigkeit des im Xylem transportierten Wasserstroms, die Saftflußgeschwindigkeit, mit einer thermoelektrischen Methode zu messen. Die Ausbreitung von Wärmepulsen im Holz wird auch heute noch bei der *heat-pulse* Methode eingesetzt. Bei anderen Techniken wird ein mehr oder weniger eng umgrenzter Bereich des Holzes erwärmt und die Temperaturänderung durch das vorbeifließende Wasser oder die Energie zur Aufrechterhaltung einer bestimmten Temperaturdifferenz gemessen. Eine Übersicht über die modernen Saftflußmeßmethoden geben SMITH & ALLEN (1996). Andere Methoden wie die Computertomographie (HABERMEHL et al. 1990) und die Infrarotbildanalyse (ANFODILLO et al. 1993) gestatten es, die Wasserverteilung im Stamm räumlich hochauflösend, aber nur qualitativ sichtbar zu machen. Die letztgenannte Methode wurde bereits erfolgreich mit Saftflußtechniken verglichen (GRANIER et al. 1994).

Mit Saftfluß wird in der einschlägigen Literatur nicht der Assimilattransport im Phloem gemeint, sondern das im Xylem transportierte Wasser (engl. *sapflow* bzw. *sap velocity*). In der Regel bezeichnet der Saftfluß den Volumenfluß. Manchmal wird deshalb auch zur besseren Unterscheidung von „Xylemfluß“ gesprochen.

Die Saftflußmethoden können generell in zwei Gruppen eingeteilt werden:

1. die Wärmepuls- oder Kompensationsmethode (engl. *heat-pulse* oder *compensation*),
2. die Wärmeausgleichstechnik (engl. *heat balance*): *stem heat balance* (Typ Dynagauge), *trunk sector* oder *stem surface heat balance* (CERMAK-System, modifiziertes CERMAK-System von SCHULZE) bzw. *tissue heat balance*, *thermal dissipation* oder *constant heating* (GRANIER-System).

Die Aussagekraft aller genannten Methoden wurde in zahlreichen Untersuchungen bestätigt. Hierbei wurden die Methoden untereinander (GRANIER et al. 1994, ALLEN &

SMITH 1996, GRANIER et al. 1996b, SMITH & ALLEN 1996, KÖSTNER et al. 1996, VALANCOGNE et al. 1996, KÖSTNER et al. 1998b) oder mit unabhängigen Methoden verglichen (SCHULZE et al. 1985, KÖSTNER et al. 1998a).

Saftflußmessungen besitzen gegenüber anderen Techniken wesentliche Vorteile bei der Bestimmung der Transpiration von Zweigen, Ästen oder ganzen Bäumen (SMITH & ALLEN 1996):

1. Sie sind bei hoher Zeitauflösung ohne viel Aufwand automatisierbar.
2. Die Transpiration ganzer Bäume kann bei geringem Meßaufwand leicht ermittelt werden (Stamm als „Flaschenhals“, **Abbildung 1**).
3. Die Messungen sind nahezu überall einsetzbar und führen nur zu geringen Störungen am Standort.

Wasserfluß- oder Saftflußmessungen werden in zunehmendem Maße bei Wasserhaushaltsuntersuchungen in Waldbeständen eingesetzt. Hierbei dienen sie meist als Ergänzung zu mikrometeorologischen Methoden zur Messung oder Schätzung (durch empirische Modelle) des Wasserdampfstromes von Boden und Vegetation in die Atmosphäre (GRANIER et al. 1996a, KÖSTNER et al. 1998b, OREN et al. 1998). Saftflußtechniken gestatten es, die Transpiration der Bäume getrennt von der Evaporation des Bodens und der Transpiration der Kraut- und Strauchschicht zu untersuchen (SAKURATANI 1987, KELLIHER et al. 1992, ALLEN & GRIME 1995, HATTON & WU 1995, GRANIER et al. 1996b, KÖSTNER et al. 1998b). Sie sind somit eine sinnvolle Ergänzung und Erweiterung der räumlich relativ grobskaligen mikrometeorologischen Methoden. Kleinräumige Heterogenitäten aufgrund von Bestandesparametern wie Alter, Größe, Stammzahl und Artenzusammensetzung können mit Saftflußmessungen gut aufgedeckt werden (ALSHEIMER et al. 1998, vgl. KELLER 1994).

Es gibt viele Anwendungsmöglichkeiten für Saftflußmessungen, sowohl in der Forst- und Landwirtschaft (z.B. Bewässerungsstrategien von Obstbäumen, BRAUN 1996), als auch in der Baumphysiologie und Mikrometeorologie. Zahlreiche Studien haben Saftflußmethoden zur Quantifizierung des Wasserverbrauchs und der Wasserbewegung oder auch der Beziehung zwischen Umweltbedingungen und der pflanzlichen Transpiration eingesetzt. Einen Überblick über die Anwendung und die Methodik geben SMITH & ALLEN (1996); zum Einsatz in der Baumphysiologie und Mikrometeorologie siehe KÖSTNER et al. (1998b).

Aufgrund der direkten Beziehung zwischen der Saftflußgeschwindigkeit und der stomatären Leitfähigkeit lassen sich aus Saftflußmessungen auch Vorhersagen über den Eintrag bzw. die Aufnahme von Spurengasen (z.B. NO_x) durch die Stomata der Blätter machen (RENNENBERG et al. 1996, Details im Anhang). In den letzten Jahren wurden Modelle zur Berechnung der Spurengasaufnahme von Bäumen aus der Atmosphäre vorgestellt (KÖRNER et al. 1995). Durch die gleichzeitige Erfassung des Wasserhaushaltes der Bäume durch Saftflußmessungen können so komplexe Stoffflüsse erfaßt werden.

Der Vorteil der Saftflußmessungen liegt in der kontinuierlich erfaßbaren Transpiration der untersuchten Pflanze. Im Gegensatz dazu ist die Bestimmung der Transpiration eines

Baumes mittels eines Gaswechsel-Porometers vergleichsweise arbeitsintensiv und nur stichprobenartig zu bewerkstelligen (**Abbildung 1**). Schwierigkeiten bei der Untersuchung mit einem Porometer resultieren außerdem aus den Variationen zwischen den Blättern innerhalb der Baumkrone. Ursachen hierfür sind u.a. das unterschiedliche Blattalter und die innerhalb der Krone stark schwankende Belichtung (ANSLEY et al. 1994). Wasserflußmessungen erfolgen im Stamm des Baumes und damit in einer Art „Flaschenhals“. Das gesamte vom Baum transportierte Wasser kann so in verhältnismäßig einfacher Art und Weise erfaßt werden (**Abbildung 1**). Gegenüber den Bodenwasserhaushaltsbestimmungen, z.B. mit einem Lysimeter, ist die hohe zeitliche Auflösung und die leichte Handhabbarkeit von Vorteil.

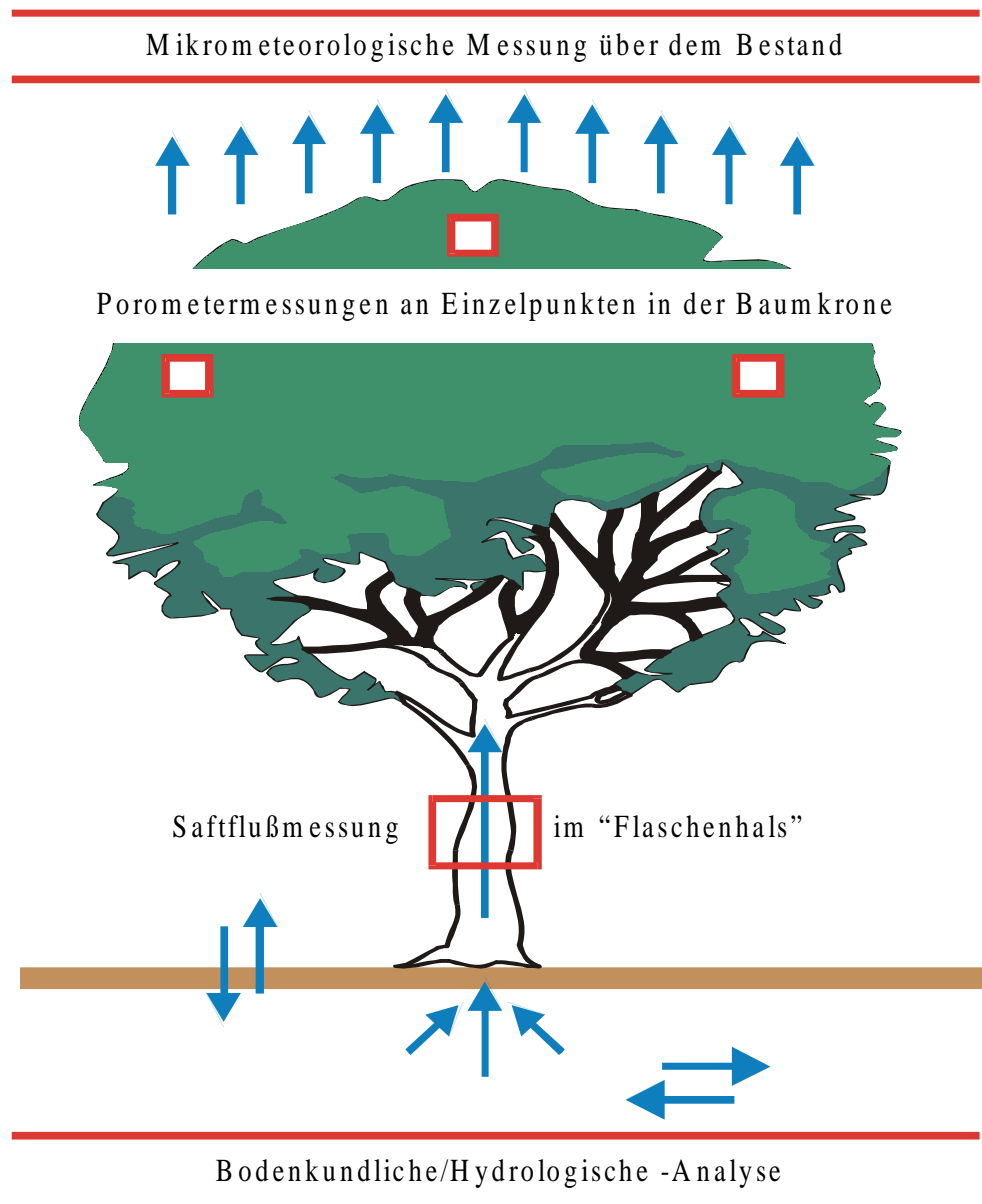


Abbildung 1. Verschiedene methodische Ansätze zur Bestimmung des Wasserhaushaltes eines Baumes.

1.2.3. Saftflußuntersuchungen an Rotbuchen

Trotz der enormen Bedeutung der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa - sie ist mit 14% Flächenanteil an der Waldfläche die häufigste Laubbaumart Deutschlands - ist die Zahl der aus der Literatur bekannten Saftflußuntersuchungen an der Buche sehr gering und meist nur auf Zeiträume von wenigen Tagen beschränkt. Schwierigkeiten bei der Saftflußmessung werden bei Buchen durch die fakultative Farbkernholzbildung und den breiten hydroaktiven Splint hervorgerufen (siehe unten). Dies und die in der Vergangenheit hervorgehobene forstwirtschaftliche Bedeutung der Nadelhölzer mag als Erklärung für die geringe Zahl der Saftflußexperimente an Buchen dienen. Hervorzuheben sind hier besonders die Arbeiten von LADEFOGED (1952, 1963), der eine Fülle von Ergebnissen über die Transpiration dänischer Buchenwälder geliefert hat. Die Transpiration wurde in den damaligen Untersuchungen aber im Gegensatz zu heutigen Untersuchungen destruktiv an ganzen Stämmen gemessen. Langzeituntersuchungen mit modernen Saftflußtechniken liegen erst aus jüngster Zeit für Buchen vor. Die sich mit Buchen beschäftigenden Arbeiten setzten jedoch im Gegensatz zu den hier dargestellten Experimenten die *heat-pulse* Technik ein (HEIMANN & STICKAN 1993, MAGNANI & BORGHETTI 1995, KOWALIK et al. 1997, MAGNANI et al. 1998). Demgegenüber besitzt die Technik von GRANIER den Vorteil einer höheren Genauigkeit bei der Quantifizierung des Wasserflusses (KÖSTNER et al. 1998b). Keine der genannten Arbeiten hatte eine Untersuchung der Variabilität der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt von Buchen zum Ziel. Einzig LADEFOGED (1952) nannte eine aus Versuchen mit Farblösungen ermittelte 5 bis 15 mal höhere Saftflußgeschwindigkeit im äußeren als im inneren Splintholz (siehe unten). Erst 1998 erwähnten KÖSTNER et al. (1998b) eher beiläufig die Ergebnisse eines nur einen Tag dauernden Experiments an Buchen. Sie konnten in dem kurzen Untersuchungszeitraum an zwei Standorten eine exponentielle Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit vom Kambium zum Stammzentrum feststellen. Die Notwendigkeit der näheren Untersuchung dieses Phänomens, seiner Ursachen und seiner Variabilität im Laufe eines Jahres wurde so noch bestärkt.

1.2.4. Saftflußunterschiede zwischen einzelnen Bäumen

Aussagen über den Wasserhaushalt eines Baumes und sehr viel mehr eines Waldbestandes hängen von der Schätzgenauigkeit der Einzelmessungen ab. Dies gilt besonders für Saftflußmessungen, da hier die Ergebnisse von Einzelbäumen oft auf eine höhere Ebene, den Bestand, übertragen werden. In Wäldern der gemäßigten Breiten sind Saftflußvariationen zwischen den einzelnen Individuen meist relativ klein (GRANIER et al. 1996a, OREN et al. 1998). Werte zwischen 9% und 15% werden in der Literatur für homogene Bestände angegeben (Übersicht in GRANIER et al. 1996a). In Wassermangelsituationen wurde allerdings ein Anstieg der Baum-zu-Baum Variation auf bis zu 50% beobachtet (LU et al. 1995). Eine durchweg höhere Schwankungsbreite von 35-50% zwischen verschiedenen Baumarten und auch zwischen Bäumen einer Art aber verschiedener Kronenschichten wird für tropische Wälder genannt (GRANIER et al. 1995). Unterschiede im Saftfluß zwischen Individuen einer Art innerhalb eines Bestandes entstehen durch indirekt oder direkt konkurrenzabhängige Faktoren. Direkte Beeinflussung

liegt beispielsweise beim Kampf ums Licht im Kronenraum vor. In den Schatten des unteren Kronenraums verdrängte Individuen weisen eine wesentlich geringere Transpirationsrate als voll exponierte Bäume auf (LADEFOGED 1963, SCHULZE et al. 1985, GRANIER 1987a, KAUFMANN & KELLIHER 1991, BRÉDA et al. 1993, GRANIER et al. 1995, LU et al. 1995, MAGNANI et al. 1998, TEIXEIRA FILHO et al. 1998). Die Auswahl der Prohebäume unter Berücksichtigung ihrer sozialen Stellung im Bestand ist aus diesem Grund von entscheidender Bedeutung für die Aussagekraft der Saftflußuntersuchungen (HATTON & WU 1995, GRANIER et al. 1996a, SMITH & ALLEN 1996, OREN et al. 1998). Eine indirekte Beeinflussung der Saftflußgeschwindigkeit entsteht durch Veränderungen in der Holzanatomie zwischen Bäumen verschiedener Kronenregionen. Die verminderte Zuwachsleistung eines Baumes der unteren Kronenschicht führt auch zu Änderungen in der Jahrringstruktur (siehe unten). Dies wirkt sich wiederum direkt auf die hydraulische Leitfähigkeit, also die Leistungsfähigkeit des Wassertransportsystems aus. Die Berücksichtigung der sozialen Stellung des Baumes spielt also auch in dieser Hinsicht eine Rolle bei der Auswahl der Prohebäume.

Bei den meisten Saftflußuntersuchungen wurde nur ein Sensor pro Baum im äußeren Teil des Splintholzes installiert (z.B. BRÉDA & GRANIER 1996, GRANIER et al. 1996b, PATAKI et al. 1998). Für einen homogenen Bestand wird von verschiedenen Autoren auch nur eine relativ geringe Zahl von Sensoren bzw. Prohebäumen empfohlen (z.B. 8 in KÖSTNER et al. 1996, 10 in GRANIER 1996 und GRANIER et al. 1996a). OREN et al. (1998) weisen hingegen auf große baumartspezifische Unterschiede hin und nennen zwischen 4 und 48 Sensoren pro Standort, um die Saftflußvariationen unter 15% zu halten und damit die Schätzgenauigkeit zu erhöhen. Die Autoren weisen außerdem auf einen starken Anstieg der Variation bei Kulturpflanzungen hin. Grundsätzlich sind die von OREN et al. (1998) festgestellten Unterschiede bei Nadelbäumen niedriger als bei Laubbäumen. In verschiedenen Untersuchungen wurde erfolgreich versucht, die Baum-zu-Baum Variationen durch einen standardisierenden Bezug auf die Blatt- oder die Splintholzfläche, also die wasserleitende Querschnittsfläche, zu „reduzieren“. Dieser Ansatz wird von OREN et al. (1998) kritisiert, da die Bezugsgrößen mit den Saftflußdaten autokorreliert sind. So hat sich die Blattfläche in einigen Fällen als korrelierend mit der Splintholzfläche herausgestellt (WARING et al. 1977, OREN et al. 1998) und die Splintholzfläche geht in die Berechnung des Saftflusses ein. Die selben Autoren (OREN et al. 1998) konnten auch zeigen, daß selbst in einer scheinbar homogenen Kiefernanzpflanzung relativ große Saftflußvariationen zu verzeichnen sind.

1.3. Evapotranspiration

Die Verdunstung über einem Pflanzenbestand setzt sich aus den Einzelgliedern Transpiration, Evaporation und Interzeption zusammen (siehe Begriffsdefinitionen). Da sich Evaporation und Transpiration meßtechnisch schwer trennen lassen werden sie oft als Evapotranspiration zusammengefaßt. Die Interzeption wird bei der Betrachtung des Wasserhaushaltes oft vernachlässigt (siehe unten). Die Kenntnis der Verdunstungsglieder bildet die Grundlage von Untersuchungen komplexer Wechselwirkungen in Waldökosystemen (siehe oben).

Die Evapotranspiration von feuchten oder bepflanzten Erdoberflächen wird meist mit auf meteorologischen Daten basierenden Modellen abgeschätzt. Grundsätzlich können diese Modelle nach drei Ansätzen gegliedert werden: (1) Wasserdampfflußmessungen, (2) Energiebilanzmessungen und (3) empirisch abgeleitete Beziehungen zwischen der Evaporation und einem oder mehreren meteorologischen Faktoren (FEDERER 1970, KRAMER & BOYER 1995).

Ein verbreiteter Ansatz zur Abschätzung der Evapotranspiration eines geschlossenen Pflanzenbestandes ist die PENMAN-MONTEITH-Gleichung. Erstmals wurde diese Methode von PENMAN (1948) eingesetzt, um die Evaporation einer freien Wasseroberfläche zu beschreiben. Später wurde sie modifiziert und an Blattoberflächen angepaßt (PENMAN 1953). MONTEITH (1965) hat sie schließlich verbessert, um auch ganze Baumkronen beschreiben zu können. Die Gleichung kombiniert Schätzungen des vertikalen Flusses von Wasserdampf abgeleitet aus Energiebilanzen und aerodynamischen Ansätzen und liefert so eine Beziehung, die den Wasserdampffluß in die Atmosphäre in meteorologischen Maßeinheiten beschreibt (LINDROTH 1985). Die PENMAN-MONTEITH Gleichung wurde auch hier eingesetzt, um Aussagen über die potentielle Evapotranspiration (PET) treffen zu können. Meist wird der Interzeptionsverlust der Baumkronen aus der Berechnung ausgeschlossen, indem der Datensatz auf Tage mit weniger als 0,5 mm Niederschlag eingeschränkt wird (LINDROTH 1985).

1.4. Bodenfeuchte

Zur Charakterisierung der Wasserversorgung der Bäume eines Standortes sind Messungen des Bodenwasserhaushaltes notwendig. Ein verringertes Wasserangebot im Boden kann zur Interpretation von u.U. streßbedingten Auswirkungen auf die Baumphysiologie herangezogen werden. Hier war insbesondere die Auswirkung von Wassermangelsituationen auf den Saftfluß zu untersuchen. Extremer Trockenstreß kann durch Erhöhung des Wasserpotentialgradienten im *SPAC* zu u.U. irreparablen Gefäßausfällen führen (siehe unten und oben) und die Wasserversorgung der pflanzlichen Organe langfristig beeinflussen. Verschiedene Autoren haben außerdem in der jüngsten Vergangenheit auf einen Anstieg der Baum-zu-Baum- (BRÉDA et al. 1993, LU et al. 1995) und der bauminternen Variation (KÖSTNER et al. 1998a, OREN et al. 1998) bei ausgeprägter Trockenheit hingewiesen.

1.5. Holzanatomie

Die holzanatomische Untersuchung gibt u.a. Aufschluß über die hydraulische Leitfähigkeit der einzelnen Teilbereiche des Stammquerschnitts. Stamminterne Unterschiede in der hydraulischen Leitfähigkeit wirken sich auf den Saftfluß aus und können mitverantwortlich für individuelle radiale Unterschiede in der Saftflußgeschwindigkeit sein. Nach SASS & ECKSTEIN (1995) besteht eine große Variabilität in der Gefäßgröße innerhalb eines (Früh- und Spätholz) und zwischen Jahrringen. Nach Ansicht der genannten Autoren kann die Gefäßfläche (Querschnittsfläche des Lumens eines Gefäßes) von *Fagus sylvatica* L. als ein Bioindikator für Umweltveränderungen herangezogen werden.

1.5.1. Splint- und Kernholz

Im Stammquerschnitt unterscheidet man zwischen dem Splint- und Kernholz. Nach den Nomenklaturempfehlungen der *International Association of Wood Anatomists* (aus BOSSHARD 1974b) ist das Splintholz als der an der Wasserleitung beteiligte äußere Teil des Holzes definiert. Er enthält außer den lebende Zellen noch Speicherstoffe (z.B. Stärke). Demgegenüber steht das Kernholz als der tote Teil des Holzes im Zentrum des Stammes. Die Reservestoffe sind hier in der Regel abgebaut. Meist ist das Kernholz vom Splintholz farblich als dunklerer Teil abgesetzt (z.B. *Juniperus communis* L., *Larix decidua* Mill., *Pinus sylvestris* L., *Pirus communis* L., *Quercus robur* L., *Ulmus glabra* Huds.) und kann relativ einfach an einem Bohrkern (ein radial aus dem Stamm entnommener Holzzylinder) identifiziert werden. Andere Arten zeigen keinen farblich abgesetzten Kernbereich (*Abies alba* Mill., *Aesculus hippocastanum* L., *Picea abies* (L.) Karst.) oder gehören zu den Bäumen mit fakultativem Farbkern, wie *Fraxinus excelsior* L. und *Fagus sylvatica* L. (BOSSHARD 1974a). Zwischen Splint- und Kernholz kann eine Übergangszone, das intermediäre Holz, ausgebildet sein. Oft findet hier keine aktive Wasserleitung mehr statt, der Bereich dient nur noch der Speicherung von Reservestoffen. Dies ist z.B. bei den heimischen Eichen der Fall, die Wasserleitung ist hier meist auf den jüngsten Jahrring beschränkt (siehe unten). Manchmal ist auch noch das Spätholz des vorangegangenen Jahrrings beteiligt (ALONI 1987, GRANIER et al. 1994). Dieser eng umgrenzten hydroaktiven Zone folgt eine breite Zone intermediären Holzes („Speichersplint“), den zentralen Bereich des Stammes füllt schließlich das Kernholz aus. Bei *F. sylvatica* L. ist der Anteil des hydroaktiven Splintholzes meist wesentlich breiter. Nach MÜLLER (1943, zitiert aus LADEFOGED 1952) und LADEFOGED (1952) sind bei Buchen zwischen 10 und 20 der jüngsten, äußersten Jahrringe an der Wasserleitung beteiligt. Für die damaligen Untersuchungen wurden die abgesägten (ganzen) Stämme in eine Farblösung gestellt. Nach einiger Zeit wurde dann einzelne Segmente des Stammes herausgetrennt und auf eine Färbung untersucht. Die genannten Beobachtungen führen zu der Notwendigkeit der Wasserflußmessung im inneren Splint bei Baumarten mit breitem (hydroaktivem) Splint, da es sonst zu mitunter groben Fehleinschätzungen des gesamten Wasserflusses kommen kann.

Die Trennung zwischen Splint- und Kernholz ist bei Buchen nicht immer einfach, da sie zu den Baumarten mit fakultativem Farbkernholz gehören (BOSSHARD 1974a und b, HILLIS 1987), d.h. nicht in allen Fällen wird ein farbig abgesetzter Kernbereich erkennbar. Nach Untersuchungen von HUPFELD et al. (1997) war bei 79% aller Querschnittsflächen der von ihnen untersuchten Buchen der zentrale Stammbereich durch die Kernholzbildung verfärbt. Die Autoren stellten hierbei einen signifikanten Einfluß des Bestandesalters fest: Im Alter von 129 Jahren waren nur 31% aller Schnittflächen rotkernig, wohingegen im Alter von ca. 170 Jahren bereits 91% einen Rotkern aufwiesen. Einen Einfluß des Geländewasserhaushaltes auf die Verkernung konnten HUPFELD et al. (1997) statistisch nicht absichern.

Da für die Safftflußmessung in der vorliegenden Arbeit eine Bestimmung der Splintholzfläche notwendig war, aber keine der untersuchten Buchen einen farbig abgesetzten Kernbereich aufwies, wurde auf andere Weise versucht, den Splintbereich

kenntlich zu machen. HILLIS (1987) nennt einige Reagenzien zur Kernholz-Differenzierung, hierbei werden verschiedene Unterschiede zwischen Splint- und Kernholz nutzbar gemacht (Stärkegehalt, Vitalität, pH-Wert). Die meisten Angaben beziehen sich jedoch auf Nadelholz. Einige Autoren nutzen auch den unterschiedlichen Gehalt an freiem Wasser zur Unterscheidung von Splint und Kern. Jedoch stellte SACHSSE (1967) fest, daß bei 100jährigen Buchen ohne Farbkern keine radialen Unterschiede im Wassergehalt feststellbar sind (ausgeglichener Wassergehalt von 55,0% im äußeren und 56,0% im inneren Splint). Bei 200jährigen Buchen mit Farbkern nahm der Wassergehalt deutlich vom äußeren Splint (55,1%) zum inneren Splint (40,6%) und zum Kern (35,6%) ab, wobei das Minimum (34,5%) an der Grenze zwischen Splint und Kern lokalisiert war (SACHSSE 1967). Dieser Ansatz kommt für die mit ca. 60 Jahren verhältnismäßig jungen Karlsruher Buchen ohne sichtbaren Farbkern nicht in Frage.

In der Vergangenheit wurden bereits mehrfach Experimente mit Farbstoffen oder radioaktiv markierten Tracern (WARING & ROBERTS 1979) durchgeführt. In den meisten Fällen wurden die Bäume gefällt und der gesamte Stamm mit der Schnittfläche direkt in die Farblösung gestellt (LADEFOGED 1952, WARING et al. 1977, EWERS & ZIMMERMANN 1984) oder die Farblösung wurde auf die untere Schnittfläche eines entnommenen Stammsegmentes appliziert (GLAVAC et al. 1989, GÜLPEN 1996). Ein derartiges, destruktives Vorgehen war wegen der an den gleichen Bäumen durchgeführten Saftflußmessungen in Karlsruhe nicht einsetzbar. Aus diesem Grund wurde ein von GRANIER et al. (1994) angewandtes Verfahren in veränderter Form eingesetzt. Hierbei wurde ein mit dem Wasserstrom transportierter Farbstoff direkt in den stehenden Baum injiziert und nach einiger Zeit die erfolgte Färbung anhand eines oberhalb der Injektionsstelle entnommenen Bohrkernes überprüft.

1.5.2. Gefäßsystem und hydraulische Leitfähigkeit

Die Buche gehört zu den zerstreutporigen Baumarten. Die ursprüngliche Anordnung der Gefäße im Wasserleitgewebe ist hier noch erhalten und die einzelnen Gefäße liegen unregelmäßig (zerstreut) in der gesamten Jahrringfläche verteilt. Die tangentialen Durchmesser der Poren sind über den ganzen Jahrring etwa von derselben Größenordnung und variieren bei *F. sylvatica* L. von 16 bis 80 µm (BOSSHARD 1974a und b, vgl. **Tabelle 35** im Anhang). Die Jahrringgrenze ist am Wechsel von englumigen, dickwandigen, gerbstoffreichen Spätholzzellen zu weitleumigen, dünnwandigen, helleren Frühholzzellen des darauffolgenden Jahres erkennbar. Oft sind die ersten Zellen des neuen Jahrringes fast ausschließlich weitleumig, so daß ein markantes Zellband entsteht. In den Fällen, in denen dieses Zellband nicht deutlich zu erkennen ist, da das Frühholz auf ein besonders schwach ausgebildetes Spätholz folgt, weist der sich verbreiternde Holzstrahl auf die Jahrringgrenze hin (SCHWEINGRUBER 1990, MAKOWKA et al. 1991).

Nach BRAUN (1970, 1983) gehört die Rotbuche in die zweite Organisationsstufe des Hydrosystems. Diese Stufe ist die sog. Tracheiden-Gefäß-Stufe, d.h. die mikroporen Gefäße sind noch in ein Tracheidengrundgewebe eingebettet. *F. sylvatica* L. wird in dieser Hinsicht gemeinsam mit *Alnus* und *Castanea* zu den relativ primitiven Laubhölzern gezählt (ROMBERGER et al. 1993). Die Tracheiden des Grundgewebes übernehmen hier

noch - gemeinsam mit den Gefäßen - den Wassertransport (siehe unten). Neben den Tracheiden stehen die Gefäße in Kontakt mit den Fasertracheiden. Letztere übernehmen aber in erster Linie Festigungsfunktionen. Das gesamte Gefäßsystem innerhalb eines Jahrrings ist also ein großes Netzwerk. Über die Jahrringgrenzen hinweg besteht dagegen kein Kontakt zwischen den Gefäßen (ROMBERGER et al. 1993, S.105). Ein Kontakt kann nur indirekt über Tracheiden bestehen (SACHSSE 1967). Bei 120jährigen Buchen sind nach Angaben von MÜLLER (1943, zitiert aus LADEFOGED 1952) 10-20 der äußeren Jahrringe an der Wasserleitung beteiligt. Bei von LADEFOGED (1952) untersuchten 15-20jährigen Buchen war sogar der gesamte Querschnitt wasserleitend. Im äußeren Jahrring werden aber nach Schätzungen desselben Autors nur 10,4% des gesamten Wassers transportiert. Im Mittel ist die Saftflußgeschwindigkeit im jüngsten Jahrring bei den zerstreutporigen Baumarten *Fagus sylvatica* L., *Acer pseudoplatanus* L. und *Betula pendula* Roth 5-15 mal größer als im innersten Jahrring (LADEFOGED 1952).

Die Leitelemente können in Tracheiden und Gefäße (Tracheen) unterschieden werden. Tracheiden weisen noch eine vollständige Zellwand auf, so daß die Passage von Wasser und darin gelösten Stoffen durch die Zellwand stattfinden muß. Der Transport findet hauptsächlich durch Tüpfel statt. Die meisten Gymnospermen besitzen nur Tracheiden, zu den wenigen Ausnahmen mit Gefäßen gehört z.B. *Welwitschia*. Die Gefäße der Angiospermen sind dagegen lange Röhren aus zahlreichen Einzelementen in denen Wasser frei beweglich ist. Die Einzelemente der Gefäße sind über verschieden geformte perforierte Bereiche verbunden. Die Gefäßlänge kann zwischen weniger als einem Zentimeter und mehreren Metern variieren (ROMBERGER et al. 1993, PAZOUREK & VOTRUBOVÁ 1997). An den Enden sind die Gefäße durch nicht perforierte Wände verschlossen. Hier muß das Wasser Tüpfel passieren. Die höhere Leistungsfähigkeit der weitlumigen Gefäße der Angiospermen wird gegen eine geringere Stabilität aufgewogen. Da die Stabilität der Gefäße mit dem Durchmesser sinkt, kann die Beibehaltung der Tüpfel am Ende eines Gefäßes als eine Art Schutzmechanismus gegen die Ausbreitung von Embolien im Xylem angesehen werden.

Das wasserleitende Gewebe der Gefäßpflanzen, das Xylem, stellt einen effizienten, sehr leitfähigen Weg für den Langstreckentransport von Wasser dar. Dieser ist für Landpflanzen mit einem aufrechten Habitus essentiell (RAVEN 1984, ROTH et al. 1994). Die Abmessungen der einzelnen Elemente des Gefäßsystems sind entscheidend für die Leistungsfähigkeit des Wassertransportsystems der Pflanze. Weitlumige Gefäße gestatten durch den geringeren Flußwiderstand eine höhere Saftflußgeschwindigkeit. Nach HUBER (1956) beträgt die mittägliche Transpirationsgeschwindigkeit bei Buchen $1,1 \text{ m h}^{-1}$. Sie liegt damit innerhalb der zerstreutporigen Baumarten am unteren Ende der angegebenen Werte (*Acer pseudoplatanus* L. $2,4 \text{ m h}^{-1}$, *Populus balsamifera* L. $6,3 \text{ m h}^{-1}$) und um Größenordnungen unter den Werten ringporiger Species (*Fraxinus excelsior* L. $25,7 \text{ m h}^{-1}$, *Quercus robur* L. $43,6 \text{ m h}^{-1}$). Der große Unterschied, z.B. zur Stieleiche, ist durch den 2,5 bis fast 19 mal größeren Gefäßdurchmesser zu erklären (siehe unten). Bei *Q. robur* L. beträgt der mittlere Gefäßdurchmesser 200-300 μm , bei *F. sylvatica* L. nur 16-80 μm .

Im allgemeinen gehorcht der Wasserfluß durch den Stamm dem Gesetz von DARCY: der Volumenfluß (dV/dt) ist eine Funktion des Druckgradienten (dP) und der hydraulischen Leitfähigkeit k_h (engl. *hydraulic conductance*) (SPERRY 1995):

$$\frac{dV}{dt} = k_h \cdot dP \quad [1]$$

SPERRY & TYREE (1990) konnten zeigen, daß die hydraulische Leitfähigkeit in einem breiten Druckbereich unabhängig von dP ist. Ursache sind die Steifheit der Gefäße und die Inkompressibilität von Wasser (SPERRY 1995). Erst beim Auftreten von Kavitationen durch hohe dP -Werte ändert sich k_h . Die hohe hydraulische Leitfähigkeit des Xylems wird durch einen programmierten Zelltod der Bausteine, den Tracheiden und Gefäßelementen, erreicht (ROTH 1996). Nach der Autolyse des Cytoplasmas stehen die nun leeren (Zell-)Räume für den longitudinalen Wasserfluß zur Verfügung (PAZOUREK & VOTRUBOVÁ 1997). Das Gefäßsystem der höheren Pflanzen verbindet die Blätter und andere Teile des Sprosses mit den Wurzeln und ermöglicht einen effizienten Wassertransport zwischen den Organen (ALONI 1987). Makroskopisch betrachtet stellt dieses Gewebe somit einen hoch porösen, apoplastischen Transportweg für Wasser dar. Auf mikroskopischer Ebene besteht es aus longitudinal ausgerichteten Kapillarbündeln (ROTH 1996).

Vergangene Untersuchungen haben gezeigt, daß sich die Gefäße des Xylems im Prinzip wie ideale Kapillaren verhalten (SCHULTE et al. 1989). ROMBERGER et al. (1993, S. 100) beschreiben sie als Pipeline-ähnliche Konstruktionen. Der Wasserfluß in den Kapillaren des Xylems läßt sich demnach durch einfache physikalische Gesetze beschreiben. Die nicht-turbulente Strömung viskoser Flüssigkeiten durch ein Rohr (eine Kapillare) wird durch das Gesetz von HAGEN-POISEUILLE beschrieben (DIEHL et al. 1981):

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\pi \cdot r^4}{8 \cdot \eta} \frac{dP}{dl} \quad [2]$$

dV/dt = Volumenstrom pro Zeit

π = Kreiskonstante 3,14

η = Viskosität (für reines Wasser bei 25 °C = $8,9 \cdot 10^{-4}$ Pa s; bei 20 °C = 10^{-3} Pa s)

r = Radius des Rohres

dP/dl = Druckgradient über die Rohrlänge

Der Volumenfluß durch ein Rohr ist also:

- umgekehrt proportional zur Viskosität
- proportional zur Zeit
- proportional zur 4. Potenz des Radius
- proportional zum Druckgradient dP/dl

Da das Strömungsprofil die Form eines Rotationsparaboloids (rotierte Parabel) hat, ist der Volumenfluß gleich dem Volumen der Parabel $r^2 \cdot h/2$ (h = Höhe des Paraboloids). Die maximale Strömungsgeschwindigkeit (v) an der Spitze des Paraboloids errechnet sich demnach über die Formel (ZIMMERMANN 1983):

$$\frac{v}{t} = \frac{r^2}{4 \cdot \eta} \cdot \frac{dP}{dl} \quad [3]$$

Der große Einfluß des Kapillarradius auf die Effektivität des Gefäßsystems wird durch diese Gesetze deutlich. Eine Verdoppelung des Radius des Gefäßes führt bereits zu einem um den Faktor 16 (2^4) erhöhten Volumenstrom. Die Strömungsgeschwindigkeit erhöht sich in diesem Fall mit dem Quadrat des Radius um den Faktor 4 (2^2). Ein Unterschied im Radius zwischen den mittleren und größten Gefäßen eines Baumes um den Faktor 2 bis 4 ist nicht unwahrscheinlich (siehe oben) (TYREE & EWERS 1991). Zwischen den Gefäßen eines Jahrrings bestehen demnach auch sehr große Unterschiede hinsichtlich der hydraulischen Leitfähigkeit. Die in diesem Sinne wesentlich leistungsfähigeren Gefäße der ringporigen Gehölze sind meist nur noch im äußersten Jahrring aktiv. Die von *Quercus robur* L. und *Fraxinus excelsior* L. im jüngsten Jahrring transportierten Wassermengen übersteigen nach LADEFOGED (1952) die von zerstreutporigen Arten wie *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Fagus sylvatica* L., *Acer pseudoplatanus* L. und *Betula pendula* Roth transportierten Wassermengen um den Faktor 10-30. Nach ELLMORE & EWERS (1985, zitiert aus GARTNER 1995, S. 131) werden 96% des Wassers im Frühholz des jüngsten Jahrrings der ringporigen *Ulmus americana* L. transportiert. LADEFOGED (1952) gibt für 14-60jährige Buchen in Dänemark einen wasserleitenden Anteil von 12,6% an der Fläche des jüngsten Jahrrings an. Bei den untersuchten ringporigen Arten (Eiche und Esche) war der Anteil mit 8,2 bzw. 8,8% nur geringfügig kleiner. Trotzdem transportierten die letztgenannten beiden Arten mit 10,74 bzw. 6,78 $\square \text{ h}^{-1}$ eine vielfach größere Wassermenge im jüngsten Jahrring als z.B. Buchen. Für Buchen ermittelte LADEFOGED einen Wert von 0,42 $\square \text{ h}^{-1}$ für den jüngsten Jahrring. Ursache dieser großen Unterschiede sind die stark differierenden Saftflußgeschwindigkeiten in den ring- und zerstreutporigen Hölzern (siehe oben).

1.5.3. Einfluß der Holz Anatomie auf radiale Saftflußunterschiede

Nach GARTNER (1995) und ROMBERGER et al. (1993) unterscheidet sich das Holz im Kernbereich anatomisch vom äußeren Holz. Radiale anatomische Unterschiede werden durch das zunehmende Alter des aktiven Kambiums hervorgerufen. So sinkt nach Angaben von SCHULZ (1957) bei Buchen mit dem Alter die Jahrringbreite und der Faseranteil bei gleichzeitig ansteigendem Gefäßanteil. Mit dem Alter änderten sich aber auch die Verhältnisse zwischen der Zellwand und dem Zellumen. Bei mehr als 90 Jahre alten Buchen wurde ein geringerer Gefäßlumenanteil und ein höherer Faserlumenanteil im Verhältnis zur Wand festgestellt. Vor allem Unterschiede im Durchmesser der Gefäße könnten dann Unterschiede in der hydraulischen Leitfähigkeit und der Saftflußgeschwindigkeit hervorrufen (HAGEN-POISEUILLE'sches Gesetz). SASS & ECKSTEIN (1995) stellten bei Buchen eine Änderung der Gefäßfläche in Abhängigkeit von Umwelteinflüssen fest. Ein individueller radialer Trend der Saftflußgeschwindigkeit sollte sich dann mit der radialen Änderung der Gefäßflächen decken. Eine standortübergreifende Aussage zum Saftflußtrend aufgrund der Bioindikatoreigenschaften der Gefäßflächen wäre dann nicht möglich.

Die angeführten anatomischen Variationen, inklusive der Ausbildung von nicht mehr an der Wasserleitung beteiligtem Kernholz, führen zu einer Änderung in der Wasserleitungsfunktion und Leistungsfähigkeit des Gefäßsystems in einem radialen Ausschnitt eines Baumstammes. Derartige, z.T. artspezifische Trends können ursächlich verantwortlich sein für die von PHILLIPS et al. (1996) aus verschiedenen Quellen zusammengestellten unterschiedlichen radialen Profile der Saftflußrate in verschiedenen Baumarten (verschiedene Nadelhölzer, ringporige (*Quercus* und *Ulmus*) und zerstreutporige Laubhölzer (*Citrus*, *Liquidambar* und *Populus*)). Geeignete Methoden zur Aufdeckung radialer Unterschiede in der Saftflußgeschwindigkeit sind Messungen der hydraulischen Leitfähigkeit in kleineren Ästen, die Verteilung von Farbstoffen oder anderen Tracern im Stamm sowie vor allem Saftflußtechniken. Allerdings ist es derzeit technisch nicht möglich die hydraulische Leitfähigkeit einzelner Jahrringe *in vivo* zu betrachten. Zu den Farbstoffversuchen ist anzumerken, daß u.U. auch luftgefüllte, also nicht mehr wasserleitende Gefäße eine Färbung aufzeigen können, da der Farbstoff bzw. das Wasser die benachbarten Gefäße passieren kann und so die blockierten Elemente umgangen werden (SCHULTE et al. 1989, SPERRY et al. 1996).

1.6. Verbreitung und Standortansprüche der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.)

Buchen (*Fagus*) gehören zu den weit verbreiteten Waldbaumarten der Nördlichen Hemisphäre. Die elf Arten der Gattung *Fagus* dominieren meist die von ihnen besiedelten Waldökosysteme (PETERS 1997). Die enorme Dominanzstärke der Buchen kann nach PETERS (1997) auf wenige Punkte zurückgeführt werden:

1. Sie sind schattentoleranter als ihre laubwerfenden Konkurrenten.
2. Sie verkraften mehrere Phasen der Unterdrückung in ihrem Lebenszyklus.
3. Sie haben eine vergleichsweise variable Wachstumsstrategie (große Schwankungsbreite der Höhe/ Durchmesser-Verhältnisse).
4. Sie weisen eine breite Toleranz bezüglich Makroklima und Boden bei ausreichender Wasserversorgung auf.

Die Konkurrenzkraft von *Fagus sylvatica* L. führt bei mittleren Standortverhältnissen in der Regel zu in der Baumschicht einförmigen, von ihr dominierten Beständen. Auch das schnellere Jugendwachstum anderer Arten, wie beispielsweise des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus* L.) oder der Gemeinen Esche (*Fraxinus excelsior* L.) kann dies nicht verhindern (ETTER 1949, RÖHRIG 1966); die Rotbuche ist, im Gegensatz zu den genannten Edellaubbäumen (Baumarten mit besonders wertvollem Holz), eine in der Jugendphase sehr schattentolerante und im Alter wuchskräftige (ETTER 1949, RÖHRIG 1966) und sehr stark schattenspendende Art (ELLENBERG 1986). Auf den für die Rotbuche optimalen Standorten mittlerer Basen- und Wasserversorgung in der submontanen Stufe bilden sich dicht geschlossene Bestände, in denen sich kaum eine andere Baumart dauerhaft etablieren kann. Die Buche verdrängt Konkurrenten aus deren eigenem ökologischen Optimalstandort auf weniger optimale Standorte. Erst in standörtlichen Randbereichen (Auen, Blockschutthängen u.a.) kommen die verdrängten Arten zur Ausprägung (**Abbildung 2**).

F. sylvatica L. ist eine in ganz Mitteleuropa heimische Baumart des gemäßigt atlantischen Klimas (KRAMER 1988). Sie ist in ihren Standortsansprüchen äußerst variabel. Als limitierend hat sich in vielen Untersuchungen die Wasserversorgung erwiesen; dies gilt verstärkt für Regionen, in denen der sommerliche Niederschlag unregelmäßig oder nicht ausreichend fällt (ELLENBERG 1986, PETERS 1997). Nach KRAMER (1988) und PFADENHAUER (1993) werden 600 mm Jahresniederschlag als Minimum angesehen. Im mitteldeutschen Trockengebiet bei Halle finden sich jedoch auch Rotbuchen bei nur noch 450 - 480 mm Jahresniederschlag (C. LEUSCHNER, persönliche Mitteilung), so daß die Interpretation von Jahresniederschlagssummen nur im Kontext mit edaphischen Parametern erfolgen sollte (vgl. ELLENBERG 1986). Auf einem flachgründigen, südexponierten Standort kann die Buche auch bei nach obigen Angaben ausreichendem Niederschlag an ihre Trockenheitsgrenze geraten. Die besiedelten Bodenarten reichen nach PETERS (1997) von tonigem Lehm bis zu lehmigem Sand, die Humusform von Mull bis Moder. Auf Pseudogley und unter reduzierenden Bedingungen in der obersten Bodenschicht (bis 20 cm) findet man keine Rotbuchen. Gleiches gilt für stark versauerte Böden mit einem pH-Wert unter 3,5 und Böden mit alkalischer Bodenreaktion (pH-Wert über 7) (PETERS 1997). Im Anhang befindet sich eine tabellarische Übersicht der wichtigsten anatomischen und physiologischen Merkmale der Rotbuche (**Tabelle 35**).

Kurz, die Rotbuche dominiert im Hauptbereich des Feuchtigkeits-/Nährstoffbereichs der Wälder (**Abbildung 2**). Ihr Vorkommen wird in erster Linie nur von Niederschlag und Temperatur begrenzt. In kontinentalen Klimaten und in südlichen Gebieten wirkt Sommerwassermangel begrenzend. In nördlichen Gebieten hemmen niedrige Wintertemperaturen und Spätfröste im Frühling die Ausbreitung (PETERS 1997).

Mit einem Anteil von 38% Waldfläche an der Landesfläche zählt Baden-Württemberg neben Hessen und Rheinland-Pfalz zu den walddreichsten Bundesländern (BMELF 1998). Unter natürlichen Bedingungen wäre der größte Teil Deutschlands mit Buchen- oder Buchenmischwäldern bedeckt. In den alten Bundesländern hat die Buche einen Anteil von rund 20% an der Gesamtwaldfläche, in den neuen Bundesländern rund 7% (SCHUTZGEMEINSCHAFT DEUTSCHER WALD, o.J.). Im Mittel liegt ihr Anteil bei 14%, sie ist damit die häufigste Laubbaumart in Deutschland. Ihr Anteil in Prozent der Grundfläche (Querschnittsfläche aller Bäume in Brusthöhe) im Distrikt Lehrwald, dem Hauptuntersuchungsgebiet der vorliegenden Arbeit, beträgt 50%. Mit 15% ist der Anteil der Kiefer im Lehrwald deutlich geringer, Lärche und Eiche kommen jeweils nur auf 10% Anteil (FORSTEINRICHTUNGSWERK GEMEINDEWALD WALZBACHTAL 1987) (**Tabelle 2**).

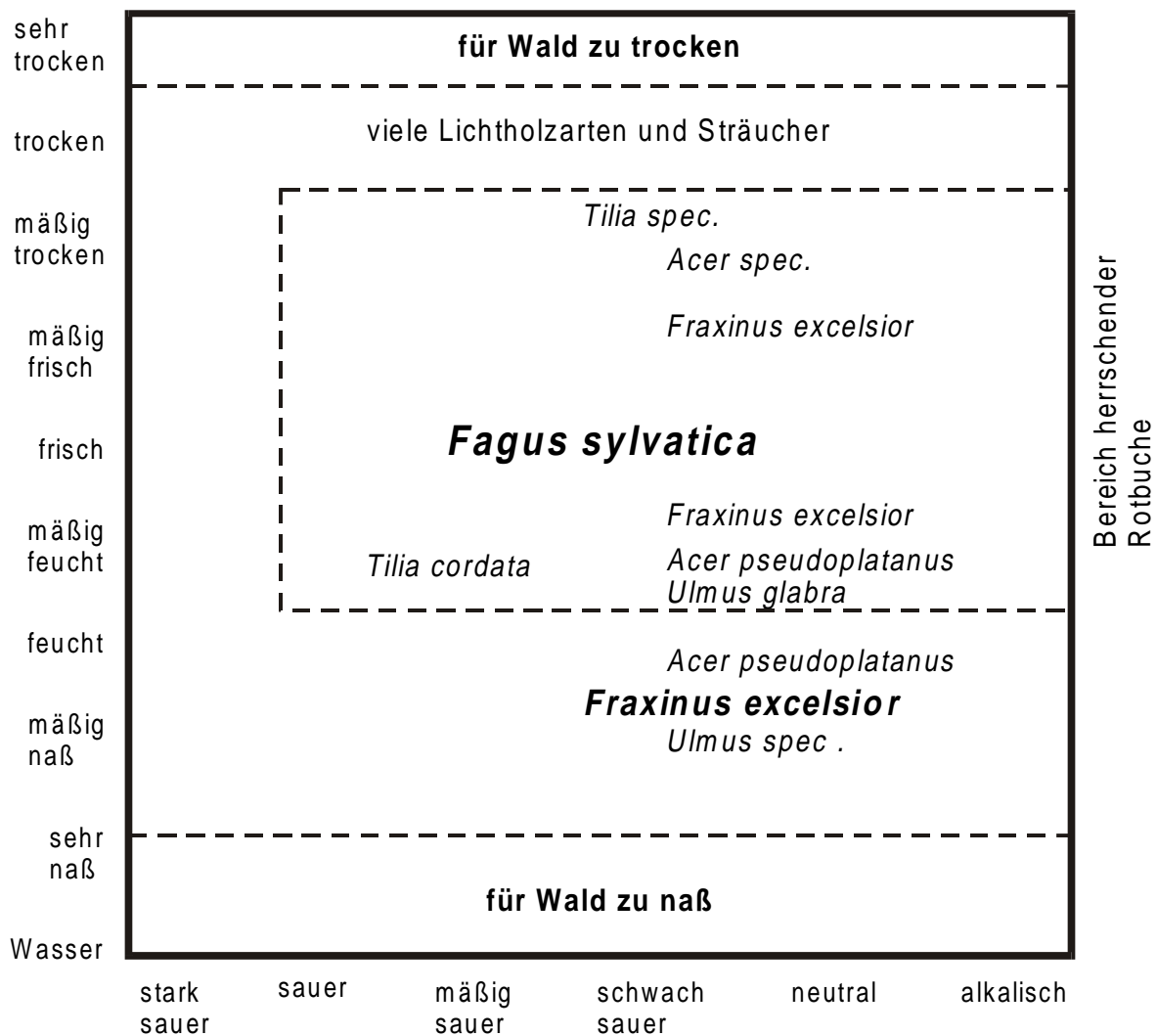


Abbildung 2. Ökogramm der in der submontanen Stufe Mitteleuropas bei gemäßigt-subozeanischem Klima waldbildenden Edellaubbäume und Rotbuche. Dargestellt ist ein Gradient des Wasserhaushalts und des Basengehalts des Bodens. Die Schriftgröße drückt den Beteiligungsgrad an der Baumschicht als Folge des natürlichen Konkurrenzkampfes aus. Nach ELLENBERG (1986), leicht verändert.

Tabelle 2. Angaben zur Bestandesstruktur des Standorts Lehrwald im Pfinzgau nordwestlich von Karlsruhe (FORSTEINRICHTUNGSWERK GEMEINDEWALD WALZBACHTAL 1987).

Baumart	Grundfläche (%)	Fläche (ha)	¹dGz 100 (m³ ha⁻¹ a⁻¹)
Buche	50	6,8	8
Eiche	10	1,4	7
Roteiche	5	0,7	9
Kiefer	15	2,0	7
Lärche	10	1,3	8
Douglasie	5	0,7	14
Fichte	5	0,7	12

¹ dGz 100: durchschnittlicher jährlicher Gesamtzuwachs eines idealisierten 100jährigen Bestandes

Auch die Buche ist von den vor allem Anfang der 80er Jahre bekannt gewordenen Waldschäden betroffen (LICHTENTHALER & BUSCHMANN 1984), wenn auch mittlerweile das Interesse der Bevölkerung (und demzufolge auch der Medien) stark nachgelassen hat. Die Zahlen des Waldzustandsberichts 1998 sind dennoch eindeutig: 29% aller Buchen weisen deutliche Schäden auf. Sie ist damit die nach den Eichen am zweithäufigsten geschädigte Baumart. Im Jahre 1985 waren in den alten Bundesländern noch 25% und 1989 sogar nur 17% der Buchen deutlich geschädigt. Insgesamt sind, wie bei den anderen Baumarten, vor allem die älteren Bäume betroffen. Seit 1995 ist bei den jüngeren Bäumen eine spürbare Verbesserung hinsichtlich der Kronenschädigung von 15% auf nur noch 5% zu erkennen. Die älteren Bäume bleiben weiterhin in schlechtem Zustand: 1998 waren 35% der mehr als 60 Jahre alten Buchen deutlich geschädigt. In der gesamten Bundesrepublik waren 1998 nur 24% der Buchen ohne Schadmerkmale, 47% befanden sich bereits in der Warnstufe (BMELF 1998). Das Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten schreibt abschließend im Waldzustandsbericht 1998: „Befürchtungen von Anfang der 80er Jahre über ein großflächiges Zusammenbrechen unserer Wälder sind nicht eingetroffen. Die Ergebnisse der Bodenzustandserhebung im Wald belegen jedoch, daß nach wie vor ein hohes Gefährdungspotential für den Wald besteht. Damit die Wälder ihre vielfältigen Funktionen nachhaltig erbringen können, ist eine Verbesserung ihres Zustandes erforderlich. Durch ein konsequentes, umweltbewußtes Handeln lassen sich Risiken vermeiden und eingetretene Schäden in Grenzen halten. Ein Schwerpunkt der Forstpolitik wird deshalb weiterhin eine konsequente Verbesserung der Luftreinhaltung in Verbindung mit einem aussagekräftigen Umweltmonitoring sein.“

1.7. Problemstellung

1.7.1. Radiale Saftflußtrends als Ursache von Fehlschlüssen bei der Bilanzierung des Wasserhaushaltes von Bäumen

Variationen des Saftflusses im Stamminnern von Bäumen können eine mögliche Ursache für Fehler bei der Ermittlung des Wasserflusses einzelner Bäume sein (OREN et al. 1998). Methoden wie die Saftflußmessung nach GRANIER (1985) können aus technischen Gründen meist nur einen kleinen Teil des Stammquerschnitts berücksichtigen. Das gleiche Problem tritt auch bei der *heat-pulse* Technik auf (GREEN & CLOTHIER 1988). Die Methoden messen die mittlere Geschwindigkeit des im Xylem bewegten Wassers nur in einem begrenzten Bereich des Stammes. Zur Quantifizierung wird deshalb der wasserleitende Querschnitt, das hydroaktive Splintholz, benötigt. Ist die Fläche des hydroaktiven Splintholzes bekannt, kann in einfacher Weise der Volumenfluß ermittelt werden, indem die gemessene Saftflußgeschwindigkeit mit dem wasserleitenden Querschnitt multipliziert wird. Werden hierbei die radialen Unterschiede in der Saftflußgeschwindigkeit nicht berücksichtigt, kann es zu groben Fehleinschätzungen bei der Berechnung des gesamten transportierten Wassers eines Baumes oder Bestandes kommen (OREN et al. 1998). GREEN & CLOTHIER (1988) haben an Kiwisträuchern und Apfelbäumen eine Polynom-Funktion zur Beschreibung der radialen Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit eingesetzt. Nach HATTON et al. (1990) liefert die Wichtung der einzelnen Sensoren entsprechend des durch sie erfaßten Anteils am Splintholz eine bessere Vorhersage als der Polynom-Ansatz von GREEN & CLOTHIER.

PHILLIPS et al. (1996) geben in ihrer Arbeit neben eigenen Ergebnissen eine Übersicht über die bisher aus der Literatur bekannten radialen Trends der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt verschiedener Baumarten (Nadelhölzer, ring- und zerstreutporige Laubhölzer). Eine Betrachtung externer Einflußgrößen auf die beobachteten Trends wurde in den meist recht kurzen Untersuchungszeiträumen, im Gegensatz zur vorliegenden Untersuchung, nicht durchgeführt. Bei den angeführten Experimenten kamen neben Farbstoffversuchen und Leitfähigkeitsmessungen überwiegend Saftflußtechniken zum Einsatz. Die Autoren führen sowohl mehr oder weniger scharfe Abnahmen der Saftflußgeschwindigkeit mit zunehmender Entfernung vom Kambium, als auch homogene Werte im Stammquerschnitt oder glockenförmige Trends vom Kambium zum Kern des Stammes an. Von *Fagus sylvatica* L. sind zu diesem Zeitpunkt keine derartigen Untersuchungsergebnisse bekannt.

Unter Berücksichtigung dieser Phänomene scheint es deshalb ratsam, bei Bäumen mit einem breiten hydroaktiven Splintholz die Messungen des Saftflusses nicht nur auf den äußersten Stammbereich zu beschränken. Entsprechende Empfehlungen wurden bereits mehrfach für verschiedene Laub- und Nadelbaumarten ausgesprochen (GREEN & CLOTHIER 1988, HATTON et al. 1990, ANFODILLO et al. 1993, KÖSTNER et al. 1996, OREN et al. 1998). Hierbei wird von OREN et al. (1998) darauf hingewiesen, daß bei mangelndem Wasserangebot anscheinend in den inneren Stammbereichen die Saftflußgeschwindigkeit in größerem Maße reduziert wird als im jüngeren, äußeren Stammbereich.

1.7.2. Zielsetzung

Die Untersuchungen im Rahmen dieser Dissertation sollten zum Verständnis des Wasserflusses im Xylem bei der forstwirtschaftlich bedeutenden Laubbaumart *Fagus sylvatica* L. beitragen. Die Aussagekraft zukünftiger Wasserhaushaltsuntersuchungen in Buchenwäldern sollte durch die Berücksichtigung der Inhomogenität der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt erhöht werden.

Derartige detaillierte Langzeituntersuchungen der Saftflußgeschwindigkeit, vergleichend mit anatomischen Untersuchungen und Wasserpotentialmessungen, wie sie in Karlsruhe durchgeführt wurden, waren bisher weder an Buchen noch an anderen Baumarten Gegenstand der Forschung.

Folgende Punkte sollten im Einzelnen durch die verschiedenen eingesetzten Methoden untersucht werden:

- Ist die Saftflußgeschwindigkeit bei Buchen im Stammquerschnitt konstant, nimmt sie vom Kambium in Richtung Stammzentrum zu oder ab? Läßt sich ein bestimmtes Profil der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt, also ein von der radialen Distanz zum Kambium abhängiger Trend erkennen?
- Ist die radiale Änderung der Saftflußgeschwindigkeit im Stamm unabhängig von den externen, die Transpirationsrate beeinflussenden Größen (Wetterbedingungen oder Klimafaktoren)? Lassen sich die externen Einflußgrößen auf wenige Faktoren reduzieren bzw. welches sind die dominanten Faktoren?
- Ist der Saftflußtrend individuell unterscheidbar zwischen den Bäumen eines Standortes und zwischen Bäumen verschiedener Standorte?
- Wodurch läßt sich der Trend der Saftflußgeschwindigkeit bzw., falls vorhanden, lassen sich die Unterschiede zwischen Bäumen erklären? Was sind die Ursachen für die unterschiedliche Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt? Können Unterschiede in der hydraulischen Leitfähigkeit der einzelnen Jahrringe, hervorgerufen durch (individuelle) anatomische Unterschiede, dafür verantwortlich gemacht werden?
- Führt die Berücksichtigung der Inhomogenität der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt zu einer höheren Aussagekraft bei der Abschätzung der Transpiration der Buchen im Vergleich zum traditionellen Ansatz, der einen homogenen Saftfluß im Stamm voraussetzt?

Sollte der radiale Trend der Saftflußgeschwindigkeit unabhängig von Umwelteinflüssen sein, könnte eine vorhersagbare Beziehung zwischen den Splintholzbereichen innerhalb eines Buchenstammes aufgestellt werden. Diese würde es gestatten, die Meßergebnisse eines einzelnen Sensors auf das übrige Splintholz zu übertragen. Durch standörtliche Unterschiede in den Wuchsbedingungen hervorgerufene anatomische Veränderungen könnten jedoch eine lokal eingeschränkte Gültigkeit eines derartigen Modellierungsansatzes bedingen.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Allgemeine Angaben zu den Untersuchungsgebieten

Die Untersuchungen wurden im wesentlichen an zwei Standorten im Raum Karlsruhe durchgeführt (**Tabelle 3**). Hauptuntersuchungsfläche war der Standort Lehrwald mit vier im Bestand für die Messungen ausgewählten Buchen (**Tabelle 4**, **Abbildung 3**). Auf dem Universitätsgelände stand eine freistehende Buche zur Verfügung.

Zwischen Mai und Juli 1997 wurden erste Voruntersuchungen zum Saftfluß im Botanischen Garten der Universität durchgeführt. Aufgrund der künstlichen Bewässerung aller Pflanzen im Botanischen Garten wurde ab Juli 1997 eine freistehende Buche auf dem Universitätsgelände (Platz vor Gebäude 30.80) ausgewählt, an der in der Vergangenheit ausführliche physiologische Meßkampagnen des Botanischen Instituts II durchgeführt wurden (z.B. RINDERLE 1990, STOBER 1993). Der Baum mit weit ausladender und tiefhängender Krone bot den Vorteil der natürlichen Wasserversorgung. Die dortigen Messungen wurden im Zeitraum Juli bis November 1997 und von April bis Oktober 1998 durchgeführt. Für die Vegetationsperiode 1998 wurde ein zusätzlicher Standort in einem natürlichen Waldbestand gesucht. Eine Randbedingung war die Möglichkeit der wetterfesten und sicheren Unterbringung der elektronischen Geräte und der Stromversorgung in der Nähe der Bäume (**Abbildung 3**). Der Standort im Distrikt Lehrwald (Gemeindewald Walzbachtal) erfüllte dieses Kriterium, so daß dort, nach vorbereitenden Arbeiten und Installationen, ab Ende April 1998 mit den Messungen begonnen werden konnte. Der Standort befindet sich etwa 15 km nordöstlich der Universität Karlsruhe nahe der Bundesstraße 239 zwischen Karlsruhe-Grötzingen und Walzbachtal-Jöhlingen.

Der Distrikt Lehrwald gehört zum Wuchsbezirk „Pfinzgau“, einer im Vergleich zum angrenzenden „Kraichgau“ lößärmeren Muschelkalk-Hügellandschaft (WIEBEL & REISTER 1974). Die Grenze zum Kraichgau wird in etwa durch die Bundesstraße 239 bzw. die Bahnlinie Karlsruhe-Bretten markiert und ist nur ca. 1 km entfernt.

Auf der Untersuchungsfläche stockt der Buchen-Eichenwald auf mäßig frischem Feinlehm. Die Regionalgesellschaft ist ein an Eichen reicher, kolliner Laubmischwald der oberen Stufe. Charakteristisch für den nördlichen Randbereich des Pfinzgaus ist eine Dominanz der Lößlehmböden. Der typische Boden auf Lößlehm im Pfinzgau ist die Parabraunerde (WIEBEL & REISTER 1974). Die nutzbare Wasserkapazität der Lehm- und Schluff-Parabraunerden ist meist hoch, die Nährstoffreserven sind in Abhängigkeit vom Gestein und Verwitterungsgrad hoch bis mäßig. Im allgemeinen werden Lehm-Parabraunerden deshalb als günstige Ackerbaustandorte landwirtschaftlich genutzt (SCHACHTSCHABEL et al. 1998, S. 429).

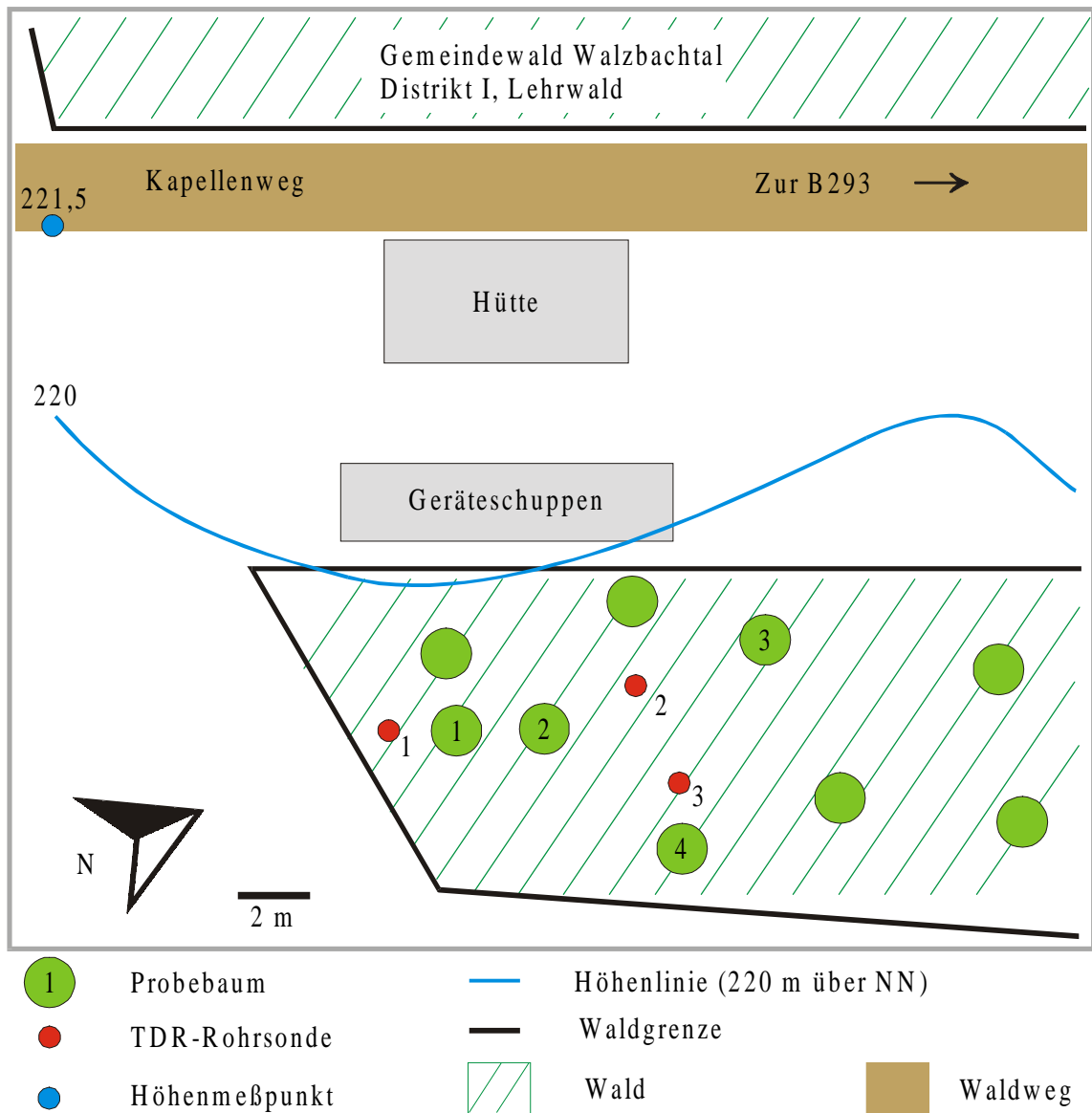


Abbildung 3. Lageplan der Probebäume (Buche 1-4) und der drei Bodenfeuchtemeßpunkte (TDR-Rohrsonden, siehe 2.6) am Standort Lehrwald, ca. 15 km nordöstlich der Universität Karlsruhe. Zusätzlich sind die Höhenlinie und weitere auf der Untersuchungsfläche befindliche Buchen (ähnlicher Größenordnung) eingezeichnet. Sträucher und kleinere Bäume sind nicht gekennzeichnet.

Tabelle 3. Allgemeine Angaben zu den Versuchsflächen. Die Angaben zum Lehrwald entstammen dem FORSTEINRICHTUNGSWERK GEMEINDEWALD WALZBACHTAL (1987).

	Lehrwald	Campus
Ort	Distrikt I „Lehrwald“, Gemeindewald Walzbachtal	Platz vor Gebäude 30.80, Universität Karlsruhe
Geographische Position	8°30′ O, 49°01′ N (GK: 3468/ 5431)	8°42′ O, 49°01′ N (GK: 3457/ 5431)
Untergrund	Junger Lößlehm über (Oberem) Muschelkalk	-
Boden	Mull-Parabraunerde, mäßig frische Flachlage	-
Höhe über NN	220 m	115 m
Mittlerer Jahresniederschlag	750 mm	¹ 770 mm
Mittlere Jahrestemperatur	9,5 °C	¹ 10,3 °C
Bestandestyp	Buche – Kiefer – Lärche	freistehende Buche
Wuchsbezirk	Pfinzgau	-
Forstbezirk	Bretten	Karlsruhe
Bestandes- bzw. Baumalter in 1998 (siehe 2.7.1)	74 Jahre	53 Jahre
Bestandesgrundfläche (siehe 2.5.2)	34 m ² ha ⁻¹	-

¹ Quelle: DWD

Tabelle 4. Allgemeine Angaben zu den untersuchten Bäumen.

	Lehrwald				Universität
	Buche 1	Buche 2	Buche 3	Buche 4	Buche 5
Umfang ¹ in 1,3 m Höhe (m)	1,98	1,58	1,32	1,81	1,96
Brusthöhendurchmesser (m)	0,630	0,503	0,420	0,576	0,624
Brusthöhenquerfläche (m ²)	0,3120	0,1987	0,1387	0,2607	0,3057
Baumalter ² in 1998	60	68	62	65	53
Höhe ³ (m)	30	28,5	26,5	25,75	15,25
Radialer Zuwachs ⁴ (mm a ⁻¹)	5,0 ± 2,1	3,2 ± 1,5	4,2 ± 1,2	4,0 ± 1,1	8,2 ± 2,4

¹ Messung im Juni 1998 (Lehrwald) bzw. im Juni 1997 (Universität)

² siehe 2.7.1

³ siehe 2.5.1

⁴ Mittelwert (± sd) für die jüngsten 10 cm des Splintholzes; Details siehe **Tabelle 34** im Anhang

Die klimatischen Parameter (außer der Strahlung) wurden durch routinemäßige Messungen der Wetterstation Karlsruhe-West des Deutschen Wetterdienstes (DWD) erfaßt. Die Meßdaten wurden in digitaler Form als Tagesmittelwerte bzw. –summen zur Verfügung gestellt. Die stündlichen Messungen der Temperatur, Windgeschwindigkeit und der relativen Luftfeuchtigkeit wurden vom DWD nur handschriftlich festgehalten. Stündliche Meßwerte der letztgenannten drei Parameter werden als Eingangsgrößen für die Berechnung der potentiellen Evapotranspiration (PET) benötigt (siehe 2.5). Die Strahlungsdaten (photosynthetisch aktive Strahlung, PAR) wurden von der AG Prof. Dr. M. TEVINI, Botanisches Institut II der Universität Karlsruhe, im Rahmen des Projektes EldoNet (*European Light Dosimeter Network*) auf dem Universitätsgelände erfaßt.

Die Meßwerte des Niederschlags, der Lufttemperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit und der PAR für die Jahre 1997 und 1998 sind in den folgenden Abbildungen graphisch dargestellt (**Abbildung 4, Abbildung 5**). Die monatlichen Mittelwerte aller Parameter sind im Anhang tabelliert (**Tabelle 30, Tabelle 31**). Der mittlere Jahresniederschlag liegt bei 750 mm, die mittlere Jahrestemperatur bei 9,5 °C für den Standort Lehrwald (FORSTEINRICHTUNGSWERK GEMEINDEWALD WALZBACHTAL 1987). Für die Stadt Karlsruhe liegen die Werte im langjährigen Mittel (30jähriges Mittel, 1951-1980) etwas höher bei 770 mm und 10,3 °C (DWD Wetterstation Karlsruhe-West). Das Klima in Karlsruhe wird nach W. KÖPPEN als feucht-gemäßigt mit warmen Sommern klassifiziert.

2.2. Wetter im Untersuchungszeitraum

Der Freilandniederschlag, gemessen an der DWD Wetterstation Karlsruhe-West, war im Vergleich zum langjährigen Mittel in der Jahressumme im Jahre 1997 um 19 mm (+2,4%) leicht erhöht und 1998 um 94 mm (-12%) stark erniedrigt. Sowohl 1997 als auch 1998 war es während der Vegetationsperiode von April bis September vergleichsweise trocken. Im Jahre 1997 fielen 24 mm (-6%) und 1998 sogar 73 mm (-17%) weniger Niederschlag als im langjährigen Mittel zwischen April und September. Trockenster Monat der Vegetationsperiode war 1997 der September mit nur 22% des langjährigen Mittels. Mit 42% war es im April 1997 ebenfalls sehr trocken. 1998 waren August und Mai mit 35% und 37% des langjährigen Mittels die mit Abstand trockensten Monate der Vegetationsperiode (**Abbildung 6, Tabelle 32** im Anhang). Zusätzlich zum geringen Niederschlag war es während der Jahre 1997 und 1998 0,8 bzw. 1,0 °C wärmer als im langjährigen Mittel. Diese Werte gelten sowohl für das gesamte Jahr, als auch für den auf die Vegetationsperiode eingeschränkten Untersuchungszeitraum. 1997 waren die Monate Mai (+1,0 °C), August (+3,4 °C) und September (+0,9 °C) deutlich wärmer als im langjährigen Mittel. Leicht kühler waren April und Juli (jeweils -0,4 °C). 1998 wichen April (+0,8 °C), Mai (+2,4 °C), Juni (+1,5 °C) und August (+1,5 °C) deutlich positiv vom langjährigen Mittel der einzelnen Monate ab. Wie 1997 war es auch 1998 im Juli zu kühl (-0,4 °C) (**Abbildung 6, Tabelle 32** im Anhang).

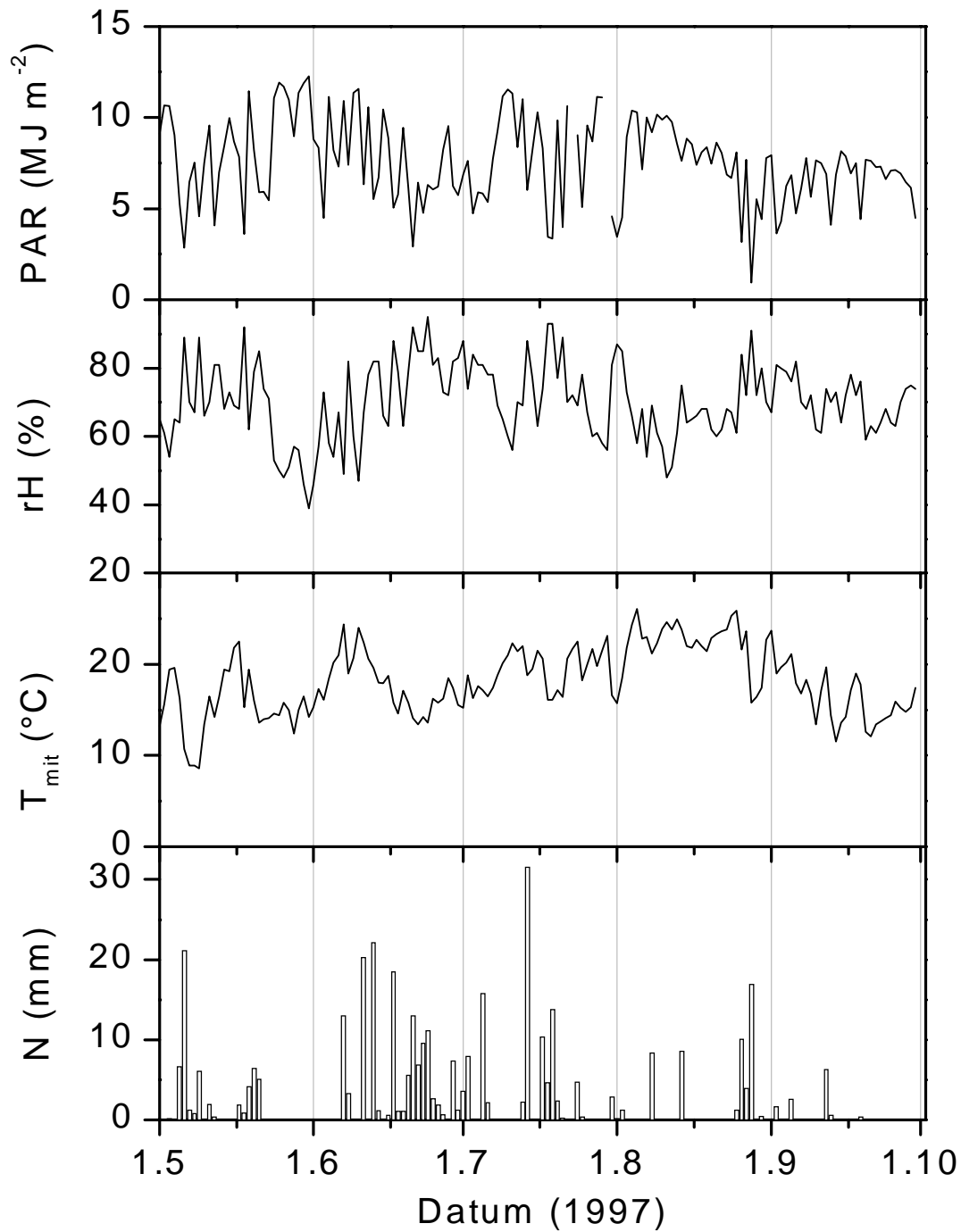


Abbildung 4. Tagesmeßwerte der Tagesdosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR), der mittleren relativen Luftfeuchtigkeit (rH), der mittleren Lufttemperatur (T_{mit}) und der Niederschlagssumme (N) zwischen Mai und Oktober im Jahr 1997. Die Lücke im PAR-Kurvenverlauf ist durch einen Geräteausfall bedingt.

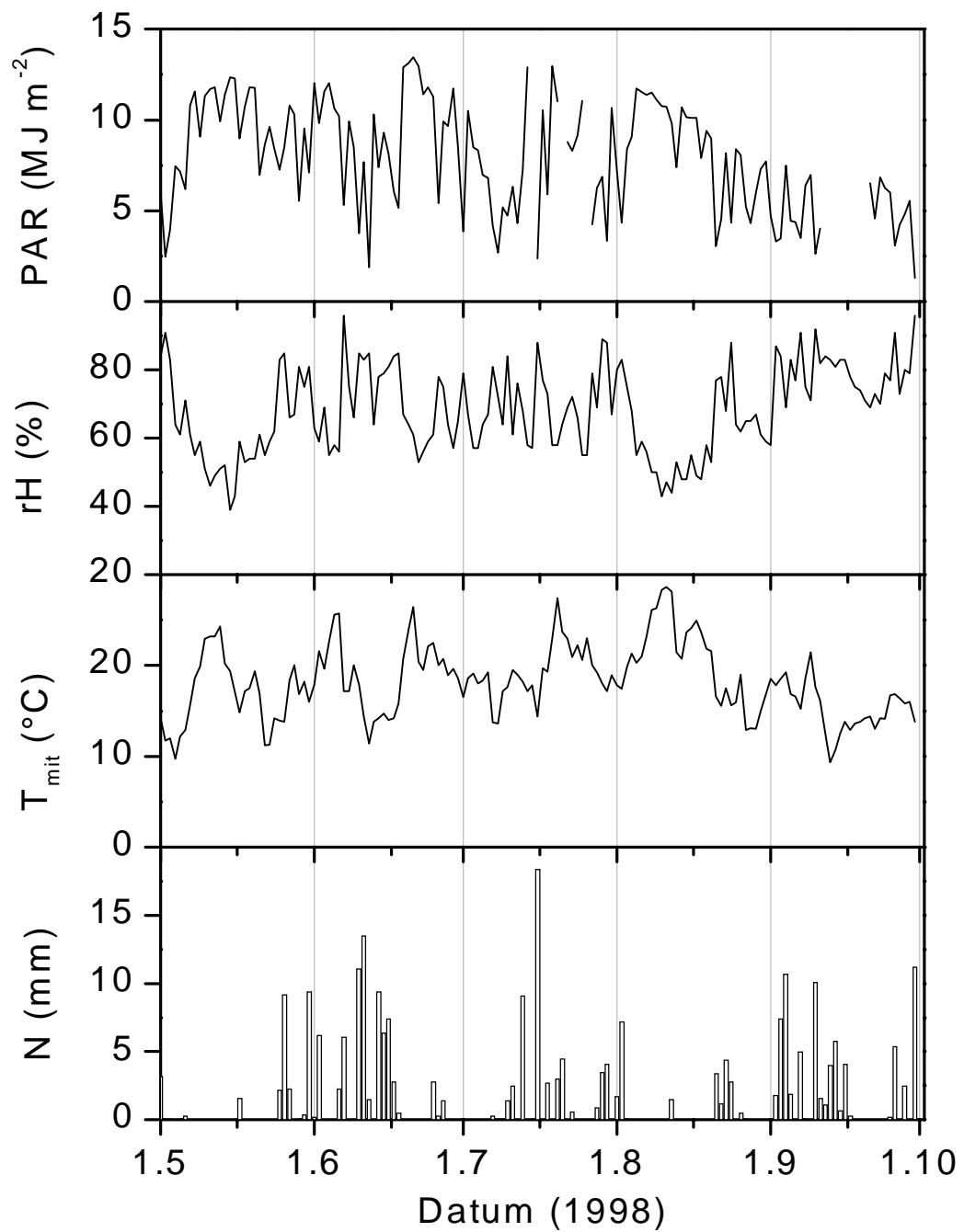


Abbildung 5. Tagesmeßwerte der Tagesdosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR), der mittleren relativen Luftfeuchtigkeit (rH), der mittleren Lufttemperatur (T_{mit}) und der Niederschlagssumme (N) zwischen Mai und Oktober im Jahr 1998. Die Lücken im PAR-Kurvenverlauf sind durch Geräteausfälle bedingt.

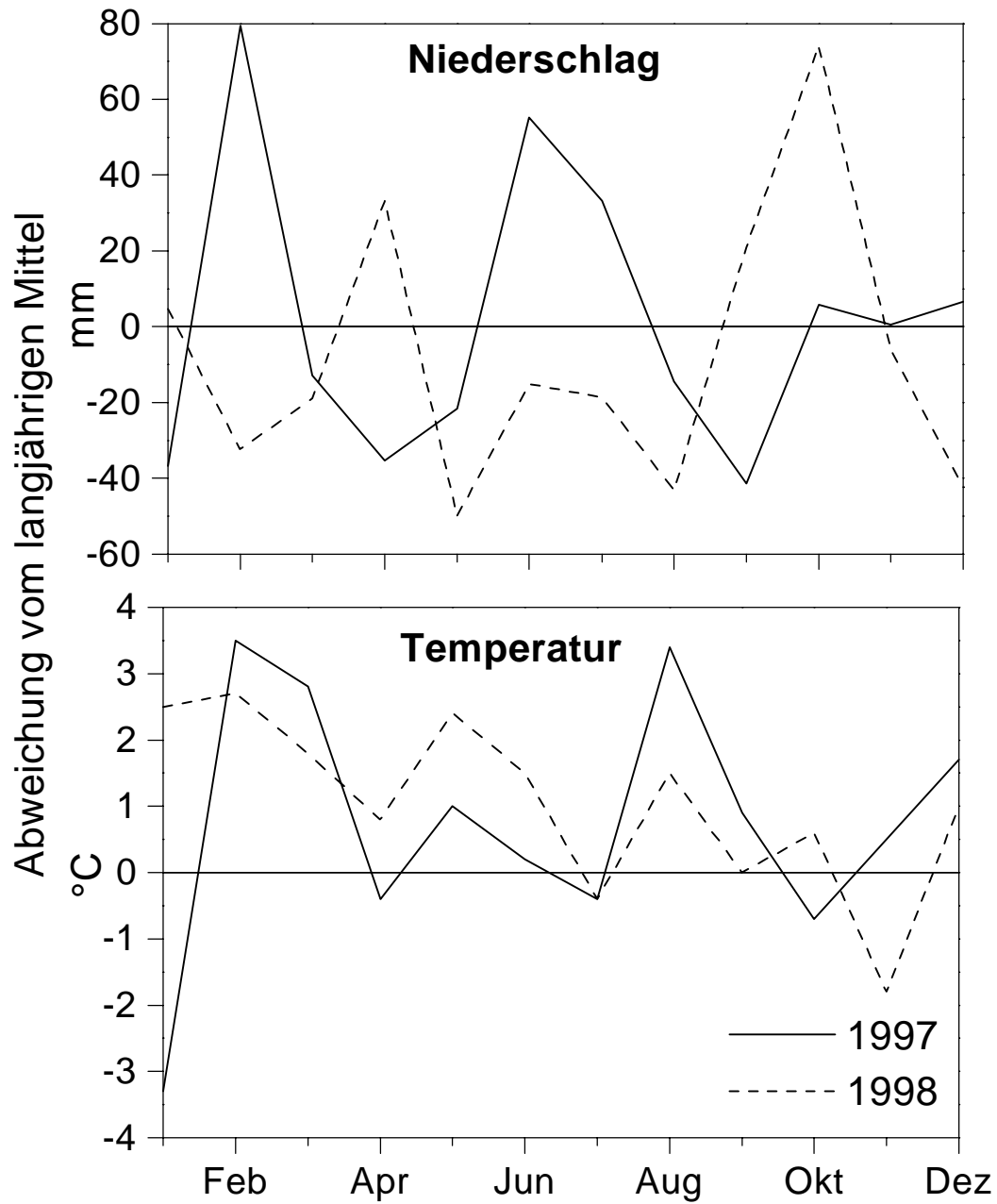


Abbildung 6. Abweichung des Monatsmittels der Lufttemperatur und des Niederschlags vom langjährigen Mittel (Nullinie) für die Jahre 1997 und 1998. Wetterdaten vom DWD, Wetterstation Karlsruhe-West (30jähriges Mittel, 1951-1980).

2.3. Saftfluß

In der vorliegenden Untersuchung kam die von GRANIER (1985, 1987) entwickelte *thermal dissipation* Methode zum Einsatz. Ihr Vorteil liegt in der relativ einfachen Installation, den geringen materiellen Anforderungen für die Messung und Aufzeichnung und den vergleichsweise niedrigen Anschaffungskosten.

Die Saftflußsensoren wurden über die UP GmbH (Cottbus/Kolkwitz) bezogen. Für die Datenspeicherung wurde ein Datalogger (Delta-T D12e, Delta-T Devices Ltd., Cambridge, England) verwendet. Vor dem Einsatz wurde der Datalogger auf die eingesetzten Sensoren eingestellt. Mittels einer Linearisierungstabelle rechnet das Gerät die aufgezeichneten Spannungssignale direkt in eine Temperaturänderung um ($40 \mu\text{V} = 1 \text{ }^\circ\text{C}$). Die Programmierung des Loggers erfolgte mit einer mitgelieferten Software per PC. Die Auslesung der Daten kann dann vor Ort mit einem portablen PC (Notebook) erfolgen. Eine Unterbrechung der Messungen ist hierbei nicht erforderlich. Für die Messungen auf dem Universitätsgelände wurde vom Institut für Meteorologie und Klimaforschung ein zusätzlicher Datalogger (Campbell 21x, Campbell Scientific Inc., Logan, USA) zur Verfügung gestellt. Der Campbell-Logger liefert im Gegensatz zum Delta-T-Logger nur die Spannungsmeßwerte. Die Umrechnung in Temperaturwerte erfolgte mit einem Tabellenkalkulationsprogramm (hier: Microsoft Excel 97). Die Messungen erfolgten jeweils alle 10 Sekunden, alle 30 Minuten wurde ein Mittelwert gebildet und aufgezeichnet. Pro Tag und Sensor liegen also 48 halbstündige Meßwerte vor. Aufgrund eines technischen Defekts am Campbell-Logger liegen für August 1998 keine Daten für Buche #5 vor.

2.3.1. Technischer Aufbau und Meßprinzip

GRANIER (1985, 1987) hat Mitte der achtziger Jahre eine Methode zur Saftflußbestimmung entwickelt, die auf empirischen Messungen basiert. Jede Meßeinheit besteht aus zwei zylindrischen Sensoren, die vertikal übereinander radial in den Baumstamm inseriert werden. Beide Sensoren sind baugleich mit einem Durchmesser von 2 mm und einer Länge von 20 mm (**Abbildung 7**). Der vertikale Abstand im Baumstamm beträgt 100 mm. Dies ist ein Kompromiß: der Abstand muß groß genug sein, um eine Erwärmung des unteren Referenzsensors durch den oberen Sensor zu verhindern und er muß klein genug sein, um den Einfluß natürlicher Temperaturgradienten im Holz zu minimieren (siehe unten). Empfohlen wird ein Abstand zwischen 100 und 150 mm. Die Sensoren enthalten neben einer Konstantan-Heizwicklung jeweils in der Mitte einen Kupfer-Konstantan Thermokontakt. Beide Sensoren sind zum Schutz der Heizwicklung in einen Aluminiumzylinder eingeführt. Bei dem von GRANIER (1996) vorgeschlagenen Typ wird zuerst eine Aluminiumhülse in den Baum eingeführt, anschließend folgt der Sensor. Die Aluminiumhülse dient zum einen als Schutz, zum anderen der gleichmäßigen Wärmeabgabe an das umgebende Holz.

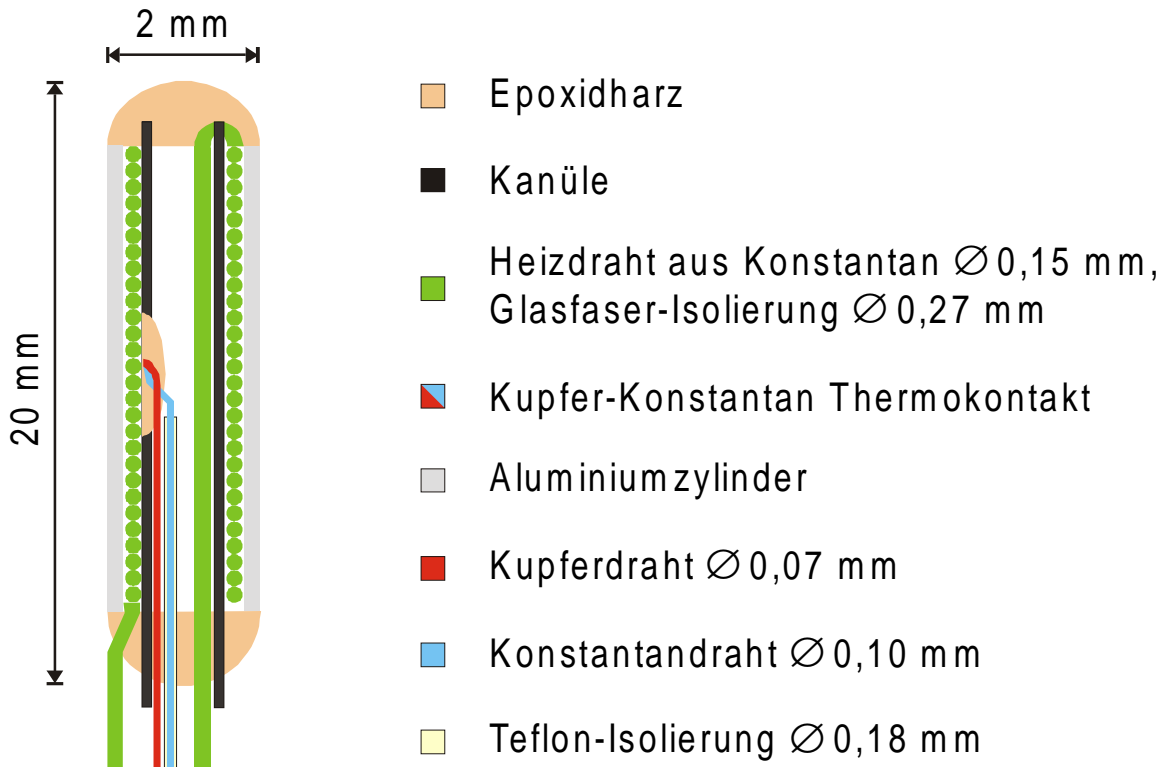


Abbildung 7. Technischer Aufbau eines Sensors (nach GRANIER 1985, leicht verändert).

Bei einer Temperaturdifferenz zwischen den beiden Thermokontakten der zwei Sensoren einer Meßeinheit registriert das System eine Spannungsänderung. Der obere Sensor wird mit einer konstanten Stromstärke beheizt (0,12 A), der untere Sensor bleibt unbeheizt auf der Temperatur des umgebenden Holzes und dient als Referenz. Das im Stamm nach oben fließende Wasser kühlt nun den oberen Sensor ab, so daß sich die Temperaturdifferenz zwischen den beiden Sensoren ändert. Die Änderung der Temperaturdifferenz ΔT ist abhängig von der Geschwindigkeit v des vorbeifließenden Wassers: $\Delta T \sim v$. Das Wasser fließt nicht direkt an dem Sensor vorbei, vielmehr wird durch den oberen Sensor das umgebende Holz erwärmt; die Abkühlung des Holzes durch den Wasserstrom führt dann auch zu einer Abkühlung des Thermokontaktes. Nachts sinkt der Wasserfluß auf Werte nahe Null oder Null ab, die gesamte Energie wird dann an das umgebende Holz abgegeben, so daß die Temperaturdifferenz zwischen den Sensoren maximal wird. Bei ansteigender Saftflußgeschwindigkeit wird der obere, beheizte Sensor durch die Wärmeabgabe an das Holz (und weiter an das vorbeifließende Wasser durch Konvektion) abgekühlt und ΔT sinkt. Als Schutz vor unerwünschten Temperaturschwankungen im Holz muß das gesamte Meßsystem durch ausreichende Isolierung vor externen Witterungseinflüssen geschützt werden (siehe 2.3.4).

2.3.2. Stromversorgung

Die Stromversorgung der Saftflußmeßgeräte erfolgte mit leistungsstarken Akkumulatoren. Bei einer dauernden Belastung eines Akkus, auch bei einer nur geringen Stromentnahme, kann es bei Unterschreitung eines Grenzwertes von etwa 10 V zu einer dauerhaften Schädigung des Akkus kommen. Es wurden deshalb besonders leistungsstarke 12 V Solarakkus eingesetzt. Für den Einsatz auf dem Universitätsgelände reichte ein einzelner Akku mit einer Kapazität von 120 Ah aus (Bären Solarakku Typ 82000, 12 V; FIAMM GmbH, Köln). Nach einer Woche Dauerbetrieb mußte er gegen einen frisch geladenen Akku ausgetauscht werden. Im Lehrwald wurden für den Betrieb der vierfachen Menge an Sensoren drei Solarakkus gleichen Typs eingesetzt und ebenfalls wöchentlich ausgetauscht. Der Gefahr einer Tiefentladung und damit verbundenen Schädigung der Akkus wurde durch die Schaltung eines Tiefentladeschutzes (Conrad Electronic, Hirschau) zwischen die Verbraucher und die Akkumulatoren vorgebeugt.

2.3.3. Saftflußberechnung

Sämtliche nachstehend aufgeführten Formeln sind aus der Arbeit von GRANIER (1996) entnommen. Die Nomenklatur orientiert sich an den Empfehlungen zur Vereinheitlichung von Saftflußuntersuchungen (EDWARDS et al. 1996).

Vorausgesetzt, die beheizte Sonde gibt die gesamte Wärme über die äußere Oberfläche des Aluminiumzylinders an das umgebende Holz ab, dann ist die Wärmekonvektion abhängig von der Temperaturdifferenz zwischen den beiden Materialien und der Kontaktfläche. Das Wärmeleichgewicht der beheizten Sonde ergibt sich somit aus:

$$r \cdot i^2 = h \cdot S \cdot \Delta T(v) \quad [4]$$

r = elektrischer Widerstand der beheizten Sonde [Ω]

i = Stromstärke [A]

h = Wärmetransferkoeffizient [$\text{W m}^{-2} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$]

S = Oberfläche des Aluminiumzylinders [m^2]

$\Delta T(v)$ = Temperaturdifferenz zwischen der beheizten Sonde und dem umgebenden Holz (bzw. der unbeheizten Sonde) [$^\circ\text{C}$]

Der Wärmetransferkoeffizient h hängt von der Saftflußgeschwindigkeit v in der folgenden Form ab:

$$h = h_0(1 + \alpha \cdot v^\beta) \quad [5]$$

h_0 = Wärmetransferkoeffizient bei Saftflußgeschwindigkeit gleich Null

α, β = zu bestimmende Koeffizienten, die das Verhältnis der Änderung von h gegenüber h_0 beschreiben

Und wenn kein Saftfluß stattfindet:

$$r \cdot i^2 = h_0 \cdot S \cdot \Delta T(0) \quad [6]$$

$\Delta T(0)$ = Temperaturdifferenz bei $v = 0$

Nach Kombination von Gleichung [4], [5] und [6] erhält man:

$$v = \frac{1}{\alpha} \left[\frac{\Delta T(0)}{\Delta T(v)} - 1 \right]^{\frac{1}{\beta}} \quad [7]$$

v = Saftflußgeschwindigkeit (synonym Saftflußdichte) durch einen Querschnitt Splintholz [$\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]

Der Term

$$K = \left[\frac{\Delta T(0)}{\Delta T(v)} - 1 \right] \quad [8]$$

wird als Saftflußindex bezeichnet.

Im Laborversuch wurden von GRANIER (1985) an Stamm-, Ast- und Wurzelsegmenten von frischem Holz die Koeffizienten α und β bestimmt. Die Proben wurden mit Saftflußmeßgeräten versehen und unter steigendem Druck bewässert. Mit einer Analysenwaage wurde das aus dem Segment austretende Wasser aufgefangen und gewogen und so der Wasserfluß bestimmt.

Der Versuch wurde an unterschiedlichen Baumarten (Nadelhölzer: *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Pinus nigra* Arnold; Laubhölzer: *Quercus robur* L., *Castanea sativa* Mill., *Prunus domestica* L.) und auch an Sägemehl und einer Nylonfaser durchgeführt (GRANIER 1996). Die Kalibrierung ergab folgende, von der Baumart unabhängige Beziehung:

$$v = 119 \cdot 10^{-6} \cdot K^{1,23} \quad [9]$$

K = Saftflußindex [dimensionslos]

Davon ausgehend wird der Saftfluß Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) für einen gegebenen Splintholzquerschnitt durch Multiplikation der Saftflußgeschwindigkeit mit der Splintholzfläche berechnet:

$$Q = v \cdot SA \quad [10]$$

SA = transversaler Bereich des Querschnitts des Splintholzes auf Höhe der beheizten Sonde [m^2] (engl. *sapwood*)

Von HATTON et al. (1990) wird ein Ansatz zur Berücksichtigung bauminterner Unterschiede in der Saftflußgeschwindigkeit vorgeschlagen. Hierbei wird die in verschiedenen Splintholzbereichen gemessene Saftflußgeschwindigkeit entsprechend des

Splintholzanteils gewichtet: Sensoren im äußeren Splint haben entsprechend der größeren Kreisfläche der beobachteten Jahrringe ein höheres Gewicht als innere Splintbereiche. Die mittlere, gewichtete Saftflußgeschwindigkeit (v') wird berechnet, um Vergleiche zwischen den Bäumen unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Splintbreite durchführen zu können. Sie ist definiert als (HATTON et al. 1990):

$$v' = \sum p_k \cdot v_k \quad [11]$$

k = Sensor (1 bis n)

p_k = $(r_k^2 - r_{k-1}^2) / (a^2 - b^2)$ [dimensionslos]

r_k = äußerer Radius ab Sensor k (für $k = 1$ ist $r_k = a$) [m]

r_{k-1} = innerer Radius bis Sensor k (für $k = n$ ist $r_{k-1} = b$) [m]

a = Radius Splintholz [m]

b = Radius Kernholz (ohne Kernholz ist $b = 0$) [m]

2.3.4. Installation der Saftflußsensoren

Für die Messungen wurden nur Bäume ausgewählt, die keine äußerlichen Anomalien aufwiesen. Störend auf eine Messung wirken sich beispielsweise Astansätze oder vernarbte Wunden in der Nähe der Sensoren aus.

Wichtig ist, daß der 20 mm lange Meßbereich des Sensors mit dem Holzkörper und nicht schon mit der Rinde oder dem Kambium abschließt. Aus diesem Grund empfiehlt es sich die Rinde/Borke in der Umgebung des Bohrloches vorsichtig mit einem scharfen Messer zu entfernen. Bei Buchen ist dies aufgrund der fehlenden Borke relativ einfach zu bewerkstelligen (BOSSHARD 1974b).

In jeden Untersuchungsbaum wurden vier Sensoren in verschiedene Bereiche des Splintholzes inseriert, um so einen möglichst großen radialen Ausschnitt des gesamten Splintholzes untersuchen zu können. Die Einbautiefen waren jeweils (Angaben als Distanz vom Kambium): 0-20, 20-40, 40-60 und 60-80 mm. Die Saftflußgeschwindigkeit jedes Sensors wird deshalb durch einen Index gekennzeichnet: z.B. v_{20} für die Saftflußgeschwindigkeit in 0-20 mm Entfernung vom Kambium.

Vorgehensweise bei der Installation der Saftflußsensoren:

1. Zwei Löcher mit 2,1 mm Durchmesser wurden im vertikalen Abstand von 100-150 mm horizontal in den Stamm gebohrt. Die Installation erfolgte auf der Nordseite des Stammes, um direkte Sonneneinstrahlung zu vermeiden. Die Tiefe hing von der Dicke der Rinde ab und betrug entsprechend der Sensorlänge 20 mm im Holzkörper unter dem Kambium. Aus Gründen der Vergleichbarkeit mit anderen Untersuchungen wurde der obere Sensor in Brusthöhe (1,30 m) installiert.
2. Der Aluminiumzylinder wurde in das vorgebohrte Loch eingeführt.
3. Etwas silikonfreie Wärmeleitpaste (Typ Assmann V6513, Bürklin OHG, München) wurde auf dem Sensor verteilt. Silikonhaltige Wärmeleitpaste härtet aus und erschwert ein späteres Entfernen des Sensors unnötig.

4. Der Sensor wurde anschließend vorsichtig in den Aluminiumzylinder eingeführt. Es sollte vermieden werden, den Sensor (z.B. mit Knetmasse) am Stamm abzudichten, da die Paste den Wärmeaustausch mit der Umgebung erhöht. Luft ist ein wesentlich besserer Isolator als Knetmasse.
5. Den Sensor wurde mit Isoliermaterial (z.B. Styropor) vor thermischen Einflüssen geschützt. Zusätzlich ist der Schutz vor Feuchtigkeit wichtig, da die entstehende Verdunstungskälte zu Meßverfälschungen führen kann. Besonders bei Buchen mit grundsätzlich relativ starkem Stammabfluß war dies wichtig. Erreicht wurde ein Schutz vor Feuchtigkeit und Strahlung durch das Anbringen einer mit Aluminium beschichteten Isoliermatte (Isomatte aus dem Campingbedarf). Die Isoliermatte wurde mit Silikon (chemisch neutrales Bau-Silikon) an der Oberkante abgedichtet und fixiert. Zusätzlichen Halt brachte noch eine Befestigung mit witterungsbeständigem Klebeband.

Für die Installation der Sensoren in tiefere Regionen des Splintholzes (> 20 mm) wurde die obige Vorgehensweise leicht abgewandelt (Punkt 1 und 2):

Zuerst wurde ein Loch von ca. 10 mm Durchmesser vorgebohrt. An dessen Ende wurde dann das eigentliche Loch für den Sensor mit 2,1 mm Durchmesser gebohrt. Das vorgebohrte 10 mm Loch diente dazu, einen Wärmetransfer vom Sensor zum äußeren Xylem zu verhindern. Beispiel: Ein Sensor sollte den Bereich des Splintholzes von 20-40 mm innerhalb des Kambiums abdecken. Das 10 mm-Loch wurde bis in 20 mm Tiefe gebohrt; das 2,1 mm-Loch wurde anschließend bis in 40 mm Entfernung vom Kambium angelegt. Um die tiefen Löcher für die Sensoren zu bohren, wurde ein handelsüblicher 2,1 mm Bohrer durch Anlöten eines Metallstabs verlängert. Um eine Beeinflussung der Sensoren in unterschiedlicher Splinttiefe untereinander auszuschließen, wurde ein horizontaler Abstand zwischen den Sensoren von mindestens 100 mm gewählt.

2.3.5. Quantifizierung der Saftflußvariationen im Splintholz

Zur Quantifizierung der Saftflußvariationen im Splintholz der untersuchten Bäumen wurde ein neuer Parameter entwickelt. Der Grad der Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit mit zunehmender Entfernung vom Kambium kann rechnerisch durch das Verhältnis

$$rvd = (v_{\text{jüngstes Splintholz}} - v_{\text{ältestes Splintholz}}) / v_{\text{ältestes Splintholz}}$$

(hier: $(v_{20} - v_{80}) / v_{80}$) ausgedrückt werden, dem dimensionslosen *rvd*-Wert (engl. *ratio velocity decrease*). Je größer dieser Wert, desto höher die Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt. Der *rvd*-Wert ist demnach auch ein Maß für die Variation im Stammquerschnitt. Einige *rvd*-Werte sind nachfolgend zur Orientierung tabelliert (**Tabelle 5**).

Tabelle 5. Rechnerischer Zusammenhang zwischen dem *r_{vd}*-Wert (hier: $(v_{20}-v_{80})/v_{80}$) und der entsprechenden Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im Stamminnern vom jüngsten (hier: 0-20 mm) zum ältesten (hier: 60-80 mm) untersuchten Splintholzbereich (vom Kambium in Richtung Stammzentrum). Der *r_{vd}*-Wert beschreibt den Grad der Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im Stamm mit zunehmender Entfernung vom Kambium.

<i>r_{vd}</i> -Wert	<i>v</i> -Abnahme vom jüngsten zum ältesten Splintholz (%)
0,5	33
1	50
2	67
3	75

2.3.6. Bestimmung des nächtlichen Temperaturmaximums

Für die Ermittlung der Saftflußgeschwindigkeit in Karlsruhe wurde jeweils das 10-Tage Mittel der nächtlichen Temperaturdifferenzmaxima herangezogen. Diese Vorgehensweise wird auch von GRANIER (persönliche Mitteilung) empfohlen. Die Abweichung von der Saftflußgeschwindigkeit bei Zugrundelegung der für jeden einzelnen Tag bestimmten nächtlichen maximalen Temperaturdifferenz betrug in einem 2-monatigen Zeitraum nur 0,03-0,05 dm h⁻¹.

2.3.7. Fehlerquellen bei der Bestimmung des Saftflusses: Natürliche Temperaturgradienten im Holz

Unter optimalen Bedingungen messen die Saftflußsensoren nur die durch Saftflußströme hervorgerufene Änderung der vertikalen Temperaturdifferenz in einem Stammabschnitt eines Baumes. Wird der obere Sensor nicht beheizt, sollte die Temperaturdifferenz (ΔT) zwischen den beiden Sensoren deshalb gleich Null sein.

Aufgrund des Außeneinflusses gibt es aber in der Regel einen mehr oder weniger großen Temperaturgradienten dT im Tagesrhythmus (CERMAK & KUCERA 1981). Die Beziehung zwischen dT und der Lufttemperatur (T_{Luft}) ist annähernd linear: $dT = f(T_{\text{Luft}})$. Im Idealfall ist dT viel kleiner als ΔT und kann vernachlässigt werden. Ein besonders großer Temperaturgradient kann im allgemeinen auf der Südseite aufgrund der direkten Sonneneinstrahlung und dem sich nur relativ langsam erwärmenden Erdboden beobachtet werden. D.h. aufgrund der unterschiedlichen Erwärmung durch die Lufttemperatur kann ein Teil des Holzes wärmer sein als ein anderer. Durch die Isolierung der Sensoren soll normalerweise ein derartiger externer Einfluß ausgeschlossen werden. Wird dennoch der untere, die Referenztemperatur messende Sensor unabhängig vom oberen Sensor erwärmt, ändert sich ΔT und es kommt zu Fehlern bei der Ermittlung der Saftflußgeschwindigkeit. Die Auswirkung auf den beobachteten ΔT -Wert ist ohne Isolierung abhängig von der Tageszeit: Mittags ist der untere (Referenz-)Sensor durch die Sonneneinstrahlung wärmer als der obere, ΔT wird also unterschätzt. Nachts kühlt der untere Sensor durch die

Bodennähe stärker als der obere ab, ΔT wird dann überschätzt. Durch die Überschätzung des nächtlichen Temperaturdifferenzmaximums $\Delta T(0)$ bei (idealerweise) $v = 0$ und die Unterschätzung des mittäglichen Temperaturdifferenzminimums $\Delta T(v)$ bei $v = \max$, ist das beobachtete Verhältnis zwischen $\Delta T(0)$ und $\Delta T(v)$ größer als das tatsächliche. Die beobachtete Saftflußgeschwindigkeit übersteigt also die tatsächliche Saftflußgeschwindigkeit (**Abbildung 8**).

Zur Vermeidung dieses Effekts ist es deshalb ratsam, die Isolierung der Sensoren möglichst weit unterhalb der Sensoren fortzuführen. Im Extremfall erfolgt dies sogar bis zum Erdboden. Es kann auch ein zusätzliches Schild als Schutz vor direkter Sonneneinstrahlung installiert werden. Eine Isolierung der Sensoren mit Styropor ist nach GRANIER (persönliche Mitteilung) nicht notwendig, da die Luft unter der vor Strahlung und Regenwasser schützenden Aluminiumfolie bereits als Isolator wirkt.

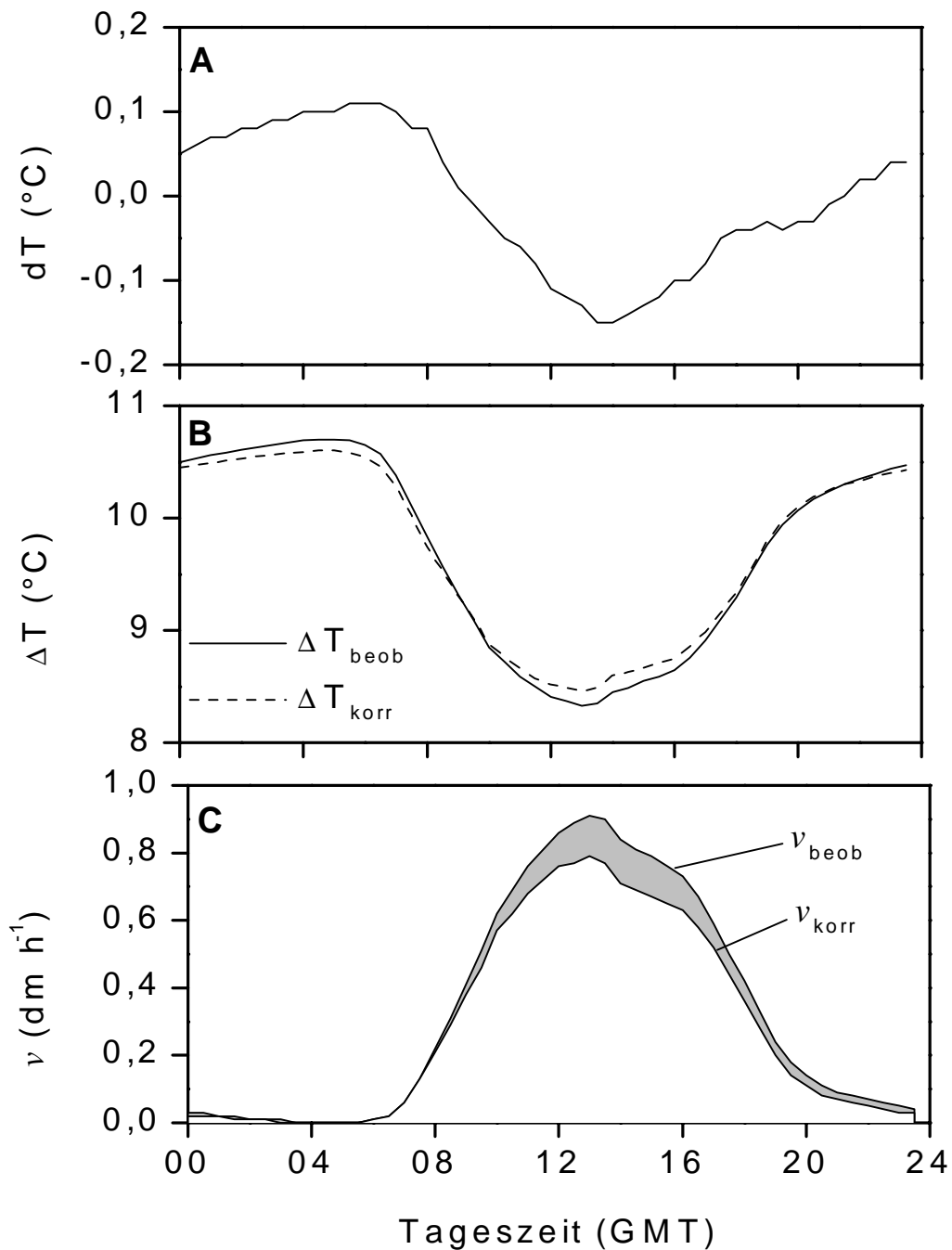


Abbildung 8. Auswirkung des natürlichen Temperaturgradienten im Holz (dT) zwischen den zwei Sensoren einer Meßeinheit am Beispiel der Saftflußgeschwindigkeit in 0-20 mm Entfernung vom Kambium von Buche #3. (A) Mittlerer Tagesverlauf von dT in 0-20 mm Entfernung vom Kambium im Zeitraum 15.-28.7.98. (B) Unterschied zwischen beobachtetem und mit dT korrigiertem Temperaturunterschied ΔT zwischen den beiden Sensoren. (C) Vergleich zwischen beobachteter und korrigierter Saftflußgeschwindigkeit v_{20} .

Der Außeneinfluß ist von Baum zu Baum bzw. Standort zu Standort unterschiedlich stark ausgeprägt. Deswegen wurde zu Beginn einer jeden Meßkampagne eine Zeit lang ohne Heizung der natürliche Temperaturgradient gemessen. Dies wurde natürlich nicht während einer Regenperiode bei niedriger Lufttemperatur durchgeführt. Zur Berechnung der Saftflußgeschwindigkeit können dann die beobachteten ΔT Werte durch die beobachteten dT korrigiert werden, um die wahren ΔT_{kor} Werte zu erhalten:

$$\Delta T_{\text{kor}} = \Delta T - dT \quad [12]$$

Im Juli 1998 wurde während eines zweiwöchigen Zeitraums (15.07, 8:00 Uhr bis 28.07, 13:00 Uhr) der natürliche Temperaturgradient zwischen den unbeheizten Sensorpaaren im Lehrwald gemessen. Die Lufttemperatur betrug in diesem Zeitraum im Mittel $21,1 \pm 4,73$ °C, die Maximaltemperatur lag bei 34,9 °C, die Minimaltemperatur bei 11,0 °C. Im Mittel lag der Temperaturgradient im Holz nur bei $\pm 0,05$ °C für die Sensoren direkt am Kambium. Für die tiefer installierten Sensoren (Angabe des Splintholz Tiefe in mm Entfernung vom Kambium) lagen die Werte noch niedriger: $\pm 0,03$ für 20-40 mm; $\pm 0,025$ für 40-60 mm und $\pm 0,02$ °C für 60-80 mm. Eine Korrektur der Saftflußdaten schien deshalb nicht nötig. Durch Extrapolation der Ergebnisse konnte der Fehler durch eine lineare Funktion des Temperaturgradienten abgeschätzt werden ($r^2 = 0,998$): Bei $dT = \pm 0,1$ °C würde die Saftflußgeschwindigkeit um 11% überschätzt, bei $\pm 0,5$ °C um +53%, und bei ± 1 °C würde der Fehler +106% betragen (**Abbildung 9**). Für die gemessenen Werte läge die Überschätzung demnach bei 5%.

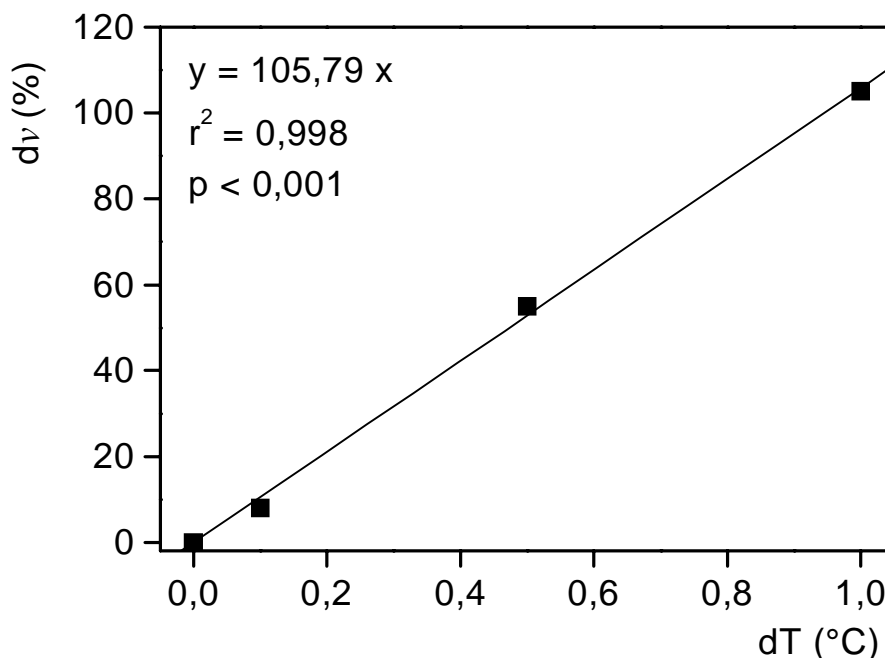


Abbildung 9. Auswirkung des Temperaturgradienten im Holz (dT) auf die Abweichung der unkorrigierten von der korrigierten Saftflußgeschwindigkeit (dv). Mit ansteigender Temperaturdifferenz steigt der Fehler linear an.

2.4. Wasserpotential

Nach dem Abschneiden eines Zweiges wird die Spannung (des Wassers) in den Gefäßen des Xylems abrupt freigesetzt. Das Wasser gelangt durch Osmose aus dem Xylem in die umgebenden lebenden Zellen, bis ein Gleichgewicht erreicht ist zwischen der Oberflächenspannung der neuen Luft-Wasser-Grenzfläche innerhalb des Xylems und dem Zell-Wasserpotential (**Abbildung 10A**). Die Messung der Spannung im Xylem erfolgt, indem die das Blatt umgebende Gasphase so lange unter Druck gesetzt wird, bis Wasser aus den relativ elastischen lebenden Zellen zurück in das relativ steife Xylem gepreßt wird (**Abbildung 10B**). Dieser Gleichgewichtsdruck wird erreicht, wenn die Verteilung des Wassers innerhalb des Blattes oder Zweiges wieder dem Zustand vor dem Abschneiden entspricht. Durch das Austreten von Wasser an der Schnittfläche wird dies signalisiert (**Abbildung 10C**). An diesem Punkt wird der äußere Druck P vom Betrag her als ebenso groß wie der Druck im Xylem vor dem Abschneiden betrachtet (HOLBROOK et al. 1995).

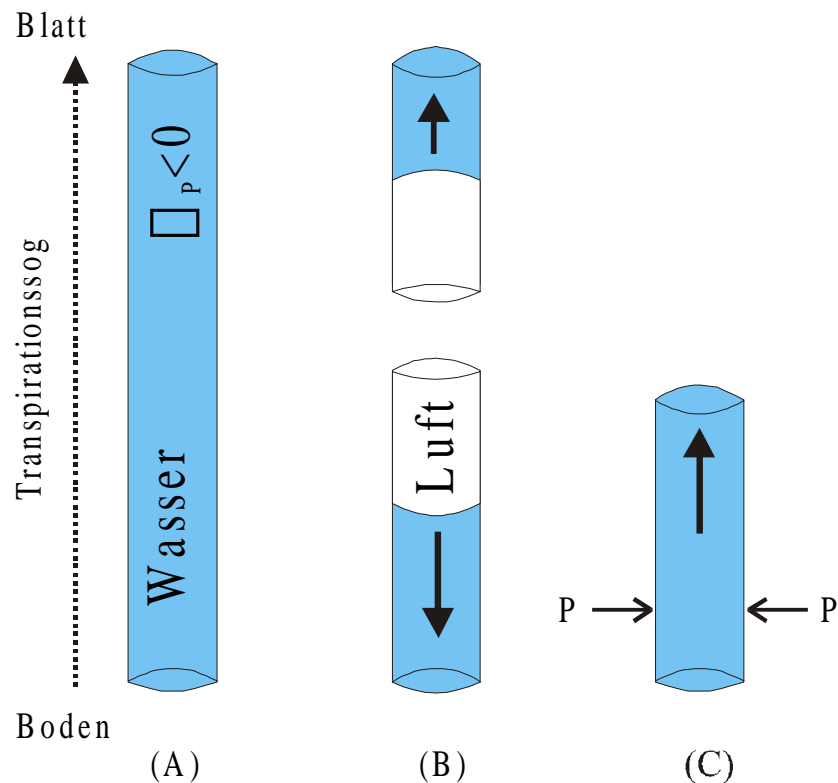


Abbildung 10. Schematische Darstellung des Verhaltens der Wassersäule im Xylem bei der Messung des Wasserpotentials mit der Scholander-Druckkammer.

(A) Wassersäule im Xylem vor dem Abschneiden des Untersuchungsobjektes (z.B. ein Zweig). Das Wasser im Xylem steht unter einem negativen hydrostatischen Druck ($\Psi_p < 0$), hervorgerufen durch den Transpirationssog.

(B) Wassersäule nach dem Abschneiden. Das Wasser wird aufgrund der Sogwirkung (\rightarrow) von der Schnittfläche in beide Richtungen zurückgezogen.

(C) Wassersäule, wenn das Druckgleichgewicht erreicht ist. Das Wasser erreicht bzw. tritt aus der Schnittfläche aus. Der externe Druck P (\square) entspricht dem hydrostatischen Druck im Zustand (A).

Die Messungen erfolgten 1997 an Buche #5, 1998 an Buche #1, #4 und #5. Eingesetzt wurde ein Gerät der Firma PMS Instrument Co. (Corvallis, Oregon, USA). Die Originalgasflasche (nach US-Norm) wurde gegen eine handelsübliche Flasche aus dem Tauchhandel (nach CE-Norm) ausgetauscht (JWL Aqualung Tauchsportartikel GmbH, Rielasingen). Die Füllungen erfolgten mit normaler Druckluft.

An jedem Meßtermin wurde um 4:00 Uhr GMT (*Greenwich Mean Time*) mit den Messungen begonnen (**Tabelle 6**). In den frühen Morgenstunden wurden stündliche Messungen durchgeführt (4, 5 und 6 Uhr GMT, siehe unten). Danach erfolgten die Messungen im 2-h Rhythmus. Die letzten Messungen wurden jeweils zwischen 18:00 und 19:00 Uhr GMT durchgeführt. Jede Messung erfolgte an mindestens drei kleinen, distalen Zweigen aus demselben Bereich der Krone. Im Lehrwald wurden die Bäume #1 und #4 wegen der guten Erreichbarkeit der Äste ausgewählt (vgl. **Abbildung 3**). Da kein Gerüst zur Verfügung stand, konnten mit der Baumschere (Gardena Baumschere mit Teleskop-Verlängerung) nur Zweige aus maximal ca. 8 m Höhe entnommen werden.

Tabelle 6. Meßtermine in den Jahren 1997 und 1998 für Tagesgänge des Wasserpotentials.

1997 Universität	1998 Universität	1998 Lehrwald
	28.5	13.5
	17.6	9.6
30.7		13.7
		11.8
17.9		22.9

Die morgendlichen Messungen wurden mit einer höheren Frequenz (d.h. stündlich) durchgeführt, um genauere Aussagen über das sog. Vor-Dämmerungs- oder *Predawn*-Wasserpotential Ψ_{pd} treffen zu können (engl. *predawn*, vor der Dämmerung). Nach HAVRANEK (1980) und TYREE (1999) spiegelt es recht genau das im Wurzelraum der Pflanze herrschende Boden-Wasserpotential wider. Einschränkungen sind nach HAVRANEK nur bei feuchtem oder kaltem, wassergesättigtem Boden zu machen. Er spricht dem Ψ_{pd} sogar eine höhere Aussagekraft (aus „Sicht“ der Pflanze) als direkten Messungen von Bodenwassergehalten oder -potentialen zu. Demgegenüber stehen Untersuchungen, die vermuten lassen, daß das Ψ_{pd} nicht das Wasserpotential der trockensten Bodenbereiche repräsentiert, sondern eher das der feuchten und tieferen Wurzelregionen (BRÉDA et al. 1993).

Die hydraulische Leitfähigkeit eines Baumes kann aus der Beziehung zwischen dem Wasserpotential apikaler Zweige und dem Saftfluß bestimmt werden (LANDSBERG et al. 1976). Die hydraulische Leitfähigkeit k_h (engl. *hydraulic conductance*) ist definiert als (vgl. Gleichung 1):

$$k_h = \frac{Q}{\Delta P}, \quad [13]$$

wobei der Saftfluß Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) in einem Druckgradienten ΔP (Pa) die Leitfähigkeit bestimmt (HEINE 1971). Die Einheit für k_h ist $\text{m}^3 \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$. Der Druckgradient wird aus der Differenz zwischen dem *Predawn*-Wasserpotential und den im Laufe des Tages gemessenen Werten abgeschätzt. Durch Auftragen des Saftflusses gegen die Wasserpotentialdifferenz und anschließender linearer Regression erhält man aus dem Kehrwert der Geradensteigung einen Schätzwert für die hydraulische Leitfähigkeit des Gefäßsystems der untersuchten Pflanze (z.B. LANDSBERG et al. 1976, PALLARDY 1989, LU & GRANIER 1995). Der resultierende Wert für k_h gilt als Maß für den Zustand des Gefäßsystems der Pflanze, da mit zunehmender Degeneration (z.B. durch Embolien) die Leitfähigkeit für Wasser in den einzelnen Gefäßen sinkt.

2.5. Evapotranspiration und Bestandestranspiration

Eine Möglichkeit, die potentielle Evapotranspiration (PET) eines Waldbestandes abzuschätzen, ist die Simulation des Wasserdampfes aufgrund von empirisch abgeleiteten Beziehungen zwischen der Verdunstung und meteorologischen Meßgrößen (FEDERER 1970, KRAMER & BOYER 1995). Auch in Karlsruhe (Standort Lehrwald) erfolgte eine Simulation der PET über meteorologische Meßgrößen und den Einsatz der PENMAN-MONTEITH-Gleichung (MONTEITH 1965). Neben den vom Wetterdienst routinemäßig erfaßten Parametern und den von Botanik II (AG Prof. Dr. M. TEVINI) erfaßten Strahlungsdaten mußten noch Eingangsgrößen berechnet bzw. gemessen werden. Aus den Wetterdaten errechnet wurde das Wasserdampfdefizit der Luft (siehe unten), gemessen wurde die Höhe der Untersuchungsbäume (siehe 2.5.1). Für die vergleichende Bestimmung der Bestandestranspiration aus den erhobenen Saftflußdaten mußte als Bezugsgröße die Bestandesgrundfläche des Bestandes gemessen werden (siehe 2.5.2). Die Aussagen bezüglich des Lehrwaldes sind natürlich nicht so aussagekräftig, wie bei einem direkt im bzw. über dem Bestand erhobenen Datensatz, da die meteorologischen Daten von der etwa 20 km entfernten Wetterstation Karlsruhe-West des DWD erhoben wurden.

Nach MONTEITH (1965) wurde die PET eines Waldbestandes aus der folgenden Gleichung ermittelt:

$$PET = 3600 \frac{\gamma \cdot R_N + \rho \cdot c_p \cdot D \cdot g_a}{\lambda \cdot (\gamma + \phi \cdot (1 + g_a/g_c))} \quad [14]$$

PET = potentielle Evapotranspiration [mm h^{-1}]

ρ = Dichte der trockenen Luft [$1,2 \text{ kg m}^{-3}$]

λ = latente Verdampfungswärme von Wasser [$2,45 \cdot 10^6 \text{ J kg}^{-1}$]

ϕ = psychrometrische Konstante [$66 \text{ Pa } ^\circ\text{C}^{-1}$]

c_p = spezifische Wärme der Luft [$1010 \text{ J kg}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$]

D = Wasserdampfdefizit [Pa]

R_N = Nettostrahlung [W m^{-2}] = $0,71 \cdot 2 \cdot \text{PAR} - 15$

PAR = photosynthetisch aktive Strahlung (400-700 nm) [W m^{-2}]

γ = de_s/dt = Steigung der Sättigungsdampfdruckkurve mit der Temperatur [$\text{Pa } ^\circ\text{C}^{-1}$]

- g_a = aerodynamische Leitfähigkeit [m s^{-1}]
 g_c = Kronenleitfähigkeit (die Krone wird als einziges *big leaf* betrachtet) [m s^{-1}]

Die Steigung der Sättigungsdampfdruckkurve ist die erste Ableitung der Sättigungsdampfdruckfunktion. Der Sättigungsdampfdruck e_s ist nach MAGNUS (VDI 1985):

$$e_s = c_1 \cdot e^{\frac{c_2 \cdot T}{c_3 + T}} \quad [15]$$

- e_s = Sättigungsdampfdruck [hPa]
 c_1 = Konstante 6,11 hPa
 c_2 = Konstante 17,08 [dimensionslos]
 c_3 = Konstante 234,18 °C
 T = Lufttemperatur [°C]

und die erste Ableitung lautet:

$$\frac{de_s}{dt} = c_1 \cdot e^{\frac{c_2 \cdot T}{c_3 + T}} \cdot \frac{c_2}{c_3 + T} - 2c_2 T \frac{1}{(c_3 + T)^2} = \gamma \quad [16]$$

Das Wasserdampfdruckdefizit der Luft (D) wurde aus den Meßwerten der Lufttemperatur und je nach Verfügbarkeit der Taupunkttemperatur oder der relativen Luftfeuchtigkeit (rH) berechnet und ist ein wichtiger Faktor bei der Berechnung der PET. D ist die Differenz zwischen dem Dampfdruck bei der aktuellen Temperatur und dem Sättigungsdampfdruck bei der gleichen Temperatur. Der Sättigungsdampfdruck am Taupunkt entspricht dem aktuellen Dampfdruck. Das Wasserdampfdefizit oder Sättigungsdefizit der Luft (engl. *vapour pressure deficit* oder *saturation deficit*) ist demnach:

$$D = e_a - e_s \quad [17]$$

- D = Wasserdampfdefizit der Luft [hPa]
 e_a = aktueller Wasserdampfdruck = e_s bei der Taupunkttemperatur [hPa]

Mit der relativen Luftfeuchtigkeit errechnet sich D wie folgt:

$$D = e_s \cdot \left(1 - \frac{rH}{100}\right) \quad [18]$$

- D = Wasserdampfdefizit der Luft [Pa]
 rH = relative Luftfeuchtigkeit [%]

Die aerodynamische Leitfähigkeit wurde nach THOM (1975) berechnet:

$$g_a = \frac{k^2 \cdot u(z)}{[\ln((z-d)/z_0)]^2} \quad [19]$$

- g_a = aerodynamische Leitfähigkeit [m s^{-1}]
 k = VON KARMAN Konstante $0,41 \text{ W m}^{-1} \text{ K}^{-1}$
 z = mittlere Höhe des Waldes [m]
 d = *zero plane displacement* = $0,75 z$
 z_0 = Oberflächenrauigkeitslänge = $0,1 z$
 $u(z)$ = Windgeschwindigkeit auf Höhe z [m s^{-1}]

Die Kronenleitfähigkeit wurde nach HERBST (1995) wie folgt ermittelt:

$$g_c = 22,41 \cdot 10^{-6} \cdot g_{\max} \frac{PPFD}{PPFD + \alpha_1} \frac{1}{1 + \alpha_2 \cdot D} \quad [20]$$

- g_c = Kronenleitfähigkeit [m s^{-1}]
 g_{\max} = maximale (theoretische) Kronenleitfähigkeit ($4410 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
 $PPFD$ = photosynthetische Photonenflußdichte [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
 $1 \text{ W m}^{-2} \text{ PAR} \approx 4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ PPFD}$
 α_1 = $559 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 α_2 = $4,95 \text{ kPa}^{-1}$
 $22,41 \cdot 10^{-6}$ = Faktor zur Umrechnung von $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in $\text{m s}^{-1} [\text{m}^3]$
 D = Wasserdampfdefizit der Luft [kPa]

Die eingesetzten Parameter α_1 , α_2 und g_{\max} entstammen der Arbeit von HERBST (1995) für einen Buchenwald in Norddeutschland. Die Gleichung basiert auf einer von LOHAMMAR et al. (1980) erstellten semi-empirischen Beziehung, abgeleitet aus Küvetten- und Porometermessungen an Kiefernzweigen. Sie wurde bereits mehrfach auf verschiedene europäische Wälder angewandt und dort z.T. mit unabhängigen Methoden, wie beispielsweise Saftfluß- oder Porometermessungen, verglichen (HALLDIN et al. 1984, LINDROTH 1985, HERBST 1995, MAGNANI et al. 1998).

2.5.1. Baumhöhenmessung

Eine der Eingangsgrößen für die Berechnung der potentiellen Evapotranspiration nach PENMAN-MONTEITH ist die aerodynamische Leitfähigkeit. Diese ist u.a. abhängig von der Höhe der zu untersuchenden Baum- oder Bestandeskrone. Die Höhenmessung der einzelnen Untersuchungsbäume erfolgte mit einem Höhenmesser (SUUNTO, Finnland) im Dezember 1998 im Lehrwald und im Oktober 1997 auf dem Universitätsgelände (**Tabelle 4**). Die trigonometrische Baumhöhenmessung beruht auf der Bestimmung der Höhenwinkel α_1 und α_2 zwischen einem Bezugspunkt, in der Regel dem Auge des

Betrachters, und der Baumspitze bzw. dem Baumfußpunkt aus einer bestimmten horizontalen Entfernung s (**Abbildung 11**).

Die Höhenunterschiede zwischen der Bezugsebene und den anvisierten Punkten ergeben sich aus:

$$h_1 = s \cdot \tan \alpha_1 \quad [21]$$

$$h_2 = s \cdot \tan \alpha_2 \quad [22]$$

Unter Berücksichtigung der Vorzeichen von α_1 und α_2 errechnet sich die Baumhöhe aus der Differenz von h_1 und h_2 :

$$h = h_1 - h_2 \quad [23]$$

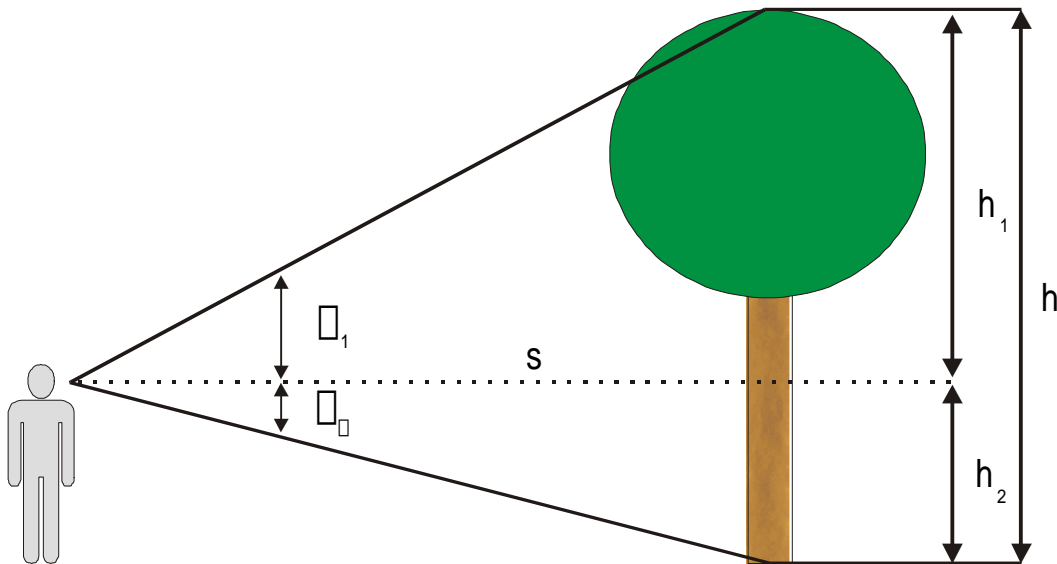


Abbildung 11. Trigonometrische Baumhöhenbestimmung: Die Augenhöhe ist höher als der Baumfußpunkt. Nach KRAMER & AKÇA (1987), verändert.

Beim SUUNTO-Höhenmesser kann das Produkt aus der horizontalen Entfernung s und $\tan \alpha$ direkt beim Anpeilen aus den den Meßdistanzen entsprechenden Skalen abgelesen werden.

Die horizontale Entfernung s wird nach dem Prinzip der optischen Distanzmessung in einem parallaktischen Dreieck ermittelt. Unter einer Parallaxe versteht man den Winkel, den zwei Geraden bilden, die von verschiedenen Standorten auf einen Punkt gerichtet sind.

Wird im Endpunkt einer Strecke AB ein Maßstab genau senkrecht zur Strecke aufgehalten, dann kann nach Messung des Winkels γ (Parallaxe) die Strecke s aus nachstehenden Beziehung abgeleitet werden (nach THEISSEN, unveröffentlicht):

$$s = \frac{h}{2} \cot \frac{\gamma}{2} \quad [24]$$

Nach Umformung erhält man die Höhe h :

$$h = 2 \frac{s}{\cot \frac{\gamma}{2}} \quad [25]$$

Der SUUNTO-Höhenmesser macht sich dieses Prinzip zunutze. Mit Hilfe des optischen Distanzmessers und einer am Baum angehängten bzw. angelehnten Meßlatte können feste Meßdistanzen, sog. Standlinien, von 15 m, 20 m, 30 m oder 40 m zum Baum gewählt werden. Dazu müssen die zwei im optischen Distanzmesser erscheinenden Bilder der Meßlatte durch Vor- oder Zurückgehen so gegeneinander verschoben werden, daß die Sichtmarke für die gewünschte Entfernung in dem einen Bild mit der Null-Marke des anderen Bildes zusammenfällt (KRAMER & AKÇA 1987).

2.5.2. Ermittlung der Bestandesgrundfläche

Zur Abschätzung der Transpiration eines ganzen Waldbestandes ist es notwendig, die an wenigen ausgewählten Probestämmen erhobenen Meßwerte auf den gesamten Bestand zu übertragen. Häufig wird hier die Bestandesgrundfläche eingesetzt. Die Bestandesgrundfläche (G_{ha}) ist die Querschnittsfläche der Bäume eines Bestandes in Brusthöhe (1,3 m) und gibt Auskunft über den bestockten Anteil an der Waldfläche und, bei Kenntnis der Baumhöhe, über den Holzvorrat.

Mittels der von BITTERLICH Ende der 40er Jahre eingeführten Winkelzählprobe ist es möglich, die Bestandesgrundfläche (früher Kreisfläche) je Hektar eines Waldes abzuschätzen (KRAMER & AKÇA 1987).

Die Messungen erfolgten mit einem Dendrometer nach KRAMER (Institut für Forsteinrichtung und Ertragskunde, Universität Göttingen) im Dezember 1998 an fünf Stellen im Lehrwald. Ein Dendrometer ist eine Metallplatte (Abmessungen ca. 5 · 10 cm) mit einem Spalt im oberen Viertel. An einem Band fester, vorgegebener Länge (50 cm) befestigt, wird das Gerät senkrecht vor das Auge gehalten. Der Betrachter dreht sich nun einmal im Kreis und zählt jeden Baum, dessen Brusthöhendurchmesser größer als die Skalierung (k) innerhalb des Spaltes ist. Jeder gezählte Baum im vollen Kreis (360°) entspricht einer Grundfläche von k Quadratmetern pro Hektar. Durch abschließende Multiplikation der Baumzahl (N) mit dem Skalierungsfaktor k (1, 2 oder 4) wurde die Grundfläche G_{ha} in $m^2 ha^{-1}$ errechnet (**Tabelle 3**). Die Messungen wurden Anfang Dezember 1998 an fünf Stellen im Lehrwald durchgeführt.

2.6. Bodenfeuchte

Ziel der Bodenfeuchtemessungen im Lehrwald war es, ein räumliches und zeitliches Wassergehaltsprofil zu erstellen. Hierzu wurden sog. TRIME-Rohrsonden (*time-domain reflectometry* mit intelligenten Mikromodul-Elementen, IMKO Mikromodultechnik GmbH, Ettlingen) eingesetzt (zum theoretischen Hintergrund der Bodenfeuchtemessung siehe Anhang). Diese standen erst im Sommer 1998 zur Verfügung, so daß leider nur

Meßwerte von Ende Juli bis Anfang Oktober vorliegen (28.7-5.10.98). Für die Messungen wird die Rohrsonde in ein Rohr aus Glasfaserkunststoff (GFK) eingeführt. Die Rohre wurden vor der Messung in den Boden installiert und erlauben eine kontinuierliche Beobachtung der Wassergehaltsänderungen. Das Gerät stand nur tageweise als Leihgabe des IWK (Institut für Wasserwirtschaft und Kulturtechnik) zur Verfügung, daher erfolgten die Messungen im wöchentlichen Rhythmus. Bei der Installation der GFK-Rohre wurde auf einen guten Kontakt mit dem Boden geachtet. Luftspalten zwischen Rohrwandung und Bodenmaterial können aufgrund der niedrigen Dielektrizitätszahl von Luft zu mitunter erheblichen Meßfehlern führen (abhängig vom Wassergehalt Unterschätzung um 1-2 Vol.-% (bei 5 Vol.-% Wassergehalt), bzw. um 5 Vol.-% (bei 25 Vol.-% Wassergehalt)). Eine Verdichtung kann umgekehrt zu einer Überschätzung des tatsächlichen Wassergehaltes führen. Um ein möglichst störungsfreies Einbringen der Rohre in den Boden zu gewährleisten, wurde deshalb ein Verfahren eingesetzt, bei dem das GFK-Rohr direkt mit der Bohrung installiert wird (FUNDINGER et al. 1995).

Die Rohrsonde mißt die horizontale Eindringtiefe des elektromagnetischen Feldes in den Boden. Die Eindringtiefe beträgt etwa 10 cm, wobei die höchste Empfindlichkeit unmittelbar an der Rohrwandung erreicht wird.

Am Standort Lehrwald wurden insgesamt drei GFK-Rohre installiert (**Abbildung 3**). Die Einbautiefe betrug für Rohr 1 74 cm, für Rohr 2 und 3 jeweils 96 cm. Die Länge der Rohrsonde betrug 20 cm, so daß für die Erstellung des Profils für das gesamte GFK-Rohr jeweils vier (Rohr 1) bzw. fünf (Rohr 2 und 3) Messungen nötig waren. Aufgrund des elliptischen Meßvolumens der Sonde wurde für jede der drei Meßwiederholungen die Sonde leicht gedreht.

2.7. Holzanatomische Untersuchungen

2.7.1. Bohrkernentnahme und Altersbestimmung

Die Bohrkernentnahme erfolgte mit einem SUUNTO-Zuwachsbohrer (Länge 40 cm, Innendurchmesser ca. 5 mm; Forstkultur Grube GmbH, Schlüchtern) Ende August 1998 im Lehrwald bzw. im Juni 1997 auf dem Universitätsgelände (**Tabelle 7**). Die Bohrlöcher wurden anschließend mit einem fungiziden Wundwachs verschlossen, um ein Eindringen von Schaderregern weitestgehend zu verhindern (Lac Balsam plus F, CELAFLOOR GmbH).

Bei der Bohrkernentnahme wurde nicht immer das Mark (das Zentrum) des Stammes getroffen. Die Zahl der fehlenden Jahrringe mußte daher aus dem Zuwachs der vorhergehenden Jahre abgeschätzt werden. Dies geschah durch Auflegen von konzentrischen Kreisen mit einem Kreisabstand entsprechend dem mittleren Zuwachs der vorhergehenden Jahre. Die jahresperiodische Ausbildung der Holzschichten ermöglicht es, das individuelle Alter eines Baumes durch Abzählen der Jahrringe in seinem unteren, d.h. älteren Stammbereich näherungsweise zu bestimmen (LIESE 1979). Zusätzlich zur möglichst exakten Bestimmung des Alters des Baumes im Zentrum des Stammes muß noch der Zeitraum, den ein Baum benötigt, um Brusthöhe zu erreichen, addiert werden. Er wurde von ZÖHRER (1980) auf einheitlich sieben Jahre festgesetzt (**Tabelle 4**). SPELSBERG

(1994) ermittelte für Fichte regressionsanalytisch einen linear gestaffelten Alterszuschlag für das Erreichen von 1.3 m Höhe (Brusthöhe), in Abhängigkeit von der Ertragsklasse. In zahlreichen Versuchen zum Höhenwachstum von Buchenprovenienzen zeigte sich jedoch eine vom Alter unabhängige starke Schwankung der Bestandesmittelhöhe (RZEZNIK & NEBE 1987), so daß der einheitliche Alterszuschlag nach ZÖHRER (1980) hier am sinnvollsten erschien.

Tabelle 7. Zeitpunkt und Ort der Bohrkernentnahme.

	Lehrwald				Universität
	Buche 1	Buche 2	Buche 3	Buche 4	Buche 5
Zeitpunkt	August 1998				Juni 1997
Entnahmehöhe (m)	0,35	0,33	0,31	0,29	1,30

2.7.2. Bestimmung des hydroaktiven Splintholzes

Zur Bestimmung des wasserleitenden Stammquerschnitts wurde ein von GRANIER et al. (1994) angewandtes Verfahren in veränderter Form eingesetzt. Der Farbstoff Phloxine B wurde wegen seiner im Vergleich zu Safranin oder basischem Fuchsin besseren Transportrate ausgewählt (COCHARD et al. 1997). Phloxine B (Sigma-Aldrich Chemie GmbH, Prod.-Nr. P-4030, Farbindex 45410) ist ein roter, anionischer Xanthen-Farbstoff in Pulverform. Er ist gut wasserlöslich (90 mg ml^{-1}) und besitzt Indikatoreigenschaften: bei pH 1,1 ist er farblos, bei pH 3,3 ist er purpur gefärbt.

Für das Experiment wurde an einem sonnigen Tag (= hohe Saftflußgeschwindigkeit) im August (25.08.98) mit einem Zuwachsbohrer ein Bohrkern im unteren Bereich des Stammes entnommen. Über dem anschließend freiliegenden Loch (Durchmesser 5 mm) im Stamm wurde ein abgeschrägtes Plexiglasrohr (Durchmesser 60 mm) mit Silikon fixiert und abgedichtet (chemisch neutrales Bau-Silikon). Das Plexiglasrohr wurde mit der Farblösung ($0,001 \text{ g g}^{-1}$ Phloxine B) gefüllt, bei absinkendem Pegelstand wurde mit der Lösung aufgefüllt. Nach 6 Stunden wurden in 10 und 40 cm Entfernung oberhalb der Injektionsstelle Bohrkern, zur Prüfung auf Verfärbung, entnommen. Vereinzelt wurde nach 24 Stunden ein weiterer Bohrkern in ca. 10 cm Entfernung entnommen.

2.7.3. Mikroskopische Untersuchung der Bohrkern

Die mikroskopische Untersuchung der Bohrkern erfolgte in Zusammenarbeit mit der AG Prof. Dr. H.-G. HEUMANN, Botanisches Institut I der Universität Karlsruhe. Zum Einsatz kam ein ZEISS Hellfeld- und Fluoreszenzmikroskop (Standard 18) (ZEISS, Oberkochen) mit einer Quecksilber-Hochdrucklampe (Osram, HBO 50W/AC). Ziel der mikroskopischen Untersuchung war die Bestimmung der Gefäßflächen in den einzelnen Jahrringen.

Aus den Querschnittsflächen der Xylemgefäße wurde unter Anwendung des Gesetzes von HAGEN-POISEUILLE die Leitfähigkeit einzelner Jahrringe ermittelt (engl. *hydraulic conductivity*) [$\text{m}^4 \text{Pa}^{-1} \text{s}^{-1}$] (ZIMMERMANN 1983, SCHULTE et al. 1989). Einige Autoren dividieren den Wert auch durch die Splintholzfläche (A_H) und erhalten dann die sog. „spezifische“ Leitfähigkeit k_s (engl. *specific conductivity*) [$\text{m}^4 \text{N}^{-1} \text{s}^{-1}$] (vgl. Gleichung 2) (HEINE 1971, TYREE & EWERS 1991):

$$k_s = \frac{A_G^2}{8 \cdot \eta \cdot \pi \cdot A_H} \quad [26]$$

- η = Viskosität (für reines Wasser bei 25 °C = $8,9 \cdot 10^{-4} \text{ Pa s}$; bei 20 °C = 10^{-3} Pa s)
[Pa s = N s m⁻²]
- A_G = Gefäßfläche [m²]
- A_H = Holzfläche [m²]
- π = Kreiskonstante 3,14

Bei der Durchmesserermittlung ist zu beachten, daß Gefäße meist nicht kreisrund sind sondern eher oval (siehe auch **Abbildung 58**). Aufgrund des großen Einflusses des Durchmessers wirken sich Meßfehler stark auf die ermittelte Leitfähigkeit aus. Es wird deshalb allgemein empfohlen, den Durchmesser an zwei Stellen zu messen (tangential und radial) und den Mittelwert in die Berechnung einzubeziehen. Eine Erhöhung der Genauigkeit wird durch die direkte Flächenbestimmung durch den Einsatz von Computerprogrammen (siehe unten) möglich. Mit der 4. Potenz des Radius wächst auch die Bedeutung der Gefäße für die hydraulische Leitfähigkeit. Wenige große Gefäße sind also in dieser Hinsicht effektiver als viele kleine Gefäße. Für die Untersuchung wurde deshalb jeweils ein Ausschnitt des Frühholzes, mit den größten Gefäßen eines jeden Jahrrings ausgesucht.

Die Mikroskopie wurde auf den von den Sensoren erfaßten Bereich des Splintholzes beschränkt. Nach Angaben von SACHSSE (1967) und ROMBERGER et al. (1993, S. 105) kann bei Buchen im tracheidalen Grundgewebe über die Jahrringgrenzen hinweg ein radialer Wassertransport stattfinden. Eine exakte Abgrenzung der von den Sensoren erfaßten Jahrringe ist deshalb nicht möglich. Aus diesem Grund wurde der untersuchte Bereich von 80 mm (Ende des letzten Sensors) auf 100 mm erweitert. Für jeden Baum wurden dann die Gefäßparameter jahrringweise an einem 100 mm langen Bohrkern erfaßt. Die Einteilung in Gefäßklassen erfolgte nach der Querschnittsfläche der Gefäßlumen (**Tabelle 8**). Als Untergrenze wurde eine Fläche von $250 \mu\text{m}^2$ angesehen (SASS & ECKSTEIN 1995), dies entspricht einem mittleren Gefäßdurchmesser von $16 \mu\text{m}$. In der Literatur wird dieser Wert meist als Untergrenze der Gefäße von *Fagus sylvatica* L. angegeben (z.B. BOSSHARD 1974b).

Tabelle 8. Einteilung der Gefäße in Klassen anhand ihrer Querschnittsfläche.

Gefäßklasse	Gefäßfläche (μm^2)
1	250-500
2	500-1000
3	1000-2500
4	2500-5000
5	5000-7500
6	7500-10000

Probenvorbereitung. In einem Vorversuch wurde ein luftgetrockneter Bohrkern mit einem portablen Bandschleifgerät abgeschliffen (Körnung: 240, 320, 400). Der anschließende Feinschliff erfolgte per Hand mit Schleifpapier der Körnung 600 und 1000. Als hinderlich bei der Auswertung dieses Ansatzes erwies sich der in die Gefäße eindringende Schleifstaub. Außerdem konnte nicht ausgeschlossen werden, daß die Gefäße durch das Schleifen in Mitleidenschaft gezogen wurden. Zur Vermeidung dieser Effekte wurden die Holzproben für die weiteren Untersuchungen in Harz eingebettet. Zum Einsatz kam das Einbettungsmedium nach SPURR (1969). Wesentlicher Vorteil dieses Mediums auf Epoxidharzbasis ist seine geringe Viskosität, so daß auch schwer infiltrierbare Proben vollständig eingebettet werden können.

Die einzelnen Komponenten sind (Angaben zur Mischung in **Tabelle 9**):

- ERL-4206 Vinylcyclohexendioxid $\text{C}_8\text{H}_{12}\text{O}_2$ (Serva, Art. 38216)
- DER-736 Diepoxid (Weichmacher) (Serva, Art. 18247)
- NBA Nonenylbernsteinsäure-anhydrid $\text{C}_{13}\text{H}_{20}\text{O}_3$ (Serva, Art. 30812)
- S-1 2-Dimethylaminoethanol $\text{C}_4\text{H}_{11}\text{NO}$ (Beschleuniger) (Serva, Art. 20130)

Tabelle 9. Epoxidharzmischung nach SPURR (1969). Angaben in Gewichtsteilen (g) für eine langsam aushärtende Mischung.

Komponente	Gewichtsteil (g)
ERL-4206	10
DER-736	4
NBA	26
S-1	0,2

Die trockenen Holzproben wurden bei ansteigender Harzkonzentration auf die Einbettung vorbereitet. Die Verdünnung erfolgte jeweils mit 1,2-Epoxypropan. Die Proben wurden vorher im Exsikkator entgast, da sonst keine gleichmäßige Infiltrierung erreicht werden konnte. Es wurde folgende Reihenfolge eingehalten:

1. Probe in Gefäß mit 2/3 A (1,2-Epoxypropan) und 1/3 B (Harz) geben,
2. Probe vorsichtig im Exsikkator entgasen,
3. Entgaste Probe in Mischung wie unter 1. geben und unter dem Abzug stehen lassen,
4. nach 24 h in 1/2 A + 1/2 B Mischung überführen,
5. nach 24 h in 1/4 A + 3/4 B Mischung überführen,
6. nach 24 h in 100% Harz überführen,
7. nach 24 h etwas Harz in Einbettungsform füllen, Probe hineinlegen und mit Harz auffüllen, anschließend 48 h bei 70 °C im Ofen aushärten lassen.

Die Einbettungsform wurde aus gießfähigem Silikon-Kautschuk (Roth, Art. 5985.2) hergestellt.

Nach erfolgreicher Einbettung wurden die Holzproben mit einem Bandschleifgerät (Tischgerät KS 100, Fa. Knuth) mit der Körnung 240 und 400 abgeschliffen. Der abschließende Feinschliff erfolgte per Hand (Körnung 600 und 1000).

Probenauswertung. Unter UV-Anregung zeigt das Lignin im Holz eine starke Blau-Fluoreszenz (ROST 1995). Zur Kontrasterhöhung der lignifizierten Zellwände wurde der Fluoreszenzfarbstoff Primulin eingesetzt (O'BRIEN & MCCULLY 1981). Das saure Thiazolderivat Primulin (Farbindex 49000) ist ein wasserlöslicher, gelber Farbstoff mit einem Fluoreszenzmaximum bei pH 7. Die Anregungswellenlänge ist 340 nm, die Emission erfolgt bei 425 nm. Die beobachtete Fluoreszenz ist blau (nach ROST 1995 entweder gelb oder blau). Die in Harz eingebetteten Holzproben wurden über Nacht in einer 0,5%igen wäßrigen Primulinlösung inkubiert. Für die Auflichtfluoreszenz-Mikroskopie wurde ein Hochleistungs-Breitbandfilter „UV-Violett“ (395-425 nm) eingesetzt: Bandpaßfilter 395-420 nm, Farbteiler 425 nm, Sperr- oder Langpaßfilter 450 nm. Von jedem Jahrring des untersuchten Bohrkernausschnitts der Lehrwald-Buchen wurden Fotografien der Frühholzregion mit einer Mikroskop-Aufsatzkamera M35 (ZEISS, Oberkochen) angefertigt. Die optimale Belichtungszeit wurde empirisch überprüft und über die integrierte halbautomatische Belichtungssteuerung eingestellt. Fotografiert wurde mit einem Farb-Diafilm AGFA RSX-200 bei einer Endvergrößerung von 15,75x.

Die entwickelten Diapositive wurden anschließend mit einem Diascanner (CanoScan 2700, Canon) digitalisiert. Die Bilder wurden im 24-bit Farbmodus bei einer Auflösung von 800 dpi eingescannt und im TIF-Format gespeichert. Die abschließende Bildanalyse und Auswertung erfolgte mit dem Programm analySIS, Version 2.1 (SIS, Münster).

Das Kriterium des Bildbearbeitungsprogramms für die Unterscheidung zwischen Gefäßlumina und umgebendem Holz ist der Farbkontrast zwischen beiden Bereichen. Bei exakt übereinstimmenden Kontrastwerten zwischen den farblich differenzierten Bereichen auf allen Bildern, d.h. in allen Jahrringen aller Bäume, wäre eine weitgehend automatische Bildauswertung möglich gewesen. Obwohl versucht wurde, alle Faktoren, wie Belichtung, Färbedauer etc. weitgehend konstant zu halten, mußten dennoch für fast alle Bilder die sog. Farbschwellenwerte „von Hand“ bestimmt werden. Für jedes Bild wurden die Farbunterschiede zwischen den Gefäßlumina und dem umgebenden Gewebe einzeln

bestimmt. Der mittlere Unterschied diene dem Programm anschließend als Grenzwert für die Gefäßerkennung und Messung der eingestellten Parameter im jeweiligen Bild.

2.8. Statistische Methoden

Grundlage der statistischen Testverfahren ist eine Aussage über die Qualität einer sog. Nullhypothese. Die Nullhypothese besagt, daß beide Stichproben aus der gleichen Grundgesamtheit stammen, d.h., daß die Abweichungen vom Mittelwert zufälliger Natur sind. Die Alternative lautet dagegen, daß beide Stichproben aus verschiedenen Grundgesamtheiten stammen und die Abweichungen vom Mittelwert nicht zufälliger Natur sind. Die Wahrscheinlichkeit, die Nullhypothese zu verwerfen, obwohl sie richtig ist, ist gleich p und wird auch als „Fehler erster Art“ bezeichnet. Ist p beispielsweise gleich 0,05, dann irrt man sich mit 5%iger Wahrscheinlichkeit, wenn man die Nullhypothese verwirft. Im Umkehrschluß kann die Alternativhypothese mit 95%iger Sicherheit abgelehnt werden. Die Wahrscheinlichkeit p wird deshalb auch als Irrtumswahrscheinlichkeit bezeichnet. Im allgemeinen wird p in Form eines Signifikanzniveaus angegeben (**Tabelle 10**).

Tabelle 10. Bedeutungen und Symbole der Signifikanzniveaus.

Signifikanzniveau	Bedeutung	Symbol
$p > 0,05$	nicht signifikant	ns
$p \leq 0,05$	signifikant	*
$p \leq 0,01$	sehr signifikant	**
$p \leq 0,001$	höchst signifikant	***

Die statistische Absicherung der Unterschiede zwischen den Saftflußmeßwerten eines Baumes ist besonders wichtig. Bei einer nicht ausreichenden Trennung zwischen den benachbarten Splintholzbereichen können auch keine spezifischen Aussagen für einen individuellen Splintbereich getroffen werden. Sämtliche Berechnungen wurden mit dem Statistik-Programm-Paket SPSS 7.5 (Student Version) für Windows durchgeführt (SPSS Inc., Chicago, USA).

2.8.1. Korrelationsanalyse: Entdeckung von Strukturen

Die Korrelationsanalyse liefert, im Gegensatz zur Regressionsanalyse, Maßgrößen dafür, ob überhaupt ein Zusammenhang zwischen zwei Variablen gegeben ist. Sie gehört damit zu den Strukturen-entdeckenden Verfahren, deren primäres Ziel die Entdeckung von Zusammenhängen zwischen Variablen oder Objekten ist (BACKHAUS et al. 1994).

Da der Anwender zu Beginn der Analyse noch keine Vorstellungen über die Beziehungen zwischen den Variablen hat, erfolgt auch keine Trennung zwischen abhängiger und unabhängiger Variable (BACKHAUS et al. 1994).

Mit einem Korrelationstest wird die Stärke und die Richtung eines Zusammenhanges zwischen zwei Variablen geprüft. Der Korrelationskoeffizient r quantifiziert die Stärke (0 bis 1) und die Richtung (positiv oder negativ) des Zusammenhanges auf einem bestimmten Signifikanzniveau (BACKHAUS et al. 1994).

2.8.2. Regressionsanalyse: Prüfung von Strukturen

Die Regressionsanalyse gehört zu den Strukturen-prüfenden Verfahren, deren primäres Ziel die Überprüfung von Zusammenhängen zwischen Variablen (Kausalanalyse) ist (BACKHAUS et al. 1994). Diese Zusammenhänge basieren auf sachlogischen oder theoretischen Überlegungen und müssen vor der Analyse aufgedeckt werden. Die Regressionsanalyse unterstellt eine eindeutige, nicht umkehrbare Richtung des Zusammenhanges zwischen der abhängigen (oder erklärten oder x) und einer oder mehrerer unabhängiger (oder erklärenden oder y) Variablen. Die Variablen müssen metrisch skaliert sein (BACKHAUS et al. 1994).

Eine Maßzahl zur Beurteilung der durch die Regressionsanalyse ermittelten Schätzfunktion ist das Bestimmtheitsmaß (r^2). Das Bestimmtheitsmaß trifft eine Aussage darüber, wieviel Restschwankung übriggeblieben ist. Mit wachsendem Anteil, der durch die unabhängige Variable erklärten Abweichung, sinkt der Anteil der Restschwankung (BACKHAUS et al. 1994). Nach BACKHAUS et al. (1994) gilt die Beziehung:

$$\text{Gesamtabweichung} = \text{Erklärte Abweichung} + \text{Residuen}$$

Unter Residuen versteht man die nicht durch die unabhängige Variable erklärte Abweichung des Beobachtungswertes von dem entsprechenden Schätzwert (BACKHAUS et al. 1994). Das Bestimmtheitsmaß r^2 ist definiert als Anteil der erklärten Streuung an der Gesamtstreuung. Wird die gesamte Streuung erklärt, ist das Bestimmtheitsmaß gleich 1.

$$r^2 = 1 - \frac{\text{nicht erklärte Streuung}}{\text{Gesamtstreuung}} \quad \text{oder} \quad = \frac{\text{erklärte Streuung}}{\text{Gesamtstreuung}}$$

r = Korrelationskoeffizient zwischen beobachteten und geschätzten y -Werten. Bei multipler Regression gleich dem multiplen Korrelationskoeffizienten.

Der vorliegende Datensatz der Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit wurde einer schrittweisen Regressionsanalyse unterzogen (NIEDERHOFER 1991). Im ersten Schritt dieser Art der Regressionsanalyse findet eine Regression mit der Einflußgröße (unabhängige Variable) statt, die die höchste absolute Korrelation mit der gemessenen Saftflußgeschwindigkeit (abhängige Variable) aufweist. In den weiteren Schritten wird dann jeweils die Größe mit der höchsten partiellen Korrelation ausgewählt und in die Gleichung miteinbezogen. Aus der Rangfolge der einbezogenen Variablen läßt sich anschließend ihre statistische Bedeutung erkennen (NIEDERHOFER 1991). Der multiple Korrelationskoeffizient (r) zeigt den Zusammenhang zwischen den unabhängigen Variablen in der Gleichung und der abhängigen Variablen.

Das lineare Regressionsmodell wird mit der Vorgabe aufgestellt, daß die Regressoren nicht vollständig linear voneinander abhängig sind. Ein gewisser Grad an linearer Abhängigkeit (Multikollinearität) besteht jedoch bei empirischen Daten immer (BACKHAUS et al. 1994).

Das bedeutet, daß ein Regressor sich durch Linearkombination der anderen unabhängigen Variablen erzeugen läßt (NIEDERHOFER 1991). Eine Folge der wachsenden Multikollinearität ist die zunehmende Unzuverlässigkeit der Schätzungen der Regressionskoeffizienten. Bei einer hohen Multikollinearität kann es demnach vorkommen, daß das Bestimmtheitsmaß der Regressionsfunktion signifikant ist, obwohl alle Koeffizienten der Funktion nicht signifikant sind (BACKHAUS et al. 1994). Einen Anhaltspunkt zur Abschätzung des Ausmaßes der Multikollinearität liefert die Korrelationsmatrix. Dort werden alle Korrelationen zwischen den unabhängigen Variablen getestet. Bei hohen Korrelationskoeffizienten (nahe |1|) besteht nach BACKHAUS et al. (1994) die Gefahr einer ernsthaften Multikollinearität. In der vorliegenden Untersuchung war eine Multikollinearität zwischen einem Teil der Klimavariablen zu erwarten.

2.8.3. Varianzanalyse

Die Varianzanalyse ist, wie die Regressionsanalyse, ein Strukturen-prüfendes Verfahren (BACKHAUS et al. 1994). Sie untersucht die Wirkung einer (oder mehrerer) unabhängigen Variablen auf eine (oder mehrere) abhängige Variable(n). Zugrunde liegt immer eine Vermutung (Hypothese) über die Wirkungsrichtung der Variablen. Die theoretische Frage, die durch die Varianzanalyse beantwortet werden soll, darf sich nicht erst aus den Daten ergeben. Von der Qualität dieser Hypothese hängt es ab, ob neben der statistischen Signifikanz des Ergebnisses auch eine inhaltlich relevante Aussage formuliert werden kann (BACKHAUS et al. 1994).

Der hier angewandte FRIEDMAN-Test ähnelt einer einfachen Varianzanalyse (Oneway ANOVA, *analysis of variance*) mit Wiederholungen (SACHS 1997). Er gehört zu den Homogenitätstests. Der FRIEDMAN-Test ist anzuwenden bei mehr als zwei Variablen (bis zu zwei Variablen ist der WILCOXON-Test vorzuziehen). Dieser Test ist ein parameterfreies, also verteilungsunabhängiges Prüfverfahren für ordinalskalierte, stetige Zufallsvariablen. Er dient dem Vergleich mehrerer verbundener Stichproben von Meßwerten hinsichtlich ihrer zentralen Tendenz. Zwei Stichproben heißen verbunden, wenn je eine Beobachtung der einen Stichprobe genau einer Beobachtung der anderen Stichprobe entspricht, d.h. wenn paarige Beobachtungen vorliegen. Entweder weil es besonders ähnliche Untersuchungseinheiten sind oder wenn dieselben Untersuchungseinheiten vorliegen. SACHS (1997) nennt als Beispiel das linke und rechte Vorderrad desselben Wagens oder, übertragen auf die Saftflußmessungen, der innere und äußere Bereich des Splintholzes desselben Baumes. Bei unabhängigen Stichproben kommt als parameterfreier Test der H-Test von KRUSKAL und WALLIS in Frage. Da der FRIEDMAN-Test zu den Rangtests gehört, werden zur statistischen Überprüfung nicht die Meßwerte selbst, sondern die den Meßwerten der Stichproben zugeordneten geordneten Rangwerte miteinander verglichen.

Kriterium für die Annahme der Nullhypothese ist der Chi-Quadrat Wert. Übersteigt diese Testgröße jeweils deutlich den tabellierten Grenzwert, kann die Nullhypothese H_0 abgelehnt werden. Die Meßwertreihen (Stichproben) stammen dann nicht aus einer Grundgesamtheit. Entsprechend der Irrtumswahrscheinlichkeit p (siehe oben) können dann die festgestellten Unterschiede als nicht zufällig bewertet werden.

3. ERGEBNISSE

3.1. Saftflußgeschwindigkeit in der Vegetationsperiode

Die mittlere, gewichtete Saftflußgeschwindigkeit (v') wird dargestellt als Tagesmittel der vier untersuchten Buchen im Lehrwald (**Abbildung 12**). Im Verlauf der Vegetationsperiode von Anfang Mai bis Ende September ($n = 140$ Tage) zeigt die v' starke Schwankungen im Tagesmittel von Werten nahe Null bis $0,34 \text{ dm h}^{-1}$ (**Tabelle 11**). Die Maximalwerte und die Mittelwerte jedes einzelnen Splintholzbereichs der Bäume beider Standorte sind in **Tabelle 12** zusammengefaßt. Der höchste Tagesmittelwert wurde bei den Buchen #1-3 im jüngsten Splintholzbereich (0-20 mm Entfernung vom Kambium) gemessen. Bei Buche #4 lag das Maximum deutlich niedriger und wurde in 20-40 mm Entfernung vom Kambium beobachtet. Dieser Baum zeigte auch, neben der freistehenden Buche #5, die geringsten Unterschiede zwischen den Splintbereichen. Die maximale v von Buche #5 lag in allen Splintholzbereichen deutlich über den im Lehrwald gemessenen Maximalwerten. Das absolute Maximum wurde bei Buche #5 in 40-60 mm Entfernung vom Kambium gemessen. Der Verlauf der Saftflußgeschwindigkeit der Buchen im Lehrwald ist in allen vier Fällen im gesamten Untersuchungszeitraum nahezu parallel. Bis Ende Juli weicht vor allem Baum #1 in der Höhe der Saftflußgeschwindigkeit von den anderen Bäumen ab. Ab Anfang August ist die Streuung zwischen allen Bäumen um 40% größer (bis 2.8.98 $0,12 \text{ dm h}^{-1}$, ab 3.8.98 $0,17 \text{ dm h}^{-1}$).

Tabelle 11. Tagesmittel der mittleren, gewichteten Saftflußgeschwindigkeit v' (dm h^{-1}) aller untersuchten Bäume der beiden Standorte für den gesamten Untersuchungszeitraum 1998.

	Lehrwald				Universität
	#1	#2	#3	#4	#5
Mittelwert (dm h^{-1})	0,09	0,19	0,18	0,16	0,23
Standardabweichung (dm h^{-1})	0,05	0,08	0,08	0,07	0,14
Variationskoeffizient	0,05	0,04	0,04	0,04	0,06
Maximum (dm h^{-1})	0,22	0,34	0,34	0,31	0,42
Minimum (dm h^{-1})	0,01	0,00	0,00	0,00	0,07

Tabelle 12. Saftflußgeschwindigkeit v (dm h^{-1}) aller untersuchten Bäume der beiden Standorte für die Vegetationsperiode 1998. Angegeben sind das Tagesmittel (me) mit Standardabweichung (sd) und der Maximalwert (max) der Sensoren in den jeweils vier Splintholztiefen. Für Baum #5 sind zusätzlich die Werte für 1997 angegeben (in Klammern).

Baum	Splinttiefe (mm)	v (dm h^{-1})		
		me	sd	max
#1	20	0,41	0,48	2,02
	40	0,21	0,26	1,72
	60	0,04	0,05	0,48
	80	0,19	0,22	1,02
#2	20	0,52	0,55	1,94
	40	0,33	0,38	1,29
	60	0,25	0,27	1,03
	80	0,21	0,23	0,89
#3	20	0,36	0,43	1,91
	40	0,42	0,51	1,30
	60	0,36	0,36	1,45
	80	0,07	0,08	0,59
#4	20	0,37	0,37	1,33
	40	0,36	0,38	1,48
	60	0,32	0,31	1,27
	80	0,27	0,27	1,35
#5	20	0,52 (0,30)	0,63 (0,46)	2,50 (2,52)
	40	0,63 (0,44)	0,74 (0,56)	2,84 (2,67)
	60	0,60 (0,35)	0,75 (0,47)	2,94 (2,73)
	80	0,43 (0,20)	0,50 (0,29)	2,38 (2,16)

3.1.1. Standortvergleich Lehrwald - Universitätsgelände

Die Standorte Lehrwald und Universität weisen einen weitgehend übereinstimmenden Verlauf der Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit auf. Die **Abbildung 12** zeigt die Saftflußgeschwindigkeit gemessen am Standort Lehrwald. Dargestellt ist das Mittel der vier untersuchten Buchen (#1-4) im Vergleich mit der freistehenden Buche des Universitätsstandortes (#5). Aufgrund des nahezu identischen Verhaltens der Saftflußgeschwindigkeit der vier Buchen im Lehrwald wurden die Werte der Einzelbäume gemittelt und mit dem Verhalten der Saftflußgeschwindigkeit der Universitätsbuche verglichen (**Abbildung 13**). Die freistehende Buche #5 zeigt im gesamten Beobachtungszeitraum deutlich höhere Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit als das Standortmittel im Lehrwald (und auch als die Einzelbäume) (**Tabelle 11**). Dennoch stimmt auch beim standortübergreifenden Vergleich der Kurvenverlauf weitgehend überein. Besonders im Lehrwald wird ein jahreszeitlicher Trend hin zu niedrigeren Saftflußgeschwindigkeiten ab Mitte Juni ersichtlich. Bei Buche #5 ist dies nicht so ausgeprägt.

3.1.2. Vergleich der Monatsmittelwerte

Einen deutlicheren Hinweis auf die gleichgerichtete Verhaltensweise der Saftflußgeschwindigkeit der Bäume im Lehrwald zeigt der Vergleich der Monatsmittelwerte (**Abbildung 14**). Sowohl im Lehrwald als auch auf dem Universitätsgelände in Karlsruhe ist eine eindeutige Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im Spätsommer/ Herbst 1998 zu erkennen. Im Einzelvergleich zeigen die Bäume zwar unterschiedliche Monatsmittel, der Jahresverlauf ist jedoch ähnlich bis gleich. Deutlich geringere Werte als bei den anderen Buchen wurden bei Baum #1 im Juni und Juli gemessen.

Auf Basis der Monatsmittelwerte kann auch ein Vergleich der beiden Standorte erfolgen. In der gesamten Vegetationsperiode konnten bei der freistehenden Buche #5 im Monatsmittel höhere Saftflußgeschwindigkeiten als bei den Lehrwald-Buchen beobachtet werden (**Abbildung 15**). Dies gilt sowohl für das Standortmittel als auch für die Werte der Einzelbäume. Bei Buche #5 ist ein starker Anstieg der Saftflußgeschwindigkeit von April bis Mai um 83% mit der Ausbildung der Beblätterung festzustellen. Im Lehrwald ist in den ersten Tagen im Mai ebenfalls ein starker Anstieg zu erkennen.

Bei allen Bäumen wurden die höchsten Tagesmittelwerte nicht im Hochsommer sondern im Frühling gemessen: im Juni bei Baum #2, #3 und #5; im Mai bei Baum #1 und #4. Die Unterschiede zwischen den Monaten Mai und Juni waren aber im Vergleich zu den anderen Monaten bei allen Bäumen nur gering (**Abbildung 12**, **Abbildung 14**, **Abbildung 15**).

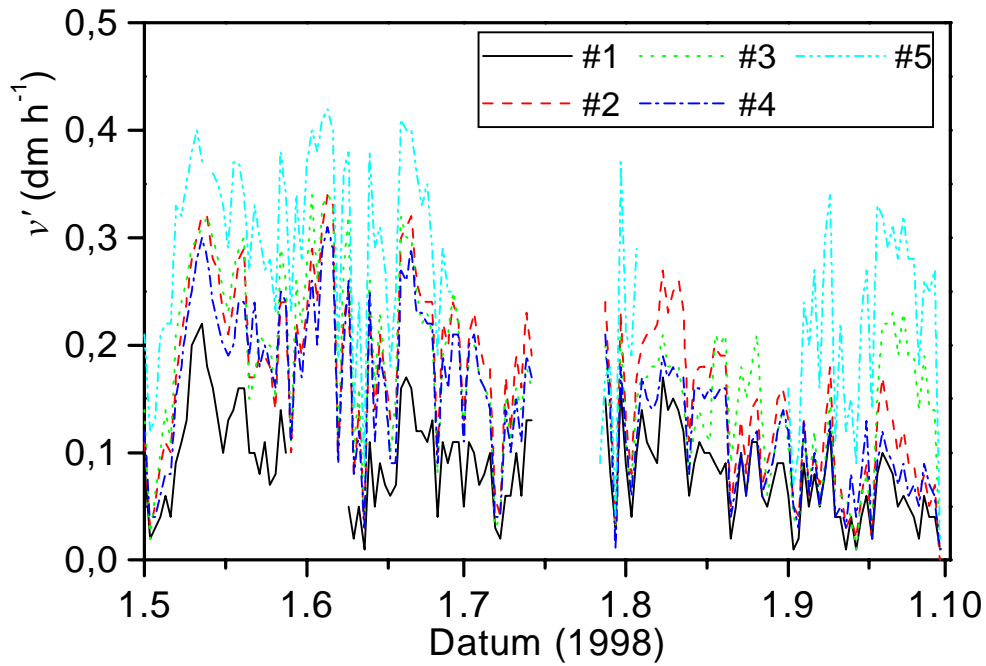


Abbildung 12. Tagesmittelwerte der mittleren, gewichteten Saftflußgeschwindigkeit der Lehrwald-Buchen (#1-4) und der Universitätsbuche (#5) im Untersuchungszeitraum Mai-September 1998. Alle untersuchten Buchen zeigten im Verlauf des Jahres einen ähnlichen Kurvenverlauf.

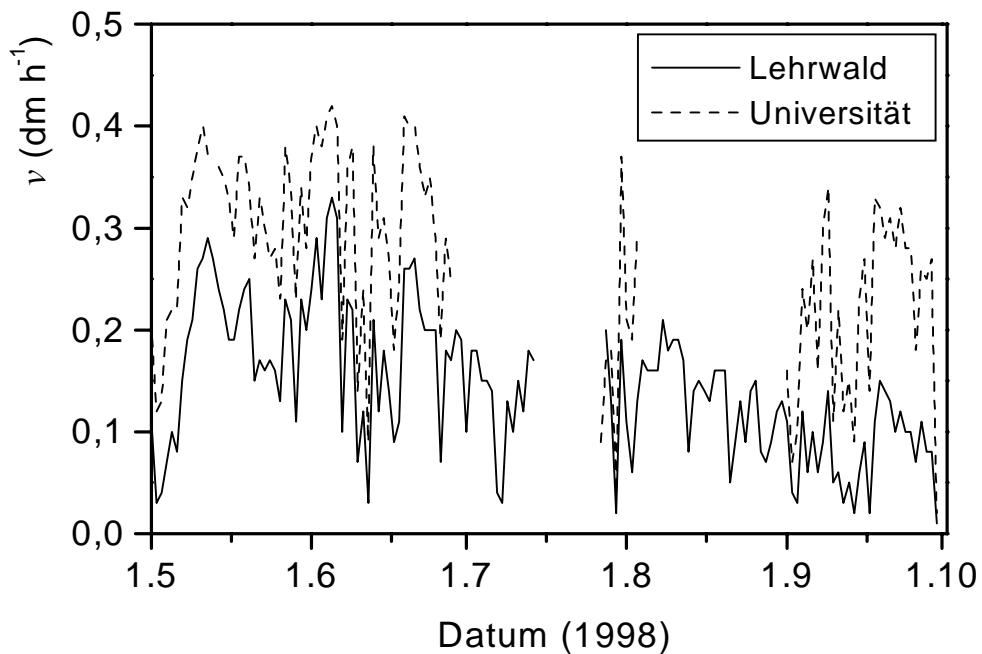


Abbildung 13. Tagesmittelwerte der mittleren, gewichteten Saftflußgeschwindigkeit der vier Lehrwald-Buchen (Standortmittel) und der Universitätsbuche im Untersuchungszeitraum Mai-September 1998. Die Lücken im Kurvenverlauf im Juli sind durch eine vorübergehende Messung des natürlichen Temperaturgradienten im Stamm der Bäume bedingt. Die August-Werte für Buche #5 (Universität) sind durch einen technischen Defekt verloren gegangen.

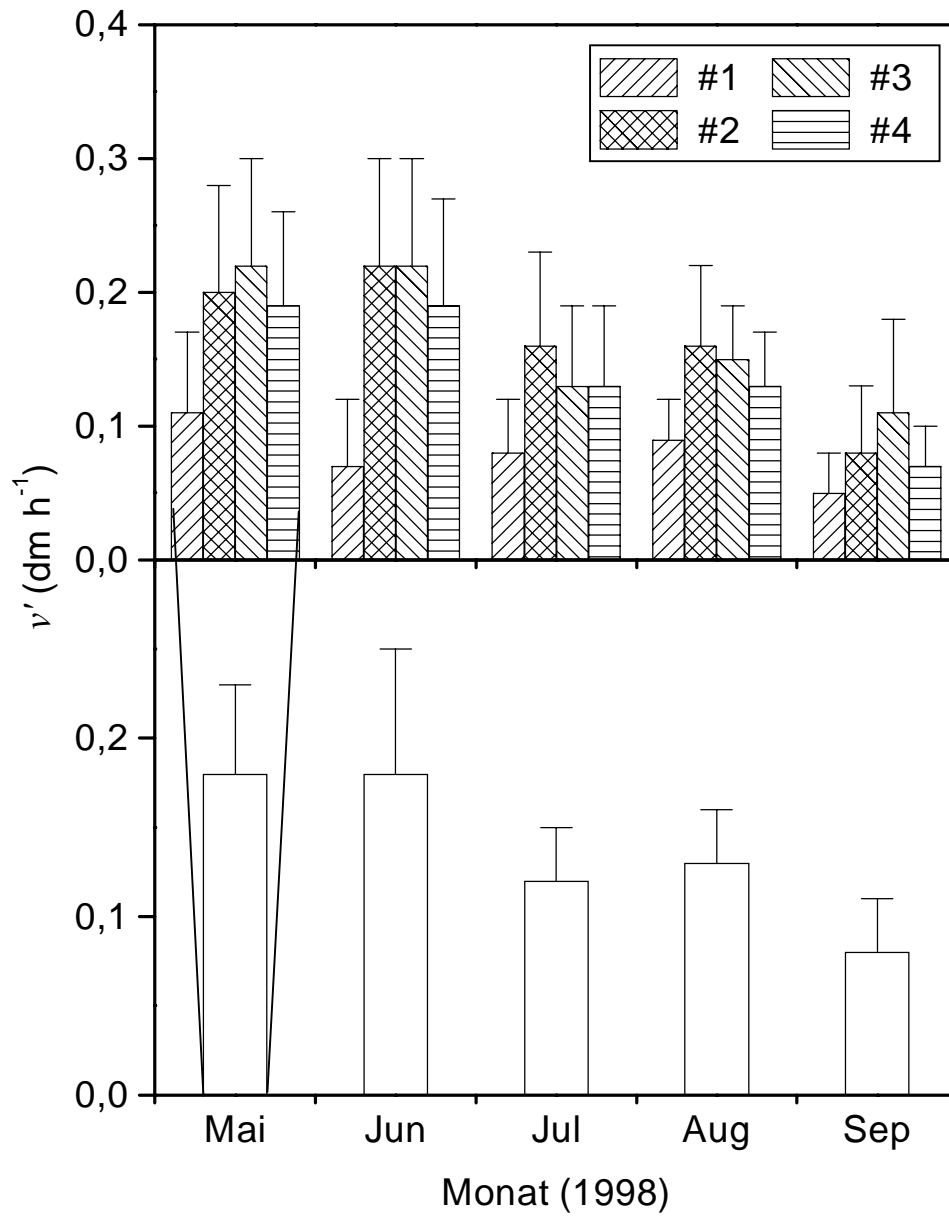


Abbildung 14. Das Standortmittel der mittleren, gewichteten Saftflußgeschwindigkeit, hier dargestellt als Monatsmittel (\square sd) der Lehrwald-Buchen (#1-4).

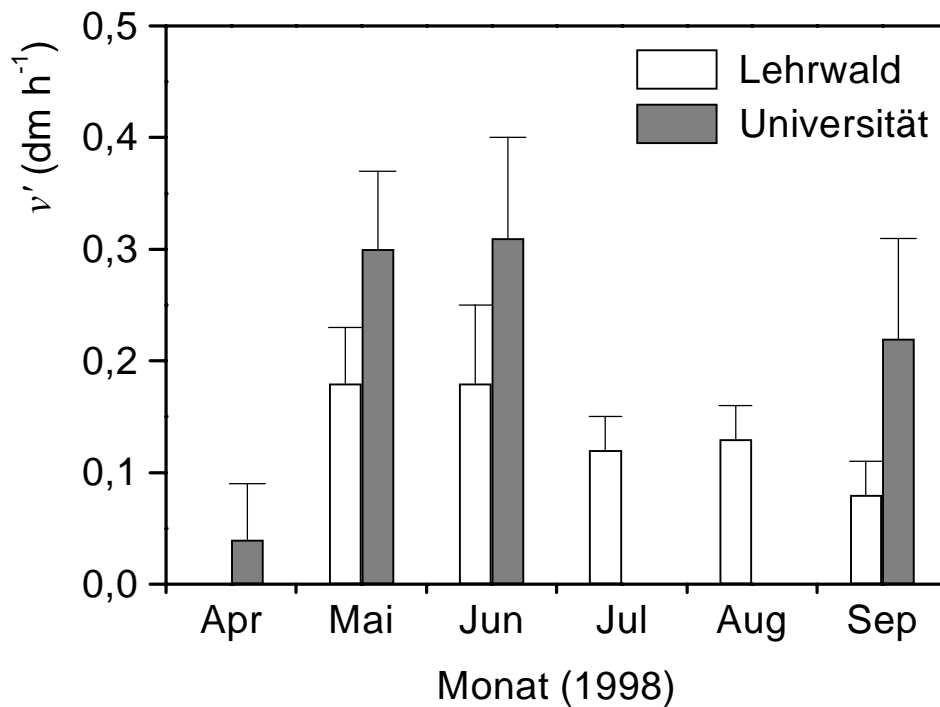


Abbildung 15. Das Standortmittel der mittleren, gewichteten Saftflußgeschwindigkeit, hier dargestellt als Monatsmittel (\square sd) der beiden Standorte. Die Universitätsbuche übertrifft in der v die Lehrwaldbuchen zu jeder Jahreszeit. Für April liegen keine Meßwerte aus dem Lehrwald vor. Die Juli und August Werte der Universität sind durch einen technischen Defekt verloren gegangen.

3.2. Saftflußgeschwindigkeit im Tagesverlauf

3.2.1. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der einzelnen Bäume

Für die Erstellung eines mittleren Tagesgangs der Saftflußgeschwindigkeit in den verschiedenen Splintholzbereichen wurden mittels einer sog. Pivot-Tabelle (Microsoft Excel 97) sämtliche 1/2 stündlichen Meßwerte entsprechend der Tageszeit gemittelt. Für jede der Meßeinheiten (vier je Baum) wurde ein aus 48 Datenpunkten bestehender Tagesgang gebildet. Jeder Datenpunkt besteht wiederum aus 140 zur jeweils gleichen Tageszeit ermittelten Meßwerten, entsprechend der Zahl der vollständigen Saftflußtagesgänge.

In allen Fällen wurde die maximale Saftflußgeschwindigkeit im äußersten, jüngsten Splintholzbereich (0-20 mm Entfernung vom Kambium) gemessen (**Abbildung 16**). Die Form des Tagesverlaufs, mit dem morgendlichen Anstieg der Transpirationsrate gegen 6:00 Uhr GMT und dem abendlichen Absinken gegen 20:00 Uhr GMT, ist bei allen Bäumen des Standorts gleich. Die Zu- bzw. Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im älteren Splint ist insgesamt etwas weniger steil als in den äußeren 20 mm des Splintholzes.

Nachts sind kaum Unterschiede im Stamm zu erkennen. Bei Baum #4 unterscheiden sich v_{20} und v_{40} kaum. Hinsichtlich der geringen stamminternen Unterschiede gleicht dieser Baum dem Baum #5 (**Abbildung 18**). Bei Buche #1 und #2 ist v_{20} deutlich größer als in den anderen Splintholzbereichen. Auffällig an Buche #1 ist noch ein anderer Punkt. Und zwar weicht hier v_{40} stark negativ von den anderen Bereichen ab. Die Saftflußgeschwindigkeit in diesem Bereich ist wesentlich niedriger als im jüngeren und im älteren Splintholz (**Abbildung 16**).

Die Saftflußgeschwindigkeiten innerhalb der Splintbereiche eines Baumes unterscheiden sich höchst signifikant voneinander (**Tabelle 13**). Gleichzeitig wurden die jeweils übereinstimmenden Splintbereiche (z.B. alle in 0-20 mm inserierten Sensoren) zwischen den Bäumen des Lehrwaldes auf Unterschiede überprüft. Auch hier waren die Unterschiede höchst signifikant (**Tabelle 14**). Die signifikanten Unterschiede gestatteten es, die Splintbereiche als unabhängig voneinander zu betrachten. Dies war eine wichtige Voraussetzung für das weitere Vorgehen: Eine abschnittsweise Betrachtung der einzelnen Splintholzbereiche konnte nur bei voneinander unabhängigen Meßwerten erfolgen.

Tabelle 13. Ergebnis des FRIEDMAN-Tests auf Rangunterschiede in der v zwischen den verschiedenen Splintbereichen jeweils eines Baumes ($p < 0,001$) (**Spalten**). Die Zahlenwerte sind ein relatives Maß für die Höhe der v . Sie geben den mittleren Rang der v innerhalb des Baumes an. Der höchste Rang ist gleich der Anzahl der verglichenen Datenreihen (hier: mittlere Tagesgänge im Zeitraum Mai-September 1998) mit jeweils $n = 48$.

Splintbereich (mm)	Lehrwald				Universität
	#1	#2	#3	#4	#5
0-20	4,00	3,95	2,66	2,98	2,08
20-40	2,72	3,01	2,70	3,42	3,44
40-60	1,18	1,99	3,51	2,39	2,58
60-80	2,10	1,05	1,14	1,22	1,90

Tabelle 14. Ergebnis des FRIEDMAN-Tests auf Rangunterschiede in der v zwischen äquivalenten Splintbereichen der Bäume am Standort Lehrwald ($p < 0,001$) (**Zeilen**). Die Zahlenwerte sind ein relatives Maß für die Höhe der v . Sie geben den mittleren Rang der v zwischen den Bäumen an. Der höchste Rang ist gleich der Anzahl der verglichenen Datenreihen (hier: mittlere Tagesgänge im Zeitraum Mai-September 1998) mit jeweils $n = 48$.

Splintbereich (mm)	#1	#2	#3	#4
0-20	1,97	3,65	2,25	2,14
20-40	1,05	2,32	3,22	3,41
40-60	1,05	2,04	3,79	3,11
60-80	1,91	2,54	1,74	3,81

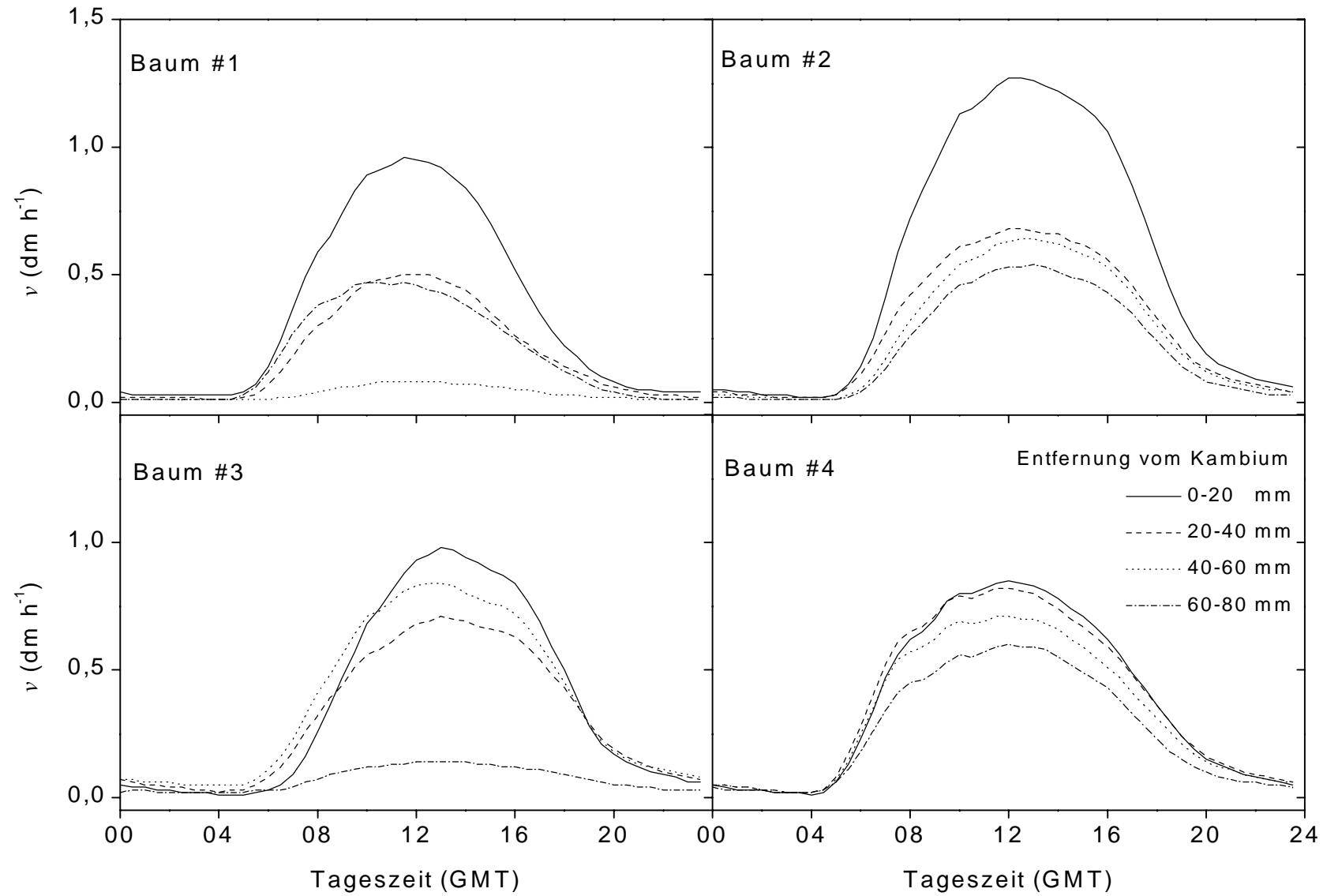


Abbildung 16. Diurnaler Verlauf der Saftflußgeschwindigkeit v der vier untersuchten Buchen (#1-4) im Lehrwald im Tagesmittel (Mai-September 1998).

3.2.2. Mittlerer Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der Standorte

In **Abbildung 17** ist der mittlere Tagesgang für alle Lehrwald-Buchen dargestellt. Zur Erstellung des Standortmittels wurden die Tagesgänge der Einzelbäume gemittelt. Im Standortmittel nimmt die Saftflußgeschwindigkeit deutlich vom jüngeren zum älteren Teil des Stammes ab. Die Unterschiede zwischen den Splintbereichen sind auch hier höchst signifikant (**Tabelle 15**).

Die Saftflußgeschwindigkeit in 0-20 mm Entfernung vom Kambium ist deutlich höher als in den weiter innen liegenden Bereichen des Stammes. Die Abnahme von v_{20} bis v_{80} beträgt im Mittel aller Bäume im Lehrwald 56%. Zwischen den einzelnen Bäumen variiert sie zwischen 27 und 81%. Bei Buche #5 beträgt die Abnahme 17% (1998) bzw. 33% (1997) (**Tabelle 12**).

Im Verlauf des Tagesgangs gleicht die freistehende Buche #5 am Standort Universität (**Abbildung 18**) den Bäumen des Lehrwaldes. Die Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit mit der Entfernung vom Kambium weicht jedoch stark von der im Lehrwald beobachteten Struktur ab. In 0-20 mm Entfernung vom Kambium ist die Saftflußgeschwindigkeit niedriger als in den beiden weiter innen liegenden Meßintervallen des Stammes (20-40 und 40-60 mm). Die v_{80} ist im Tagesmittel nur 17% niedriger als v_{20} aber 32% niedriger als v_{40} . Die Saftflußgeschwindigkeit im kambiumnahen Bereich (v_{20}) ist 17% niedriger als v_{40} . Selbst v_{60} liegt im Tagesmittel noch 13% über v_{20} . Die Saftflußgeschwindigkeit der Buche #5 ist im Tagesmittel höher als im Lehrwald. Dies gilt für fast alle untersuchten Splintholzintervalle. Nur das v_{80} Maximum für Buche #5 liegt unter dem v_{20} Maximalwert (gleich absolutes Maximum) für den Lehrwald. Sonst übertreffen die Werte der freistehenden Buche #5 sämtliche im Lehrwald erzielten Maximalwerte der Tagesmittel (**Abbildung 17, Abbildung 18**).

Tabelle 15. Ergebnis des FRIEDMAN-Tests auf Rangunterschiede in der v zwischen den verschiedenen Splintbereichen des Standortmittels ($p < 0,001$) (**Spalten**). Die Zahlenwerte sind ein relatives Maß für die Höhe der v . Sie geben den mittleren Rang der v innerhalb des/der Baumes/Bäume an. Der höchste Rang ist gleich der Anzahl der verglichenen Datenreihen (hier: mittlere Tagesgänge im Zeitraum Mai-September 1998) mit jeweils $n = 48$.

Splintbereich (mm)	Lehrwald #1 – 4	Universität #5
0-20	3,69	2,08
20-40	2,97	3,44
40-60	2,26	2,58
60-80	1,08	1,90

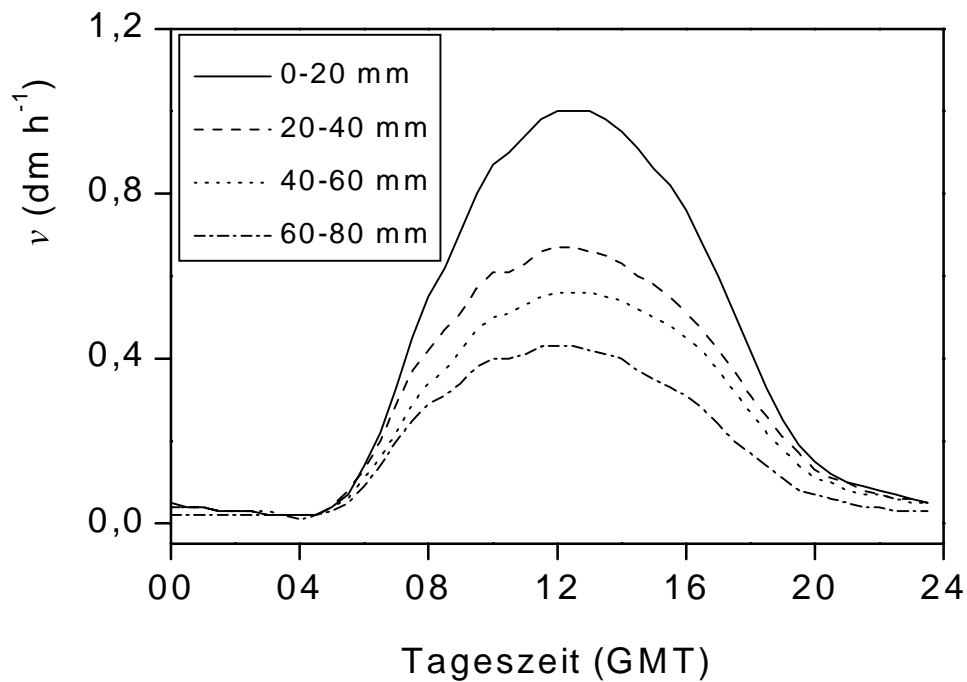


Abbildung 17. Mittlerer Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit für den Standort Lehrwald (Buche #1-4) in verschiedenen Splintholzbereichen im Zeitraum Mai bis Ende September 1998 (n = 140 Tage).

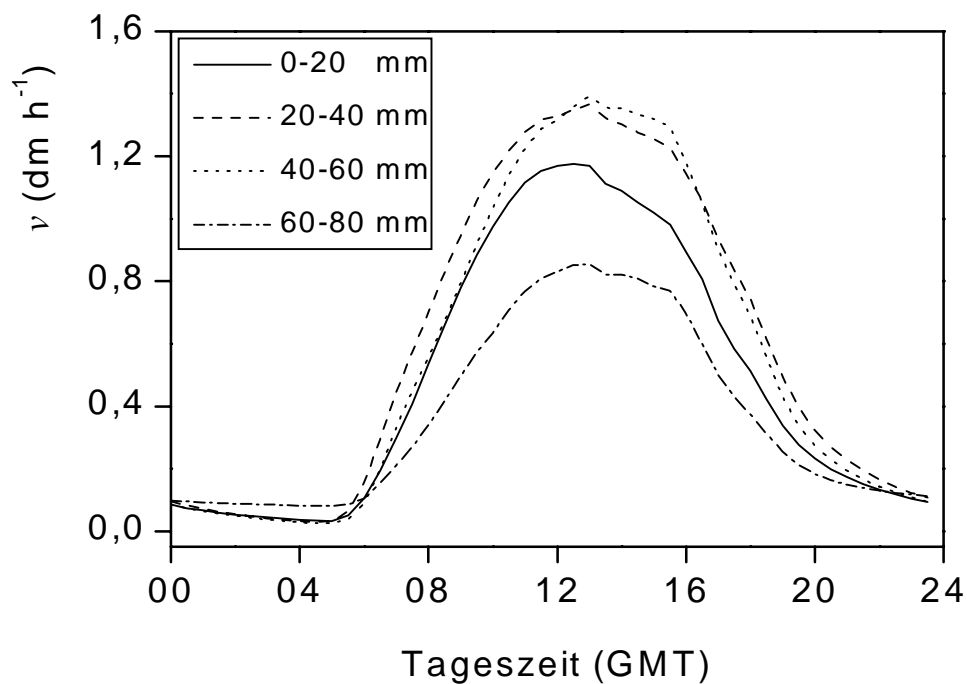


Abbildung 18. Mittlerer Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit für den Standort Universität (Buche #5) in verschiedenen Splintholzbereichen im Zeitraum Mai bis Ende September 1998 (n = 121 Tage).

3.2.3. Ermittlung der Bezugsfläche für den Saftfluß

Die Färbung des wasserleitenden Splintholzes mit einem im Transpirationsstrom transportierten Farbstoff (Phloxine B) erfolgte an den vier Buchen im Lehrwald Ende August 1998. Die Kenntnis des hydroaktiven Splintholzes wird für die Bestimmung des Saftflußvolumens benötigt. Sechs Stunden nach der Injektion des Farbstoffes wurde ca. 40 cm senkrecht oberhalb der Einfüllstelle ein Bohrkern entnommen. Der Bohrkern zeigte keine Färbung. Selbst bei Bohrung nur 10 cm oberhalb des Startpunktes wurde nur in vereinzelt Jahrringen des Bohrkerns eine Färbung erzielt. Auch nach 24 h war keine stärkere Färbung erkennbar. Die vorhandene Färbung ließ keinerlei Muster erkennen, so waren z.T. nur einzelne sehr weit innen (>100 mm vom Kambium) liegende Jahrringe gefärbt (Buche 2). Innerhalb der ersten 100 mm zeigten nur Buche 1 und 4 eine Färbung (siehe **Tabelle 33** im Anhang). In einem Vorversuch (am 11.08.98) an einer kleinen benachbarten Buche (BHD ca. 20 cm) des Unterstandes zeigte der Bereich 10 cm oberhalb der Injektionshöhe nach 6 h bereits eine deutliche Färbung in fast allen Jahrringen. Trotz der weitgehend nicht vorhandenen Färbung bei den Buchen 1 bis 4 kann nicht davon ausgegangen werden, daß der gesamte Bereich nicht wasserleitend war. Immerhin machen die ersten 100 mm mehr als 51% der Querschnittsfläche der Bäume aus (siehe unten). Außerdem zeigten die Saftflußmessungen an diesem sonnigen Tag eine hohe Transpirationsleistung an. Von einer Versuchswiederholung wurde abgesehen, da ein erneutes Anbohren die Bäume übermäßig geschädigt hätte. Aus diesem Grund wurde von einer Kenntlichmachung des hydroaktiven Splintholz abgesehen. Der Saftfluß wurde fortan auf die von den Sensoren erfaßte Fläche bis in 80 mm Entfernung vom Kambium bezogen. Dieser Bereich macht im Mittel der vier untersuchten Buchen 51% der gesamten Querschnittsfläche aus (**Tabelle 16**).

Tabelle 16. Ermittlung der Bezugsfläche für die Saftflußberechnung. Die Teilkreisfläche ist der von den jeweils vier Sensoren pro Baum erfaßte Splintholzanteil (von 0 bis 80 mm Entfernung vom Kambium). Die Brusthöhenquerfläche wurde über den Brusthöhenumfang der Stämme errechnet.

	Lehrwald				Universität
	Buche #1	#2	#3	#4	#5
Brusthöhenquerfläche (m²)	0,3120	0,1987	0,1387	0,2607	0,3057
Teilkreisfläche (m²)	0,1358	0,1038	0,0830	0,1224	0,1339
in %	43,5	52,2	59,8	47,0	43,8
Mittelwert für #1-4 (%)		50,63			

3.3. Einfluß der Klimafaktoren auf die Saftflußgeschwindigkeit

Abbildung 19 zeigt den Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit als Mittelwert der vier Buchen im Lehrwald unter verschiedenen Wetterbedingungen. Die Abbildung gibt einen Einblick in die Variabilität der Saftflußgeschwindigkeit während der Vegetationsperiode 1998. Dargestellt sind fünf beispielhafte Tagesgänge zwischen Anfang Mai und Ende September 1998. Die meteorologischen Meßwerte sind in **Tabelle 17** zusammengefaßt, weitere Details finden sich im Anhang in **Tabelle 37**. Die Tagesmittelwerte und Tagesmaxima der Saftflußgeschwindigkeit in den einzelnen Splintbereichen sind ebenfalls tabelliert (**Tabelle 36** im Anhang). Zum Vergleich sind dort auch die Meßwerte für den Universitätsstandort angegeben.

Unter für die Pflanze idealen Transpirationsbedingungen ist auch die Saftflußgeschwindigkeit maximal (12. Mai, 21. Juni). Der Unterschied in der v'_{\max} ist an diesen beiden Tagen nur gering. Aufgrund der sehr langen gemessenen Sonnenscheindauer (14,3 h) am 21. Juni (Sonnenwende) ist die Transpiration und die potentielle Evapotranspiration an diesem Tag höher als am 12. Mai, trotz des etwas niedrigeren Maximalwertes der Saftflußgeschwindigkeit. Am 12. Mai schien die Sonne etwa 1 Stunde weniger als am 21. Juni. Eine Absenkung in der maximalen Saftflußgeschwindigkeit trat bei extremen Wetterbedingungen auf (sehr hohe Temperatur, sehr niedriges Wasserdampfdefizit der Luft, etc.), wie sie am 11. August vorlagen. Alle Splintholzbereiche reagierten an diesem Tag mit einer Minderung der Saftflußgeschwindigkeit. Bei starker Bewölkung, niedriger Temperatur, hoher Luftfeuchtigkeit und Niederschlag wird schließlich der Saftfluß im gesamten Stammquerschnitt stark reduziert (22. September, 2. Mai).

Auch die Einzeldarstellungen, in denen die einzelnen Bäume des Lehrwaldes aufgeschlüsselt sind, geben das oben geschilderte Gesamtergebnis wieder. Die entsprechenden Abbildungen befinden sich im Anhang (**Abbildung 66 - Abbildung 70**)

Tabelle 17. Wetterbedingungen einiger Tage in der Vegetationsperiode 1998 (vgl. **Abbildung 19**; ausführliche Darstellung der Meßwerte im Anhang). Die Tage sind nach sinkender Saftflußgeschwindigkeit geordnet (von links nach rechts). Zusätzlich sind die potentielle Evapotranspiration (PET, siehe 3.6) und die aus den Saftflußdaten ermittelte Transpiration (T, siehe 3.6) angegeben. Bewölkungsskala (0-8): heiter < 1,6; trüb > 6,4.

	12.05.98	21.06.98	11.08.98	22.09.98	02.05.98
v'_{\max} (dm h ⁻¹)	0,60	0,53	0,37	0,27	0,09
PET (mm d ⁻¹)	4,11	4,34	4,04	2,05	1,00
T (mm d ⁻¹)	4,25	4,31	3,08	1,63	0,42
Tagesdosis PAR (MJ m ⁻²)	11,8	13,5	10,7	4,6	2,5
D _{max} (kPa)	3,58	2,85	5,44	1,21	0,28
Temperatur (°C)	23,2	26,4	28,6	13,0	11,7
Luftfeuchtigkeit (%)	49	61	47	73	91
Bewölkung	2,0	2,7	1,0	3,3	8,0
Niederschlag (mm)	–	–	–	–	0,1

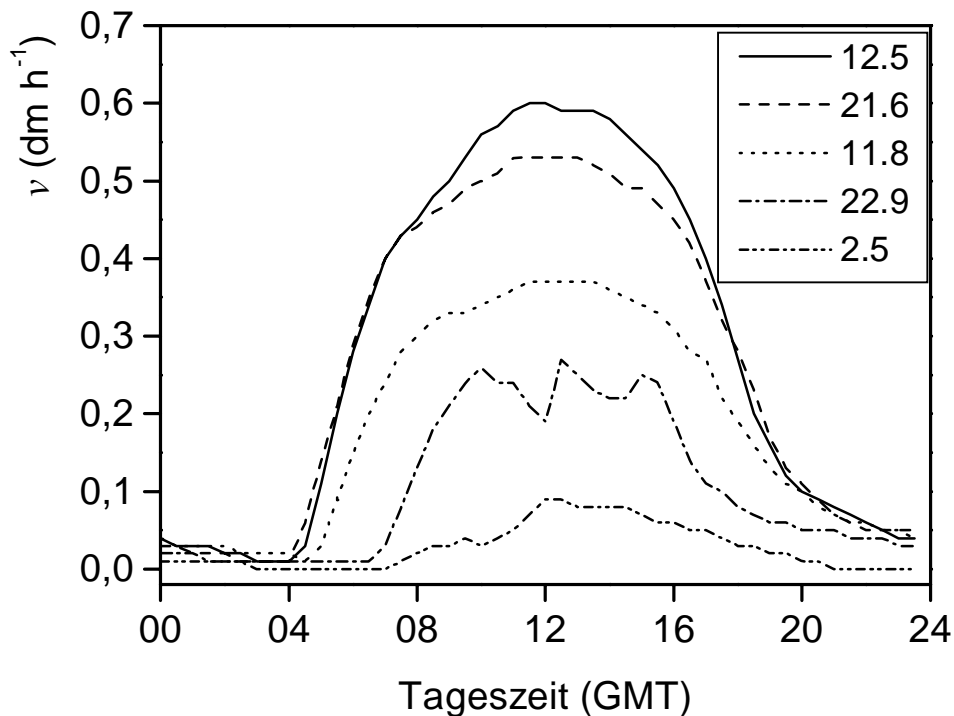


Abbildung 19. Mittlere Saftflußgeschwindigkeit der Lehrwald-Buchen an fünf verschiedenen Tagen in der Vegetationsperiode 1998. Die Tage wurden entsprechend der Wetterbedingungen ausgewählt aus Frühling, Hoch- und Spätsommertagen mit unterschiedlicher Temperatur, Bewölkung, rH, Niederschlag, D und PAR (Details im Text und **Tabelle 17**).

3.3.1. Statistische Analyse der Abhängigkeit der Saftflußgeschwindigkeit von Klimafaktoren

Zur Überprüfung der Saftflußgeschwindigkeit auf eine statistisch absicherbare Abhängigkeit von Umweltfaktoren wurde eine multiple Regressionsanalyse durchgeführt. Die Regression wurde mit den Tagesmittelwerten der Saftflußgeschwindigkeit als abhängiger Variabler und den meteorologischen Parametern als erklärenden (unabhängigen) Variablen gerechnet. Da Zusammenhänge zwischen einigen der meteorologischen Größen nicht ausgeschlossen werden können, wurden sämtliche Meßwerte vorab auf etwaige Multikollinearität untersucht. Derartige Zusammenhänge sind manchmal offensichtlich, so wie z.B. zwischen der Bewölkung und der Dauer der Sonneneinstrahlung. Diese können dann eventuell bestehende Zusammenhänge zwischen den unabhängigen (hier: Wetter) und der abhängigen Variable (hier: Saftflußgeschwindigkeit) verdecken bzw. nicht vorhandene Zusammenhänge vortäuschen. Zur Aufdeckung der Multikollinearität wurde eine Korrelationsmatrix erstellt (**Tabelle 18**). Die offensichtlich mit anderen unabhängigen Variablen korrelierenden Größen relative Luftfeuchtigkeit (mit Bewölkung, D und Sonneneinstrahlungsdauer), Sonneneinstrahlungsdauer (mit Bewölkung, D, PAR und rH) und Temperatur (mit D) wurden nicht mit in die anschließende multiple Regressionsanalyse einbezogen.

Die in der vorhergehenden **Abbildung 19** beispielhaft ausgewählten Tage unterschieden sich (auch) in der Lufttemperatur. Die physiologischen Auswirkungen extremer Temperaturen auf den CO₂-Gaswechsel der Buchen wurden bereits von SCHULZE (1970) eingehend dargestellt (**Tabelle 35** im Anhang). Für die weitergehenden Analysen wurde dennoch auf die Temperatur als erklärende Variable verzichtet, da sie in die Berechnung des Wasserdampfdefizits miteinfließt (Gleichung 18) und, wie die nachfolgende Korrelationsmatrix zeigt, die Korrelation der Temperatur mit der Saftflußgeschwindigkeit niedriger ist als die Korrelation von D mit der Saftflußgeschwindigkeit (**Tabelle 18**).

Die multiple Regression wies als Haupteinflußgröße die Tagesdosis PAR aus (**Abbildung 20**). Sie allein erklärte bereits 77,7% der Varianz der Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit ($r = 0,881$; $r^2 = 0,777$; $p < 0,001$). Die erklärte Varianz dient als Maß für die Güte der Anpassung der Regression an den Datensatz und gibt an, wie weit die Werte um die Regressionsgerade streuen. Bei 100% erklärter Varianz ($r^2 = 1$) liegen alle Punkte auf der Geraden. Sie beschreibt die Aussagekraft der Funktion über die Beziehung zwischen den Variablen. Der Einschluß der weiteren meteorologischen Parameter in die Regression konnte die erklärte Varianz nur um 1,5% auf insgesamt 79,3% erhöhen ($r = 0,891$; $r^2 = 0,793$; $p < 0,001$).

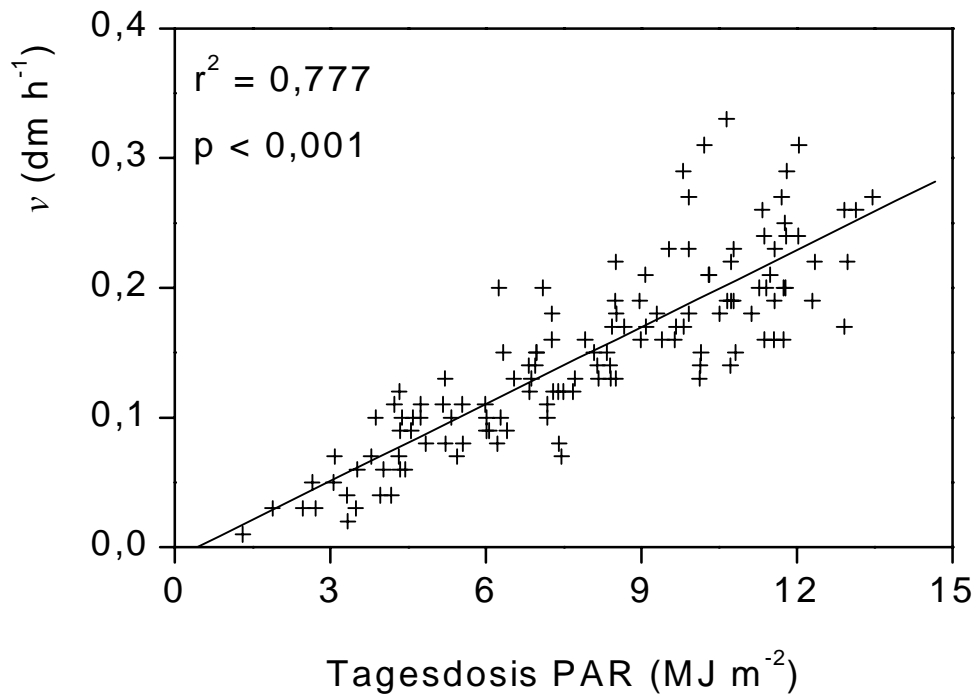


Abbildung 20. Lineare Regression der mittleren Saftflußgeschwindigkeit (v) der vier Buchen im Lehrwald mit der Tagesdosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR). Die Saftflußgeschwindigkeit ist als Tagesmittel angegeben.

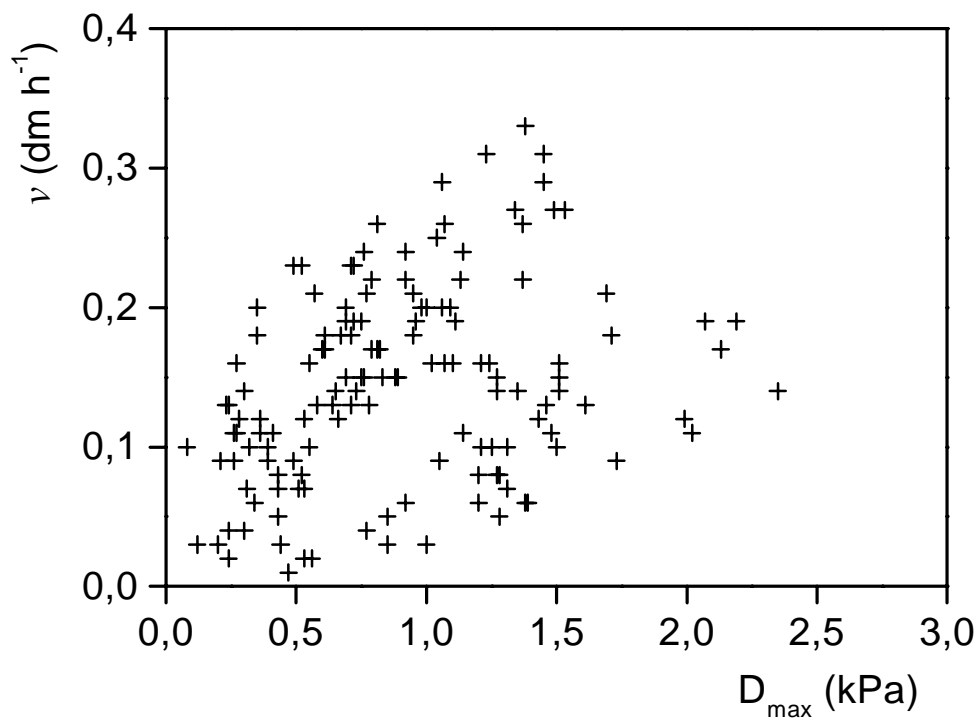


Abbildung 21. Mittlere Saftflußgeschwindigkeit der vier Lehrwald-Buchen im Verhältnis zum täglichen Maximalwert des Sättigungsdefizits (D_{\max}).

3.3.2. Photosynthetisch aktive Strahlung und Saftflußgeschwindigkeit

Die PAR spiegelt sehr gut das Verhalten der Saftflußgeschwindigkeit im Tagesgang wieder. Dies läßt sich am besten an wechselhaften Tagen darstellen, wie die nachfolgenden Abbildungen am Beispiel einer Buche zeigen. Am relativ kühlen und regnerischen 11. Juni 1998 (**Abbildung 22**) ist eine deutliche Reaktion der Saftflußgeschwindigkeit auf die zeitweise ansteigenden Transpirationsanforderungen zu erkennen (Wetterdaten im Anhang in **Tabelle 37**). Die nachmittäglichen Spitzenwerte der photosynthetisch aktiven Strahlung sind durch eine zeitweise Auflockerung der Bewölkung und eine Erhöhung des Verdunstungsanspruchs der Atmosphäre (D) zu erklären. In dieser Zeit steigt auch die Saftflußgeschwindigkeit erkennbar an. Die anschließenden Tagesgänge vom 2. Mai (**Abbildung 23**) und 8. Juli 1998 (**Abbildung 24**) geben die Reaktion auf die einfallende PAR ebenfalls sehr gut wieder. Am 2. Mai ist die Saftflußgeschwindigkeit bei maximaler Bewölkung insgesamt sehr niedrig (vgl. **Abbildung 66** im Anhang). Zur Mittagszeit ist eine deutlich erhöhte v bei gleichzeitig erhöhter PAR erkennbar. Der Peak des PAR-Tagesgangs läßt ein kurzfristiges Aufreißen der sonst geschlossenen Wolkendecke erkennen. Insgesamt reagiert die Saftflußgeschwindigkeit an den drei ausgewählten Tagen mit leichter zeitlicher Verzögerung auf die PAR, indem sie morgens etwas später als die PAR ansteigt. In der Regel sinkt die v auch abends etwas später auf die nächtlichen Tiefstwerte ab. Am 8. Juli ist der Saftfluß nur auf den Vormittag beschränkt (vgl. **Abbildung 69** Anhang). Hier wirken Bewölkung und leichter Niederschlag hemmend auf die Transpiration (vgl. **Tabelle 17**). Trotz des Nachmittags und Abends auf relativ hohem Niveau bleibendem D sinkt v auf ein Minimum ab.

Zum Vergleich mit Tagen mit durchweg hoher Saftflußgeschwindigkeit sind der 12. Mai und der 11. August 1998 abgebildet (**Abbildung 25**, **Abbildung 26**). Beides waren sehr warme (23 bzw. 29 °C im Tagesmittel) und strahlungsreiche, sonnige Tage (mehr als 13 Sonnenstunden und mehr als 10 MJ m⁻² Tagesdosis PAR) und im Gegensatz zu den vorgenannten drei wechselhaften Tagen ohne kurzfristige Schwankungen in den Witterungsbedingungen. Am 11. August wurde außerdem mit 5,44 kPa der höchste D-Wert in der Vegetationsperiode gemessen. Auf den ersten Blick ähneln sich die beiden ausgewählten Tage im Mai und August sowohl in der Form der Tagesgänge als auch in der Höhe der Meßwerte sehr. Bei näherem Hinsehen fällt jedoch auf, daß im August die Saftflußgeschwindigkeit in 20-40 mm Entfernung vom Kambium niedriger als die weiter innen im Stamm gemessenen Werte war. Im Mai waren die Meßwerte in diesem Splintbereich noch deutlich über den weiter innen im Stamm liegenden Splintbereichen (siehe 3.4).

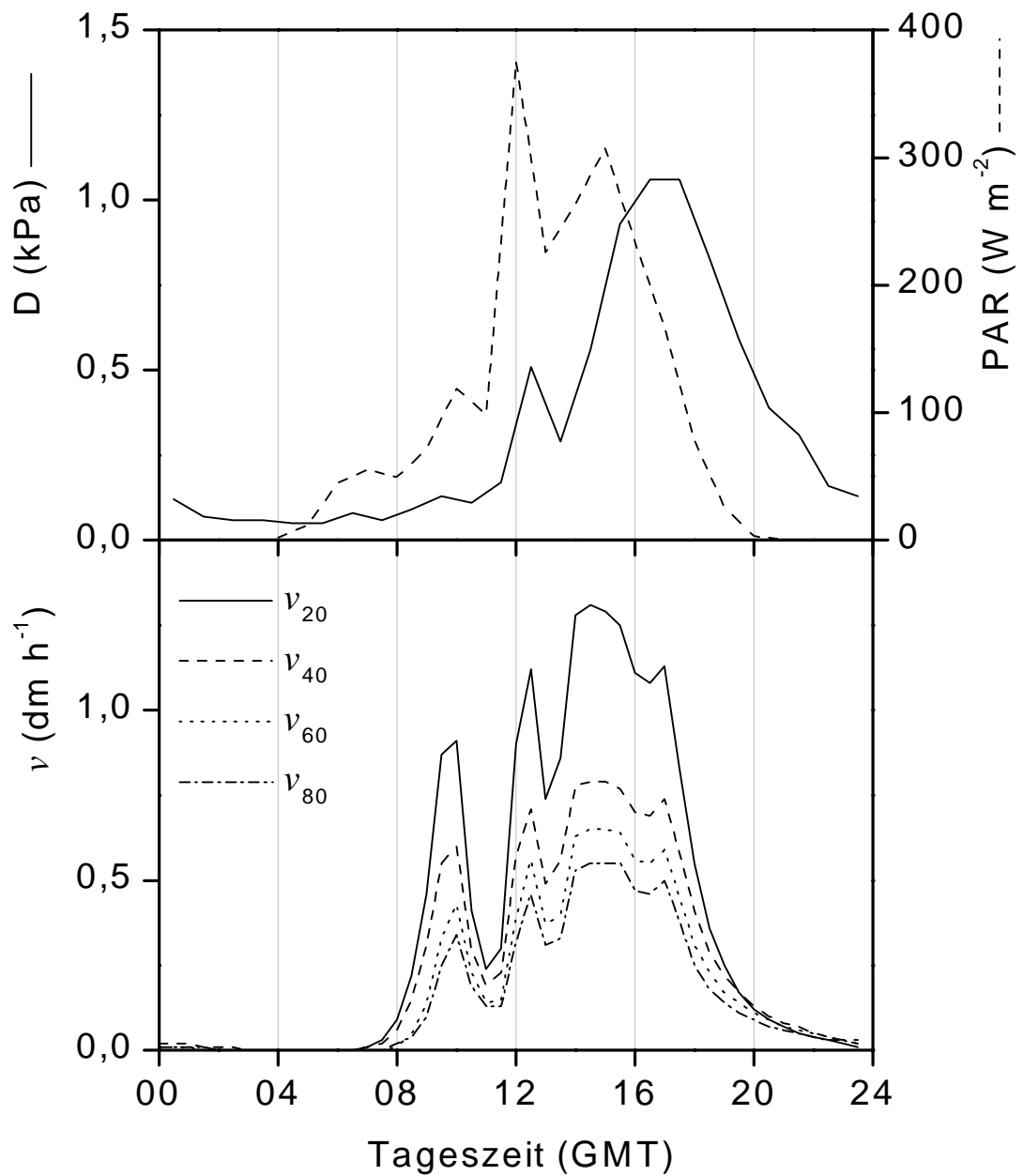


Abbildung 22. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit (v) in vier Splintholztiefen (v_{20} bis v_{80}) am 11.06.98 im Vergleich mit der Dosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) und dem Wasserdampfdefizit der Luft (D) für Buche #2 (Lehrwald). Wettermeßwerte: $T = 17,9$ °C, $N = 13,5$ mm, $rH = 83\%$, $Bew = 6,3$.

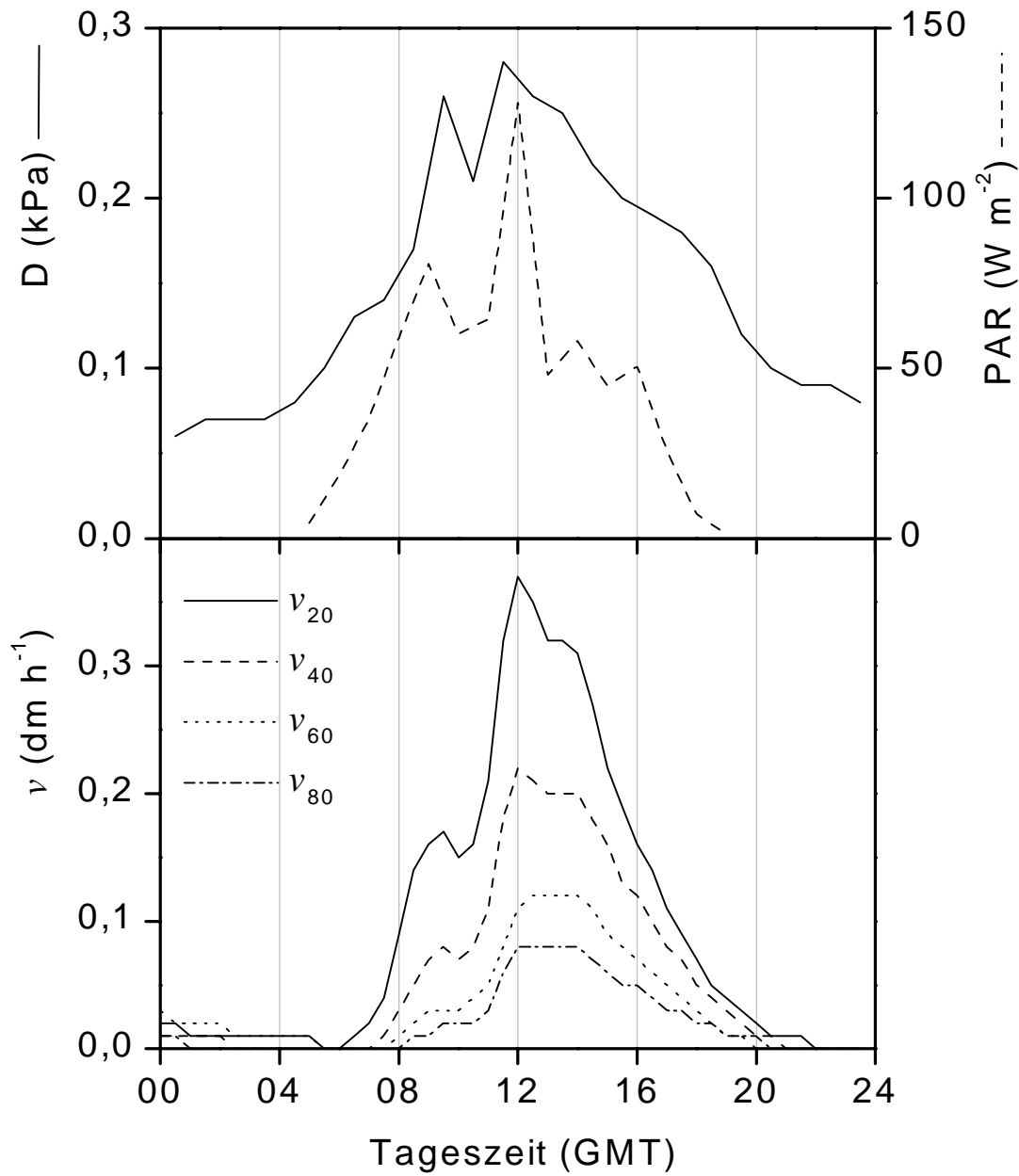


Abbildung 23. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit (v) in vier Splintholztiefen (v_{20} bis v_{80}) am **02.05.98** im Vergleich mit der Dosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) und dem Wasserdampfdefizit der Luft (D) für Buche #2 (Lehrwald). Wettermeßwerte: $T = 11,7$ °C, $N = 0,1$ mm, $rH = 91\%$, $Bew = 8,0$ (maximal).

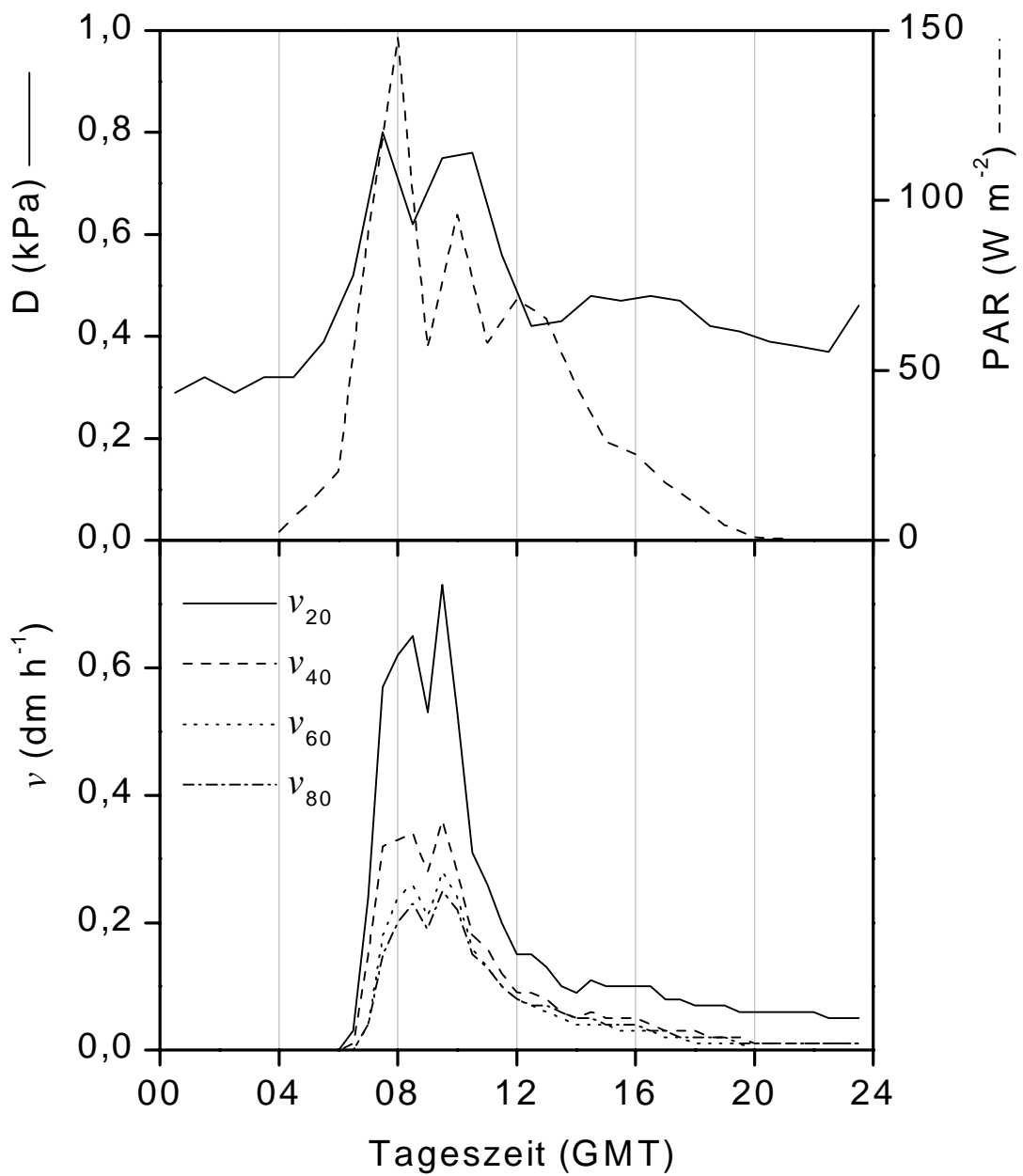


Abbildung 24. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit (v) in vier Splintholztiefen (v_{20} bis v_{80}) am **08.07.98** im Vergleich mit der Dosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) und dem Wasserdampfdefizit der Luft (D) für Buche #2 (Lehrwald). Wettermeßwerte: $T = 13,6$ °C, $N = 0,1$ mm, $rH = 72\%$, $Bew = 7,0$.

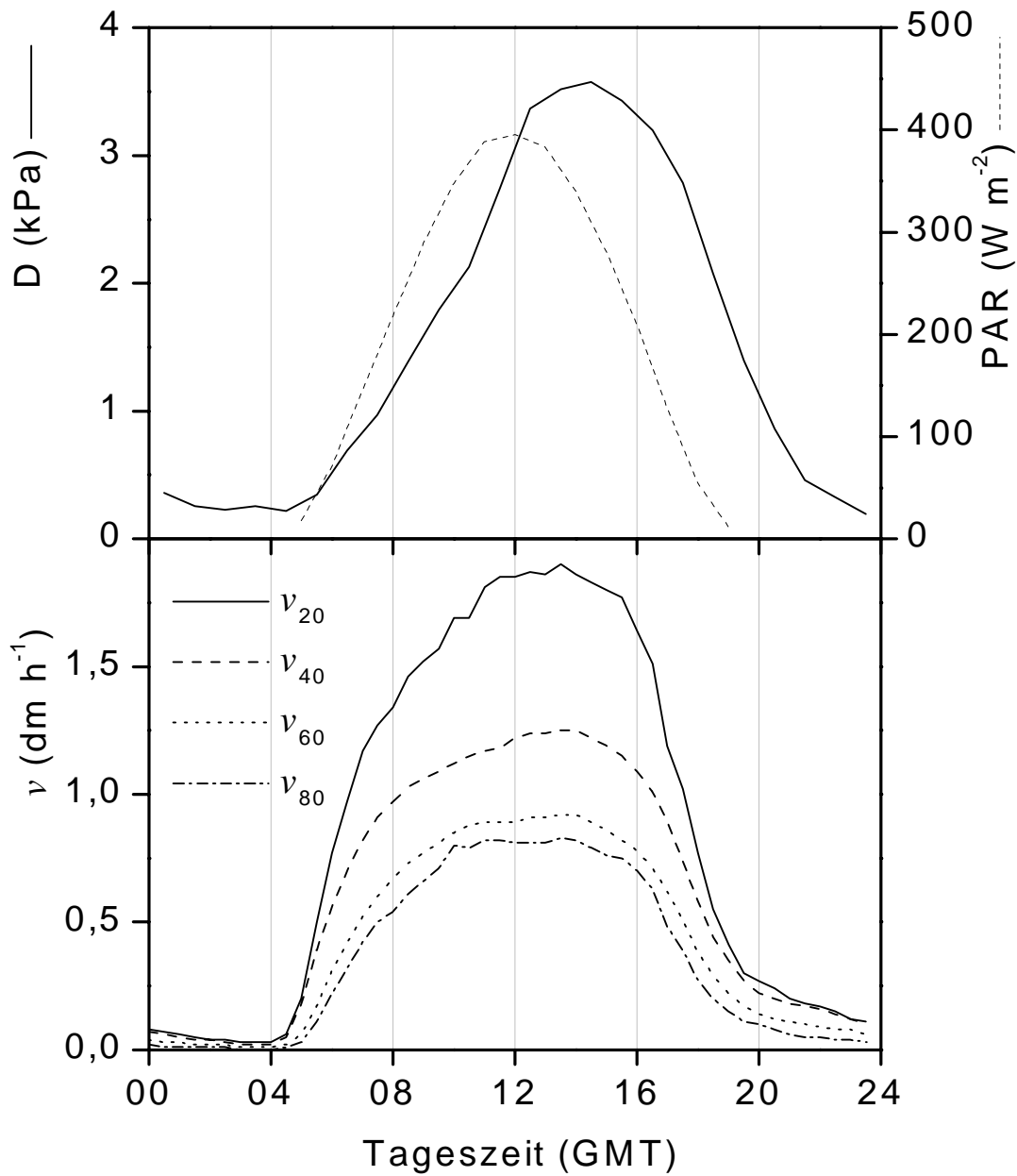


Abbildung 25. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit (v) in vier Splintholztiefen (v_{20} bis v_{80}) am **12.05.98** im Vergleich mit der Dosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) und dem Wasserdampfdefizit der Luft (D) für Buche #2 (Lehrwald). Wettermeßwerte: $T = 23,2$ °C, $rH = 49\%$, $Bew = 2,0$.

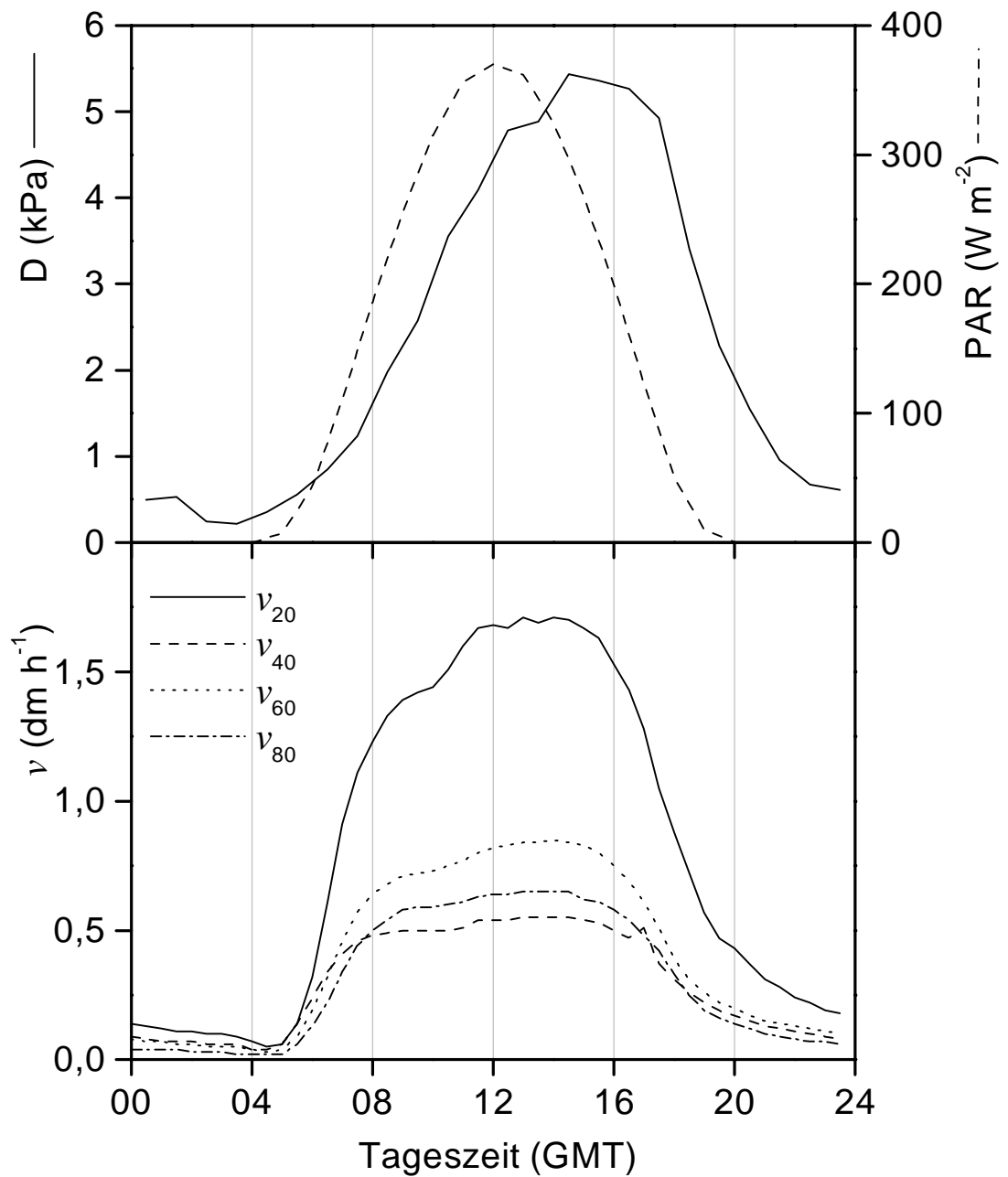


Abbildung 26. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit (v) in vier Splintholztiefen (v_{20} bis v_{80}) am **11.08.98** im Vergleich mit der Dosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) und dem Wasserdampfdefizit der Luft (D) für Buche #2 (Lehrwald). Wettermeßwerte: $T = 28,6$ °C, $rH = 47\%$, $Bew = 1,0$.

3.3.3. Strukturierung des Datensatzes entsprechend der Klimafaktoren

Für die weitergehende Datenanalyse wurden die Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit der Lehrwald-Buchen in drei Klassen entsprechend der Tagesdosis PAR untergliedert. Die PAR-Klassen umfassen den Wertebereich: < 5 , $5-10$ und $> 10 \text{ MJ m}^{-2}$. **Abbildung 27** zeigt die mittlere Saftflußgeschwindigkeit in diesen PAR-Klassen. Die Unterschiede zwischen den Klassen sind signifikant.

Ein wesentlicher die Transpiration beeinflussender Faktor ist neben der PAR das Wasserdampfdefizit der Luft D . Dies geht auch aus der Korrelation mit der v hervor ($r = 0,614$) (**Abbildung 28**, vgl. z.B. HEIMANN & STICKAN 1993). Jede der drei PAR-Klassen wurde daraufhin weiter nach den täglichen Maximalwerten des Wasserdampfdefizits der Luft (D_{\max}) untergliedert. Bei einer Klassengröße von 1 kPa ergaben sich vier Gruppen pro PAR-Klasse: 0-1, 1-2, 2-3, > 3 kPa und somit insgesamt theoretisch zwölf Teildatensätze. Da nicht jede der zwölf Klassen besetzt war, ergaben sich acht Teildatensätze (Zahl der Datenpunkte in **Abbildung 28**), für die daraufhin die Mittelwerte des Saftflusses und der Saftflußgeschwindigkeit in den einzelnen Splintholzbereichen berechnet wurden. Werden die klassifizierten Saftflußdaten normalisiert (auf 1 bezogen) und als Funktion von D_{\max} aufgetragen, wird die unterschiedliche Reaktionsstärke auf die sich ändernden Transpirationsbedingungen deutlich (**Abbildung 28**). Bei einer Tagesdosis kleiner 5 MJ m^{-2} PAR reagiert der Saftfluß mit der größten Empfindlichkeit auf einen Anstieg von D_{\max} . Ein um 0,5 kPa ansteigender D_{\max} -Wert führte hier zu einem ca. 80%igem Zuwachs im Saftfluß. In Richtung höherer Tagesdosen PAR wird ein leichter Sättigungstrend bei zunehmendem D_{\max} erkennbar. Dieser ist bei Tagesdosen zwischen 5 und 10 MJ m^{-2} PAR noch schwach ausgeprägt, wird aber bei maximalen Strahlungsdosen ($> 10 \text{ MJ m}^{-2}$) deutlich. Hier steigt der Saftfluß nur noch schwach an.

Die hohe Empfindlichkeit des Saftflusses bei geringen Transpirationsanforderungen (niedrigem Verdunstungsanspruch der Atmosphäre) - charakterisiert durch niedrige Tagesdosen PAR und niedriges D_{\max} - wird auch durch den hohen Variationskoeffizienten zwischen den übereinstimmenden Splintholzbereichen der einzelnen Bäume deutlich. Der Variationskoeffizient ist ein Maß für die relative Abweichung der Meßwerte vom Mittelwert. Während der mittlere Variationskoeffizient bei niedrigen Tagesdosen PAR 12% betrug, waren es nur noch 6% bzw. 5% für die Klassen mit höherer Tagesdosis PAR (**Abbildung 29**). Bei geringen Tagesdosen PAR waren folglich die Unterschiede zwischen den Bäumen größer als bei mittleren und hohen Tagesdosen. Die Standardabweichung zeigt die Schwankungsbreite zwischen den verschiedenen Splintbereichen in den jeweiligen PAR-Klassen. Höchste und niedrigste Variationskoeffizienten zeigte jeweils die Saftflußgeschwindigkeit v_{20} mit 17% bei niedriger und 4% bei hoher Tagesdosis PAR. Durchweg auf niedrigem Niveau blieb v_{80} (6-7%). Die anderen beiden Splintholzbereiche zeigten Variationen von 6-11% (v_{40}) bzw. 5-13% (v_{60}).

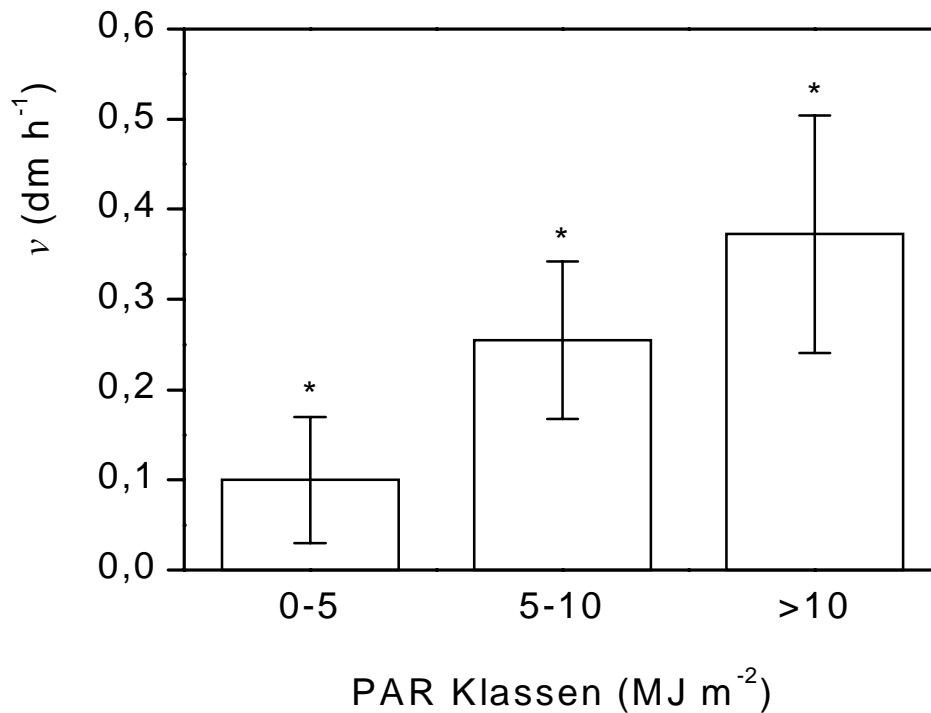


Abbildung 27. Mittlere Saftflußgeschwindigkeit (\square sd) in drei PAR-Klassen: < 5, 5-10 und > 10 MJ m⁻² Tagesdosis. Die Klassen unterscheiden sich signifikant voneinander.

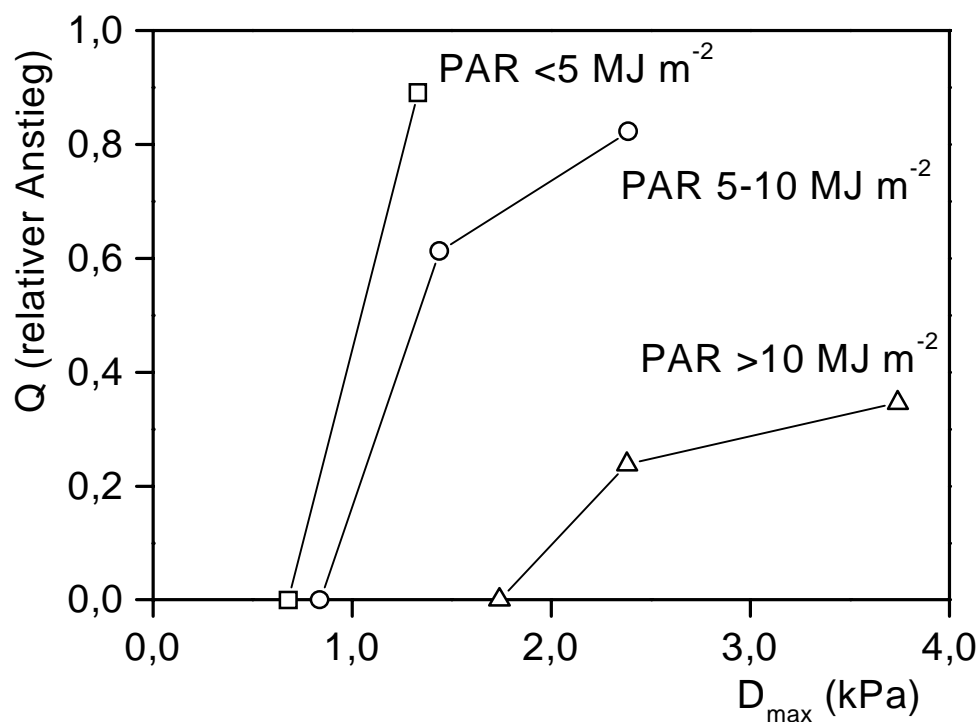


Abbildung 28. Reaktion des normalisierten, splintholzbezogenen Saftflusses (Q_{0-80}) auf das Wasserdampfdefizit der Luft (D_{\max}) bei unterschiedlichen Tagesdosen PAR. Auf der Ordinate ist der relative Saftflußanstieg angegeben.

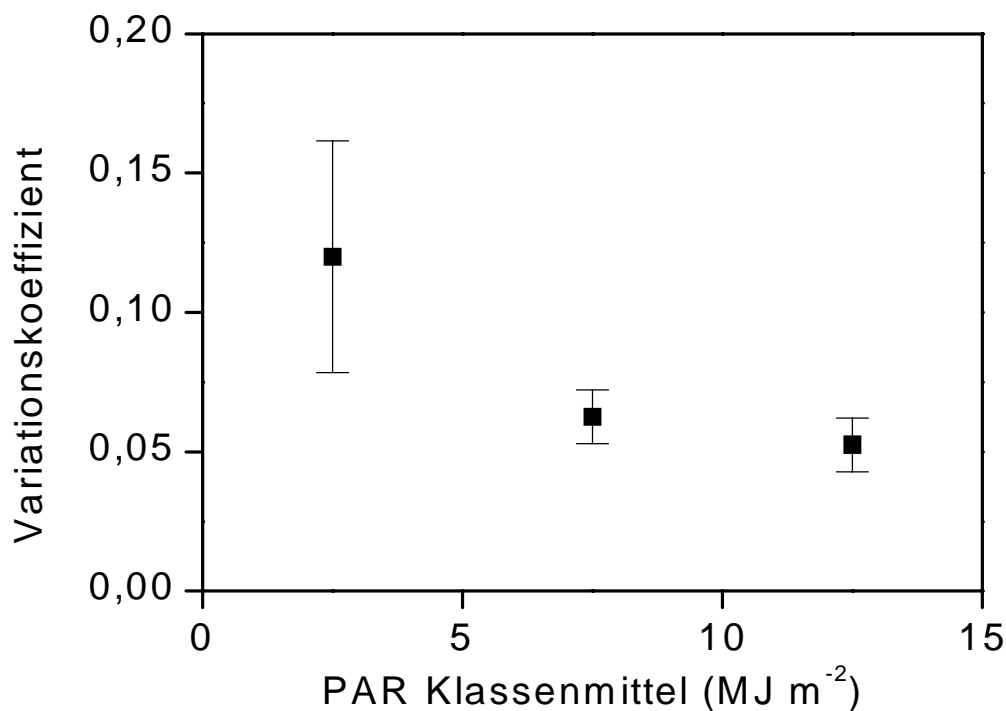


Abbildung 29. Der mittlere Variationskoeffizient zwischen den äquivalenten Splintholzbereichen der einzelnen Bäume im Lehrwald bei unterschiedlicher Tagesdosis PAR. Der Datensatz wurde in drei Klassen entsprechend der Tagesdosis PAR eingeteilt. Angegeben sind jeweils die Mittelwerte der drei PAR-Klassen. Die Standardabweichung zeigt die v.a. bei hohen PAR Tagesdosen geringe Schwankung zwischen den verschiedenen Splintbereichen.

3.4. Radialer Trend der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt

Wie in Kapitel 3.1 gezeigt wurde, nimmt die Saftflußgeschwindigkeit im Tagesmittel ab Juni im Laufe der Vegetationsperiode ab. Die Frage ist: Ist dieser jahreszeitliche Trend für alle Splintholzbereiche gültig oder lassen sich unterschiedliche Reaktionen der einzelnen Splintbereiche, z.B. auf Klimafaktoren aufdecken?

Der Untersuchungszeitraum wurde zur Klärung dieser Frage in verschiedene Zeitabschnitte untergliedert. Kriterium waren die Tagesmittelwerte der v (**Abbildung 13**). Die 1. Phase reicht vom 1. Mai bis zum 14. Juni 1998. In diesem Zeitraum stieg v im Tagesmittel an bis zum Maximum im Juni. Die 2. Phase umfaßt den Zeitraum vom 15. Juni bis 15. Juli. Während die v im jüngsten Splintholz (v_{20}) konstant hoch blieb, nahmen die Werte im inneren Splintholz (v_{40} , v_{60} , v_{80}) bereits leicht ab. In der 3. Phase vom 28. Juli bis 26. August war in den inneren Stammereichen eine stärkere Abnahme der v zu verzeichnen. Dies setzte sich verstärkt in der 4. und letzten Phase (27.8 - 30.9.98) in allen Splintbereichen fort (**Tabelle 19, Abbildung 30**).

Im Laufe der Vegetationsperiode ändern sich charakteristische Eigenschaften des Gefäßsystems, die Einfluß auf die hydraulische Leitfähigkeit und damit auf die

Saftflußgeschwindigkeit nehmen. Je nach dem Zeitpunkt in der Vegetationsperiode unterscheidet sich auch der Grad der Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit in dem untersuchten radialen Transekt innerhalb der Buchenstämme.

Tabelle 19. Mittlere Saftflußgeschwindigkeit (v) in den vier Splintbereichen der Lehrwald-Buchen (v_{20} bis v_{80}), Grad der Abnahme von v_{20} auf v_{80} (rvd -Wert), sowie Angaben zur Tagesdosis PAR und D_{\max} im Zeitraum Mai-September 1998.

Zeitraum	v (dm h ⁻¹)				rvd	PAR (kJ m ⁻²)	D_{\max} (kPa)	n (Tage)
	v_{20}	v_{40}	v_{60}	v_{80}				
1.5-14.6	0,41	0,37	0,27	0,22	0,86	9015	1,70	45
15.6-15.7	0,41	0,30	0,25	0,17	1,41	8456	1,53	30
28.7-26.8	0,43	0,21	0,24	0,14	2,07	8540	2,53	30
27.8-30.9	0,26	0,12	0,18	0,15	0,73	5049	1,27	35

Im Frühling (1. Mai - 14. Juni) erreichte die mittlere Saftflußgeschwindigkeit in allen Splintbereichen ihr saisonales Maximum (abgesehen von einer leichten Erhöhung der v_{20} im August). Während die inneren Splintholzbereiche bereits ab Mitte Juni eine Minderung der v zeigten, blieb v_{20} auf konstant hohem Niveau. Im August war v_{20} noch geringfügig erhöht (+5%), die weiter innen im Stamm liegenden Splintbereiche zeigten bereits eine weitere Minderung. Im September sanken alle v -Werte auf ihr saisonales Minimum ab. Die Abnahme der v_{20} im Spätsommer war besonders ausgeprägt (**Abbildung 30**). Vom Hoch zum Spätsommer nahmen v_{20} und v_{40} um etwa 40% ab, demgegenüber nahmen die inneren Stammbereiche nur leicht ab bzw. blieben im Fall von v_{80} nahezu konstant.

Die rvd -Werte verdeutlichen die Zunahme der stamminternen Unterschiede in der mittleren Saftflußgeschwindigkeit mit dem Fortschreiten der Vegetationsperiode bis Ende August (**Abbildung 31**).

Die unterschiedlichen Reaktionen auf die saisonalen Wetterverhältnisse der jüngsten (0-20 mm) und der älteren (20-80 mm) Jahrringe finden sich auch im Profil der Saftflußgeschwindigkeit wieder (**Abbildung 32**). Ein unterschiedliches Verhalten der einzelnen Stammregionen ist klar erkennbar. Auffällig ist vor allem die starke Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit v_{40} im August und der v_{20} im September. Ersteres wurde bereits im Kapitel 3.3.2 beim Vergleich verschiedener Tagesgänge kurz angesprochen. Bis in den August zeigte die v_{20} ansonsten wenig Reaktion. Alle Splintbereiche wiesen im September die niedrigsten v -Werte auf.

Anschließend wurde die Reaktion der einzelnen Splintholzbereiche auf die Umweltbedingungen untersucht. Anhand des Zeitraums von Mitte Juni bis Ende August soll der Einfluß klimatischer Faktoren deutlich gemacht werden. Mit 60 Tagen war dieser Zeitraum von ausreichender Größe. Auch ist die Variationsbreite der wesentlichen Klimafaktoren D_{\max} und PAR ausreichend groß: 2710-13463 MJ m⁻² für die Tagesdosis PAR und 0,44-5,44 kPa für das Tagesmaximum des Sättigungsdefizits (D_{\max}). Wie in

Abbildung 33 ersichtlich, ist die Reaktion der Splintbereiche auf eine Änderung der Tagesdosis PAR in allen Fällen von gleicher Größenordnung. Die *rvd*-Werte lassen keine Inhomogenität zwischen Juni und August erkennen (**Tabelle 20**). Alle Splintbereiche reagierten in gleicher Weise auf die sich ändernden Witterungsbedingungen (hier: PAR und D_{\max}) (**Abbildung 33**). Es sind deutliche Unterschiede in der Höhe der Saftflußgeschwindigkeit bei unterschiedlicher Tagesdosis PAR erkennbar. Die mittlere Abnahme vom jüngsten zum ältesten untersuchten Splintholz im Stamm ist jedoch mit 61-63% in allen Fällen sehr ähnlich (**Tabelle 20**). Es läßt sich somit eine gleichgerichtete Reaktion der Splintholzbereiche auf eine Änderung der Tagesdosis PAR für den ausgewählten Zeitraum von Mitte Juni bis Ende August nachweisen.

Die übrigen Zeiträume (1.5-14.6 und 27.8-30.9.98) zeigen auch jeweils sehr nahe beieinander liegende Werte für die prozentuale Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit vom jüngsten zum ältesten untersuchten Splintholzbereich. Zu Beginn der Vegetationsperiode, im Mai/Juni (**Tabelle 21**) waren die stamminternen Variationen - unter Berücksichtigung der einfallenden Strahlungsenergie - allerdings durchweg wesentlich niedriger als im gesamten übrigen Zeitraum von Mitte Juni bis Ende September (**Tabelle 20, Tabelle 22**). Die Abnahme von v_{20} auf v_{80} lag zwischen 43 und 49%. Wobei bei sehr hohen Strahlendosen ($> 10 \text{ MJ m}^{-2}$) die Abnahme gegenüber den anderen PAR-Klassen leicht erhöht war. Im September konnten keine Strahlendosen größer als 10 MJ m^{-2} gemessen werden. In den übrigen beiden PAR-Klassen nahm v wie im Zeitraum Juni bis August (siehe oben), um 60-65% im Stammquerschnitt ab (**Tabelle 22**).

Aufgrund der oben dargestellten Ergebnisse kann festgestellt werden, daß die Saftflußraten in den einzelnen Splintholzregionen der Buchen – bei Betrachtung des gesamten Untersuchungszeitraums – nicht einheitlich auf die sich ändernden Umweltbedingungen reagieren. Die Variation der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt der Lehrwald-Buchen nimmt im Verlauf der Vegetationsperiode zu, und zwar weitgehend unabhängig von der Tagesdosis PAR. Es lassen sich nur geringe Unterschiede in der stamminternen Variation der v in Abhängigkeit von der Tagesdosis PAR nachweisen. Die separate Betrachtung der Saftflußdaten zu Beginn der Vegetationsperiode läßt eine geringere radiale Variation der Saftflußgeschwindigkeit erkennen. Die *rvd*-Werte lagen hier unter 1, und zwar unabhängig von den Wetterbedingungen. Ab Mitte Juni blieben die *rvd*-Werte, ebenfalls unabhängig vom Wetter, über 1,5.

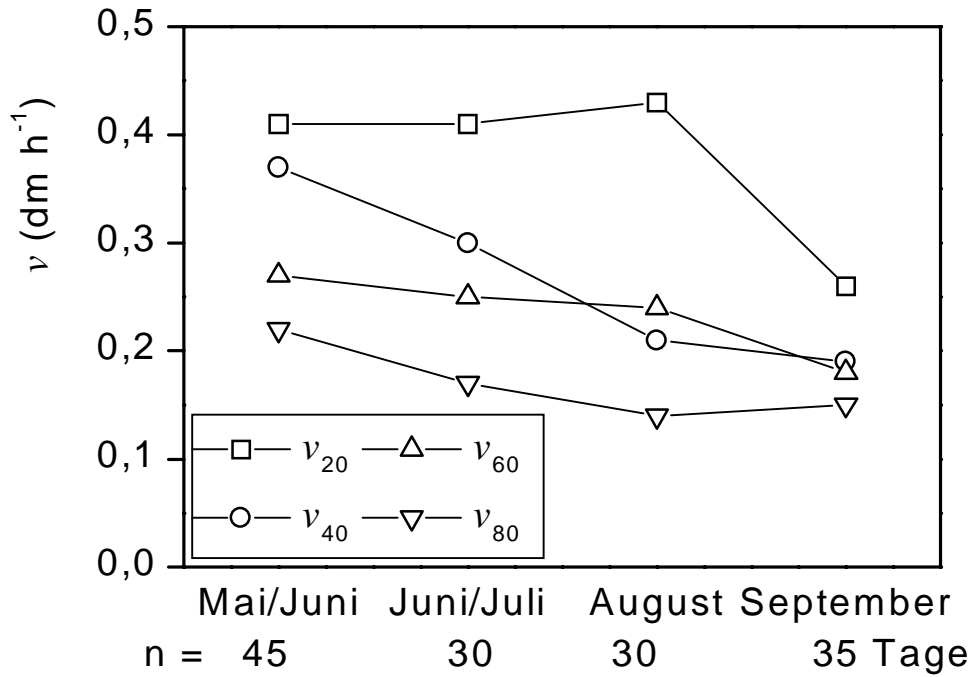


Abbildung 30. Die mittlere Saftflußgeschwindigkeit in den verschiedenen Splintholzbereichen (v_{20} , v_{40} , v_{60} , v_{80}) der Lehrwald-Buchen im Verlauf der Vegetationsperiode 1998 ($n = 140$ Tage).

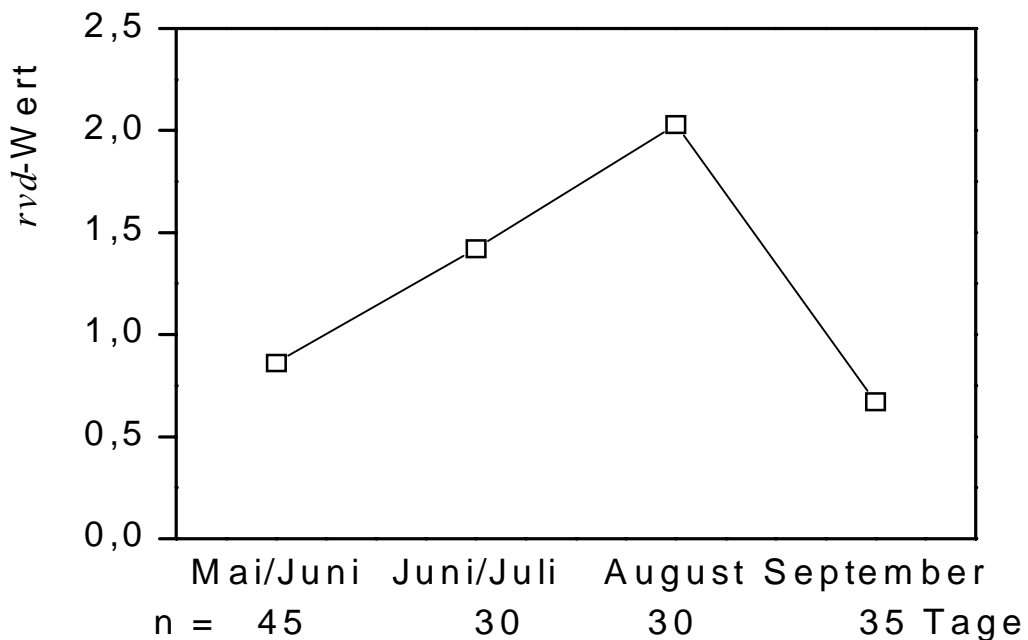


Abbildung 31. Die Änderung der stamminternen Unterschiede im Tagesmittel der Saftflußgeschwindigkeit im Verlauf der Vegetationsperiode ($n = 140$ Tage), dargestellt als *rvd*-Wert, dem Verhältnis zwischen der Geschwindigkeitsabnahme im Splint und dem minimalem Saftfluß im ältesten untersuchten Splintholzbereich $(v_{20}-v_{80})/v_{80}$.

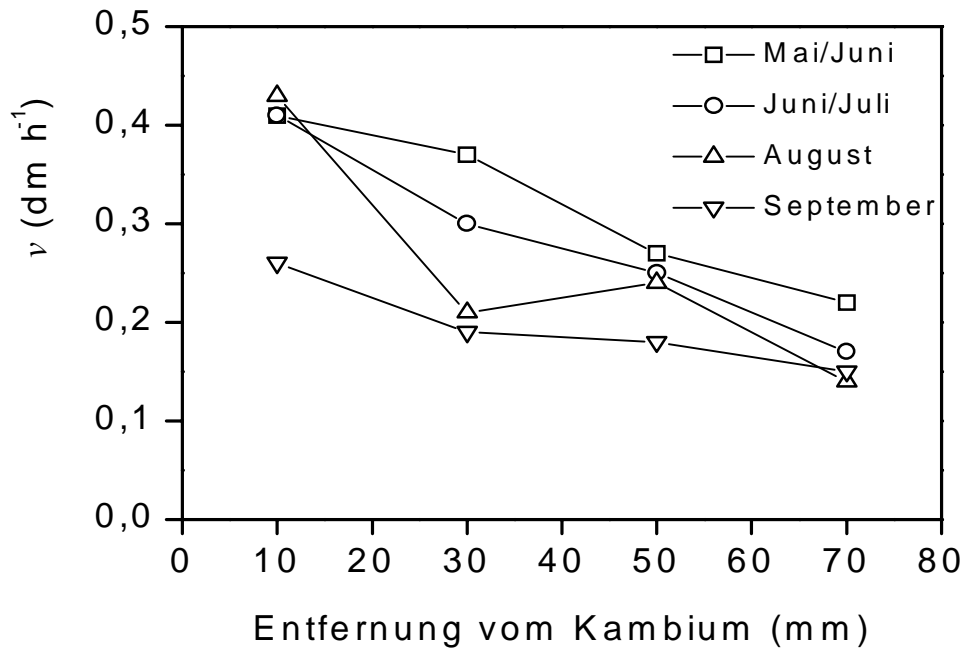


Abbildung 32. Mittlere Saftflußgeschwindigkeiten im Splintholz der vier Lehrwald-Buchen im Laufe der Vegetationsperiode (n = 45, 30, 30 bzw. 35 Tage für die Datenreihen von oben nach unten). Vor allem im September ist eine Reduktion der v im jüngsten Splint erkennbar. Auffällig ist auch der Einbruch der v in 20-40 mm Entfernung vom Kambium im August. Die Punkte markieren jeweils die Mitte eines Sensors.

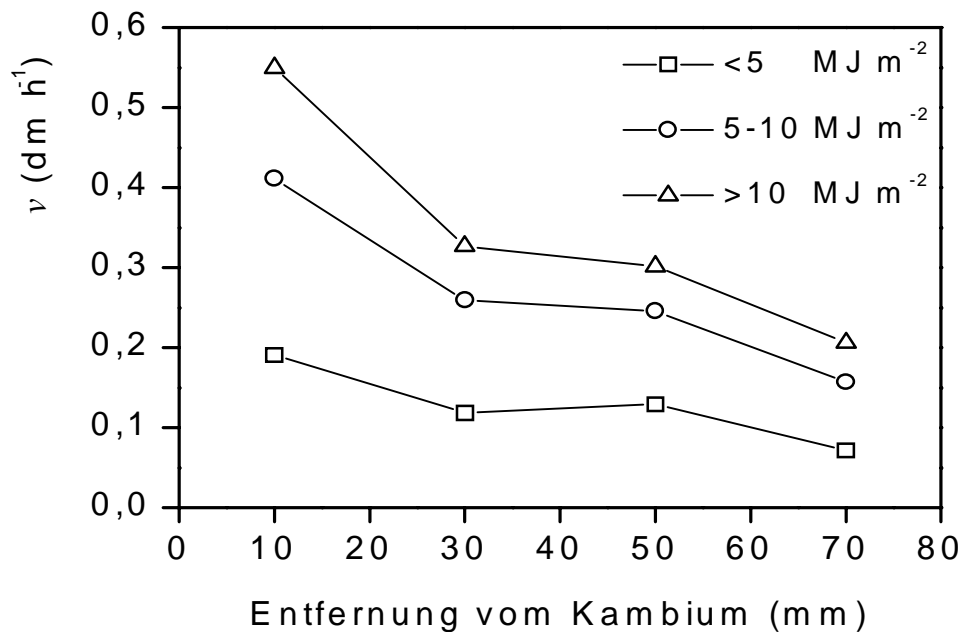


Abbildung 33. Die Änderung der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt der Lehrwald-Buchen vom Kambium bis in 80 mm Entfernung vom Kambium für den Zeitraum 15. Juni - 26. August 1998 (n = 60 Tage). Die Unterschiede zwischen den Datenreihen sind höchst signifikant ($p \leq 0,001$). Die Punkte markieren jeweils die Mitte eines Sensors.

Tabelle 20. Saftflußgeschwindigkeit v unter ansteigenden täglichen Strahlungsdosen (PAR) in verschiedenen Bereichen des wasserleitenden Splintholzes im Zeitraum 15.6-26.8.98. Zusätzlich sind das Sättigungsdefizit der Luft D_{\max} und der rvd -Wert $[(v_{20}-v_{80})/v_{80} = \text{ratio velocity decrease}]$ angegeben. Die Unterschiede in den Zeilen sind jeweils höchst signifikant ($p \leq 0,001$).

v (dm h ⁻¹)	PAR-Klasse (MJ m ⁻²)		
	< 5	5-10	> 10
v_{20}	0,19 ± 0,10	0,41 ± 0,09	0,55 ± 0,08
v_{40}	0,12 ± 0,06	0,26 ± 0,09	0,33 ± 0,13
v_{60}	0,13 ± 0,07	0,25 ± 0,06	0,30 ± 0,06
v_{80}	0,07 ± 0,03	0,16 ± 0,04	0,21 ± 0,06
rvd	1,71	1,56	1,62
D_{\max} (kPa)	0,86	1,80	2,85
PAR (MJ m ⁻²)	3,95	7,78	11,49
n (Tage)	10	28	22

Tabelle 21. Saftflußgeschwindigkeit für den Zeitraum 1.5-14.6.98, gruppiert nach der Tagesdosis PAR. Die Unterschiede in den Zeilen sind jeweils höchst signifikant. Sonstige Angaben wie in **Tabelle 20**.

v (dm h ⁻¹)	PAR-Klasse (MJ m ⁻²)		
	< 5	5-10	> 10
v_{20}	0,09 ± 0,04	0,35 ± 0,13	0,55 ± 0,10
v_{40}	0,10 ± 0,06	0,33 ± 0,11	0,47 ± 0,08
v_{60}	0,07 ± 0,04	0,24 ± 0,09	0,35 ± 0,06
v_{80}	0,05 ± 0,02	0,20 ± 0,07	0,28 ± 0,04
rvd	0,80	0,75	0,96
D_{\max} (kPa)	0,48	1,34	2,32
PAR (MJ m ⁻²)	3,03	7,96	11,34
n (Tage)	4	22	19

Tabelle 22. Saftflußgeschwindigkeit für den Zeitraum 27.8-30.9.98, gruppiert nach der Tagesdosis PAR. Die Unterschiede in den Zeilen sind jeweils signifikant. Tagesdosen größer als 10 MJ m⁻² traten in diesem Zeitraum nicht auf. Sonstige Angaben wie in **Tabelle 20**.

v (dm h ⁻¹)	PAR-Klasse (MJ m ⁻²)		
	< 5	5-10	> 10
v_{20}	0,20 ± 0,09	0,34 ± 0,09	-
v_{40}	0,09 ± 0,06	0,15 ± 0,04	-
v_{60}	0,10 ± 0,05	0,17 ± 0,03	-
v_{80}	0,08 ± 0,04	0,12 ± 0,02	-
<i>rvd</i>	1,50	1,83	-
D _{max} (kPa)	1,21	1,57	-
PAR (MJ m ⁻²)	3,78	6,53	-
n (Tage)	14	12	-

3.4.1. Beschreibung des radialen Trends der Saftflußgeschwindigkeit durch eine Funktion

Ein Ziel der Untersuchung war es, u.a. eine Funktion zu erstellen, die es gestatten würde, den Saftfluß eines Baumes beim Einsatz von Saftflußsensoren nach GRANIER mit einer höheren Genauigkeit als bei der bisherigen Vorgehensweise abzuschätzen. Gleichzeitig könnte der Meßaufwand durch den Einsatz eines einzelnen Sensors pro Baum reduziert werden, ohne die Aussagekraft zu mindern. In der Vergangenheit wurde, im Gegensatz zu dieser Arbeit, meist nur mit einem Sensor die v im äußersten Splintholz gemessen und für die Quantifizierung des Volumenstroms unter der Annahme eines homogenen Flusses auf das übrige Splintholz übertragen.

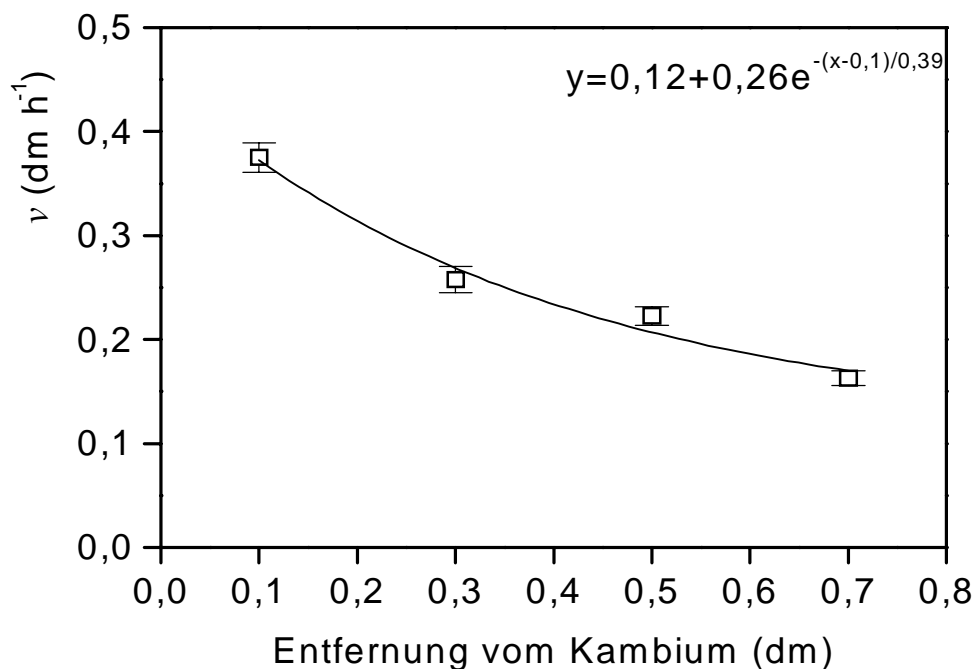


Abbildung 34. Tagesmittelwert der Saftflußgeschwindigkeit in den verschiedenen Splintholzbereichen ($m \pm se$, $n = 140$ Tage). Die Funktion beschreibt die mittlere v -Abnahme mit zunehmender Entfernung vom Kambium für die vier Lehrwald-Buchen.

Eine Regression der Tagesmittelwerte der v lieferte schließlich eine Exponentialfunktion (Gleichung 27) (**Abbildung 34**), die es gestattet, den Saftfluß im älteren Splintholz abzuschätzen, und zwar alleine basierend auf den Meßwerten im jüngsten Splint. Zur Ermittlung der Saftflußgeschwindigkeit in einer beliebigen Entfernung x vom Kambium muß nur noch der v_{20} -Meßwert eingesetzt werden.

$$y = 0,12 - v_{20} \cdot e^{\frac{-(x-0,1)}{0,39}} \quad [27]$$

- y = v in der Entfernung x vom Kambium [dm h^{-1}]
 x = Entfernung vom Kambium [dm]
 v_{20} = v in 0-20 mm Entfernung vom Kambium [dm h^{-1}]

3.4.2. Schätzung des Saftflusses mit Hilfe einer den radialen Trend beschreibenden Funktion

Basierend auf Gleichung 27 kann der Saftfluß im Stamminnern einer Buche abgeschätzt werden. Die Gleichung schätzt die Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im Stamminnern. Der Saftfluß wird durch Rotation des Integrals der Funktion um das Stammzentrum ermittelt (Herleitung siehe Anhang):

$$Q_{f(v_{20})} = \pi \cdot (r^2 - r_i^2) \cdot 0,12 + 2\pi \cdot v_{20} \cdot 0,39 \cdot e^{\frac{-(r-0,1)}{0,39}} \cdot \left[e^{\frac{r}{0,39}} \cdot (r - 0,39) - e^{\frac{r_i}{0,39}} \cdot (r_i - 0,39) \right] \quad [28]$$

- r = Radius des Stammes [dm]
 r_i = Radius bis zum innersten Sensor [dm]
 π = Kreiskonstante 3,14
 v_{20} = v in 0-20 mm Entfernung vom Kambium [dm h^{-1}]

Die Quantifizierung des durch den Stamm fließenden Saftvolumens kann somit auf drei Wegen erfolgen:

1. Durch separate Ermittlung der Saftflußgeschwindigkeit in verschiedenen Bereichen des Splintholzes. Hierbei wird jeder Splintholzabschnitt als ein konzentrisch um das Mark gebildeter Teilkreis angesehen. Das durch den Stammquerschnitt fließende Volumen wird durch einfache Multiplikation der jeweiligen Saftflußgeschwindigkeit mit der entsprechenden Splintholzfläche ermittelt. Symbol Q_{0-80} .
2. Durch Ermittlung der Saftflußgeschwindigkeit mit nur einem Sensor und Extrapolation auf das gesamte Splintholz unter Annahme eines homogenen Flusses. Dies ist der „traditionelle“ Ansatz. Symbol Q_{v20} .
3. Durch Anwendung der den Trend der Saftflußgeschwindigkeit im Splintholz beschreibenden Funktion (Gleichung 28). Symbol $Q_{f(v_{20})}$.

Am Beispiel eines Saftfluß-Tagesgangs (04.05.98) für Buche #5 auf dem Universitätsgelände soll dies verdeutlicht werden (**Abbildung 35**). Die Tagesmittelwerte für Q_{v20} , Q_{0-80} und $Q_{f(v_{20})}$ sind 8,05, 6,10 und 6,17 $\text{m}^3 \text{h}^{-1}$. Im Tagesmaximum war $Q_{f(v_{20})}$ jedoch kleiner als Q_{0-80} . Die Funktion liefert für dieses Beispiel eine nur 1%ige Überschätzung des Saftfluß-Tagesmittels für die äußersten 80 mm Splintholz ($Q_{f(v_{20})}$) im Vergleich zum in diesem Bereich tatsächlich gemessenen Saftfluß (Q_{0-80}). Demgegenüber

weichen die durch einfache Interpolation des Saftflusses im jüngsten Splint (0-20 mm Entfernung vom Kambium) auf das gesamte Splintholz (hier: 0-80 mm) gewonnenen Daten (Q_{v20}) um +24% vom Q_{0-80} -Tagesmittel ab. Im Mittel des gesamten Untersuchungszeitraums sind die Verhältnisse umgekehrt. Hier liefert die Schätzfunktion die schlechteren Vorhersagen. Sie unterschätzt den tatsächlichen Saftfluß um 20% gegenüber einer nur 1%igen Unterschätzung durch Q_{v20} (**Abbildung 36**).

Für den Standort Lehrwald besitzt die Schätzfunktion eine im gesamten Untersuchungszeitraum höhere Aussagekraft als unter Annahme eines homogenen Flusses im gesamten Stammquerschnitt. Die Abweichung des Tagesmittels vom tatsächlich gemessenen Saftfluß Q_{0-80} ist +5% im Gegensatz zu +10% für Q_{v20} (**Abbildung 37**). Die Tageshöchstwerte von Q_{0-80} und $Q_{f(v20)}$ waren sogar nahezu deckungsgleich.

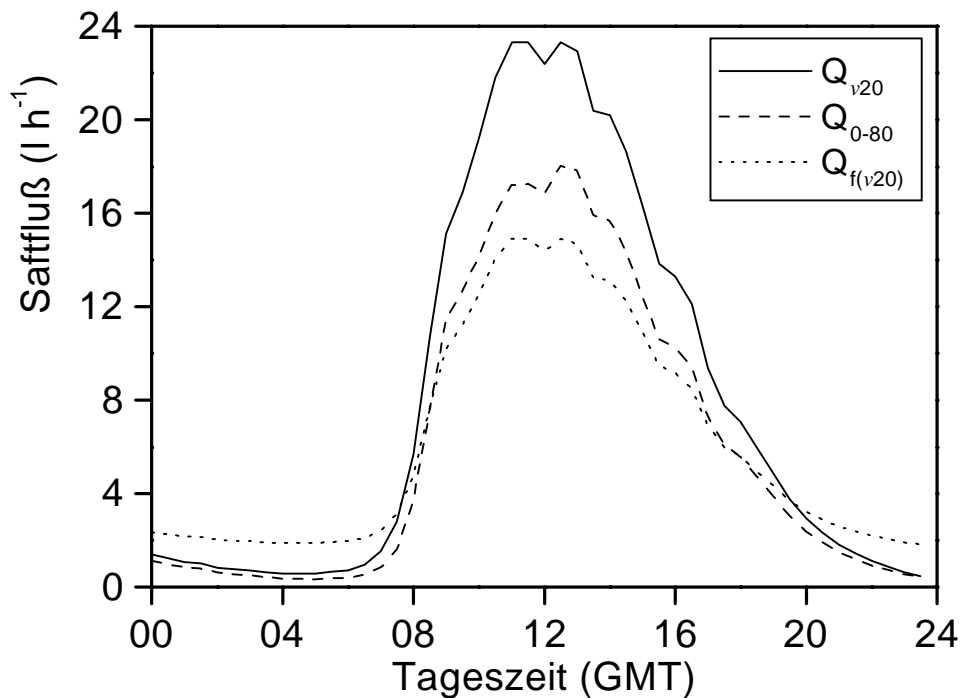


Abbildung 35. Mit verschiedenen Ansätzen errechneter Saftfluß (Q) der Buche #5 an einem Tag Anfang Mai 1998. Die Kurven geben den Saftfluß im Tagesgang wieder. Die drei Ansätze sind wie folgt definiert: Q_{v20} , d.h. Interpolation von v_{20} auf das gesamte Splintholz unter Annahme einer homogenen Saftflußgeschwindigkeit im gesamten Stammquerschnitt; Q_{0-80} , d.h. Messung der Saftflußgeschwindigkeit im Splintholz mit vier Sensoren und Summierung der Ergebnisse sowie $Q_{f(v20)}$, d.h. Interpolation von v_{20} auf das gesamte Splintholz mit der die radiale Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit beschreibenden Funktion (Gleichung 28).

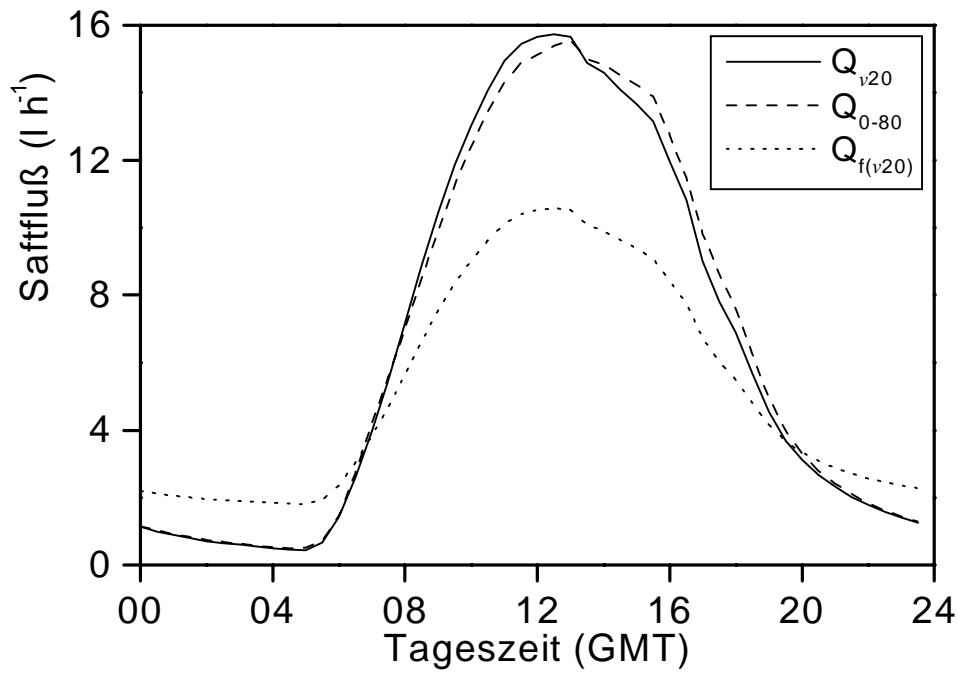


Abbildung 36. Vergleich des mit verschiedenen Ansätzen errechneten mittleren Tagesgangs des Safflusses der Buche #5 in der Vegetationsperiode 1998. Dargestellt sind der Safffluß basierend auf Q_{v20} , Q_{0-80} , und $Q_{f(v20)}$. Erläuterungen im Text und in **Abbildung 35**.

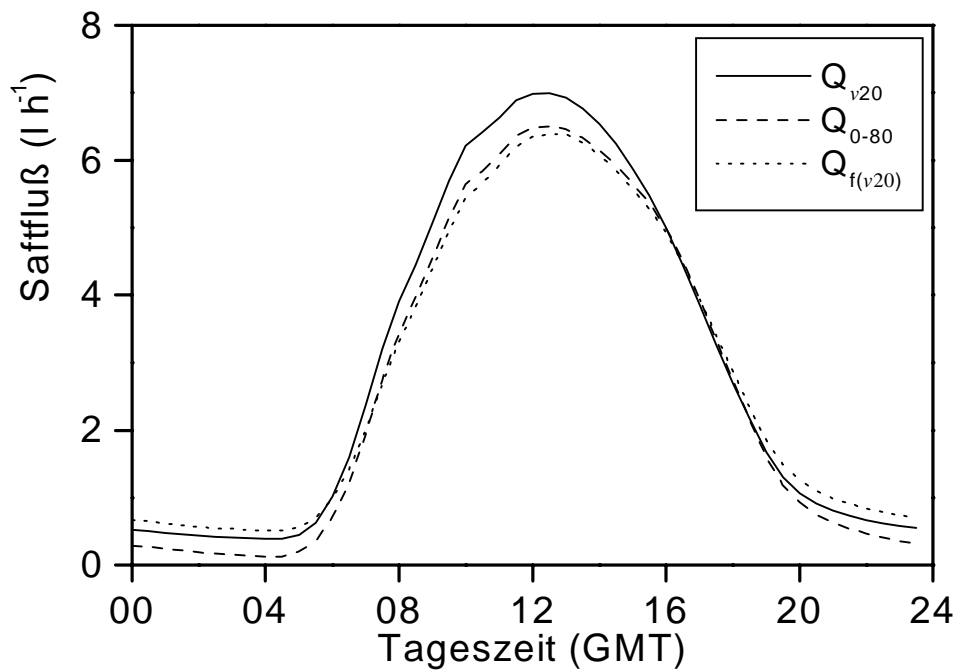


Abbildung 37. Vergleich des mit verschiedenen Ansätzen ermittelten mittleren Tagesgangs des Safflusses der Lehrwald-Buchen in der Vegetationsperiode 1998. Dargestellt sind der Safffluß basierend auf Q_{v20} , Q_{0-80} und $Q_{f(v20)}$. Erläuterungen im Text und in **Abbildung 35**.

3.5. Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit

3.5.1. Wasserpotential distaler Zweige

Der Tagesgang des Wasserpotentials Ψ wurde an distalen Zweigen der Buchen #1 und #4 im vier Wochen Rhythmus zwischen Mai und Ende September 1998 gemessen. Das Wasserpotential distaler Zweige zeigte an allen Versuchstagen den gleichen Tagesgang wie die Saftflußgeschwindigkeit. Dies soll am Beispiel eines Tages verdeutlicht werden (**Abbildung 38**). Die Saftflußgeschwindigkeit spiegelt deutlich die starke Absenkung des Wasserpotentials von -0,77 auf -2,19 MPa am frühen Morgen zwischen 5:30 und 6:30 Uhr GMT wieder. Gleichzeitig mit der Ψ -Abnahme war eine Erhöhung der Saftflußgeschwindigkeit von 0,03 auf 0,18 dm h⁻¹ zu beobachten.

Beide Bäume zeigen im Tagesmittel ähnliche Werte. Niedrigste Wasserpotentialwerte im Tagesmittel wurden jeweils im August gemessen, höchste Werte im Mai und September (**Abbildung 39**). Das absolute Minimum lag bei beiden Bäumen bei -2,60 MPa (-2,61 und -2,59 MPa) und wurde ebenfalls im August erreicht. Die Klimadaten der einzelnen Versuchstage befinden sich im Anhang (**Tabelle 37**).

Das *Predawn*-Wasserpotential (Ψ_{pd}) ist bei den beiden untersuchten Buchen von ähnlicher Größenordnung (**Abbildung 40**). Im Juni und Juli konnten bei Baum #4 niedrigere, im August und September etwas höhere Ψ_{pd} -Werte gemessen werden.

Der Vergleich mit den Saftflußdaten der jeweiligen Meßtage zeigt ein starkes Absinken des Wasserpotentials zwischen Mai und August bei gleichzeitig ab Juni geringfügig sinkendem Saftfluß. Im September ist bei beiden Meßgrößen ein deutlicher Einbruch hin zu niedrigerem Saftfluß und Wasserpotential zu erkennen (**Abbildung 41**).

Wasserpotential und Saftfluß geben auch Auskunft über den stamminternen Wasserspeicher und dessen Gebrauch durch die Ausprägung einer Hystereseschleife in der graphischen Darstellung (**Abbildung 42 - Abbildung 46**). Während im Mai beide Bäume im Lehrwald eine sehr enge Hysterese zeigen (**Abbildung 42**), ist am Ende der Vegetationsperiode eine deutliche Schleifenbildung erkennbar (**Abbildung 46**).

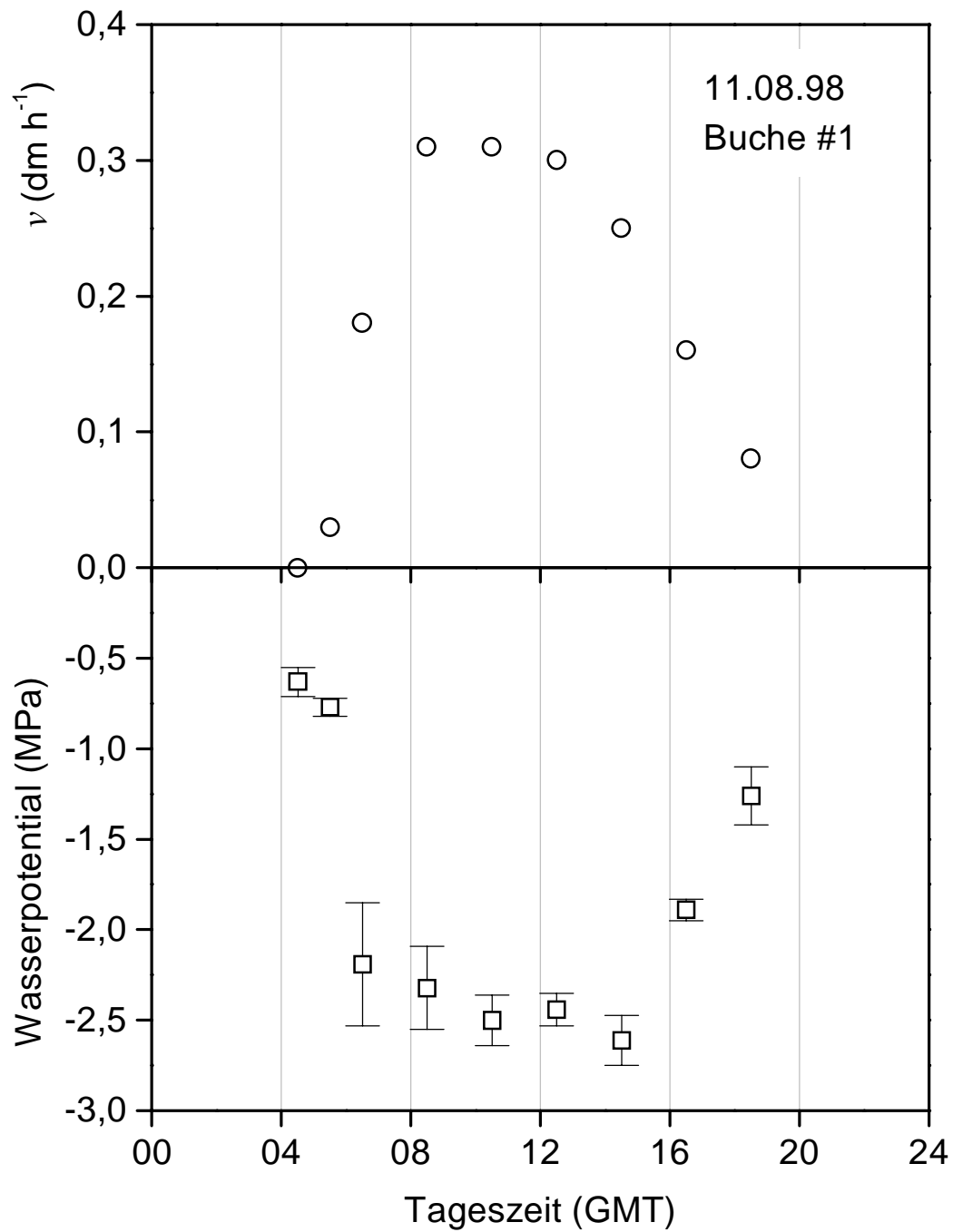


Abbildung 38. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit an der Stammbasis (oben) und des Wasserpotentials (unten; $\text{me} \pm \text{sd}$, $n = 9$) distaler Zweige der Krone für Buche #1 am 11.08.1998. Zur Verdeutlichung sind nur die den Ψ -Messpunkten entsprechenden v -Messwerte eingezeichnet.

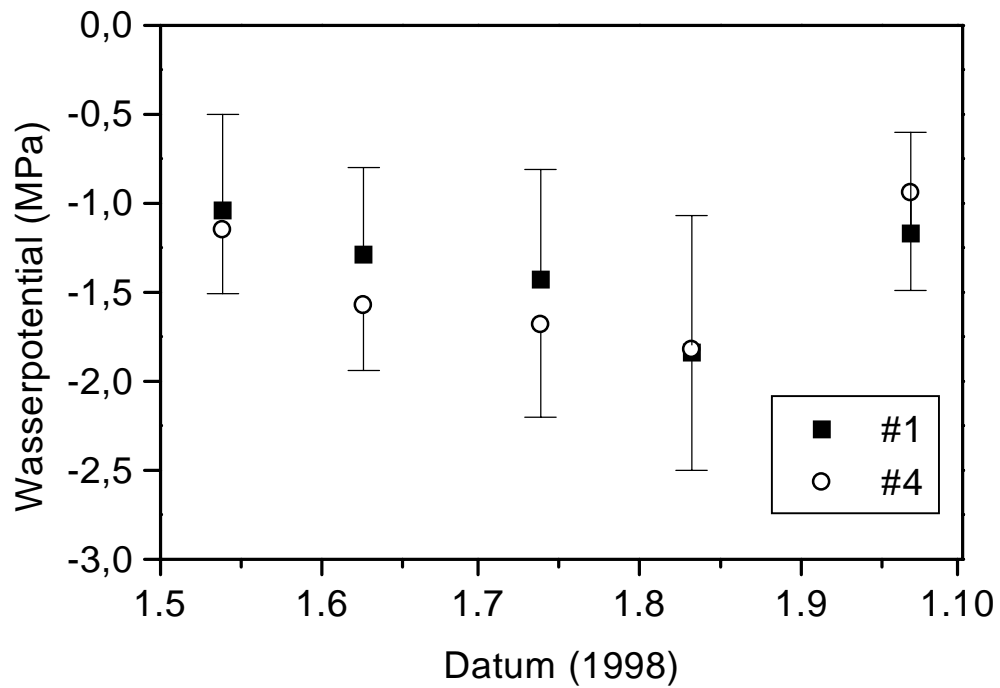


Abbildung 39. Tagesmittel des Wasserpotentials distaler Zweige aus der Krone der Buchen #1 und #4 im Lehrwald im Zeitraum Mai bis September 1998 ($me \pm sd$, jeweils $n = 9$). Beide Bäume zeigen den gleichen Trend mit einem sinkenden Wasserpotential bis Mitte August und einem Anstieg auf bzw. über den Anfangswert im September.

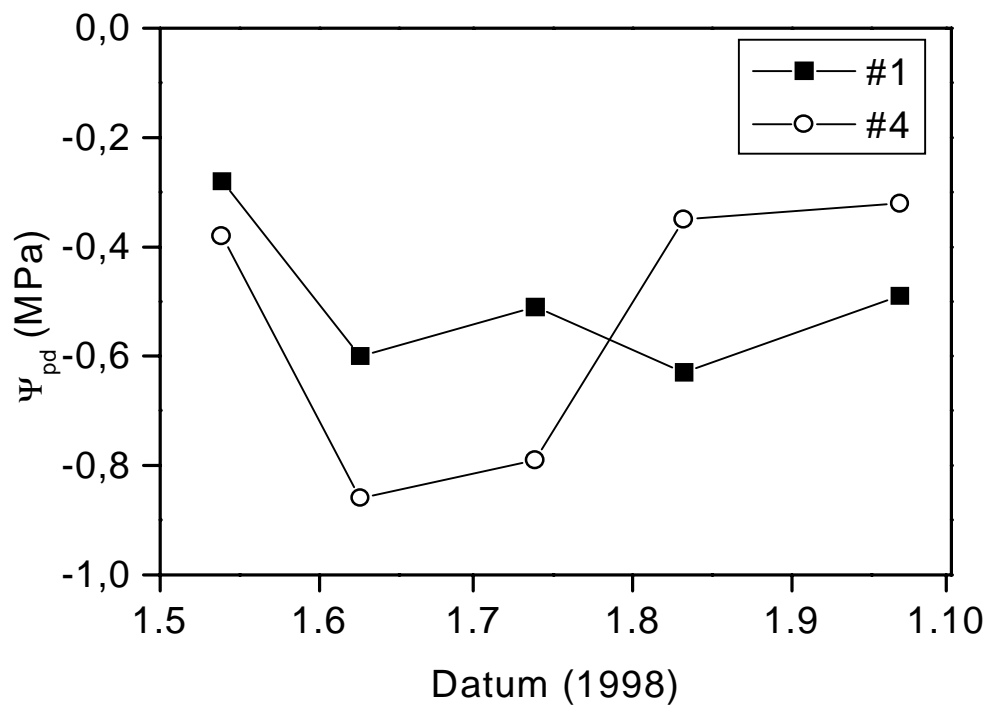


Abbildung 40. Predawn-Wasserpotential (Ψ_{pd}) distaler Zweige aus der Krone der Buchen #1 und #4 im Zeitraum Mai bis September 1998. Die Messung erfolgte jeweils um 4:00 Uhr (GMT).

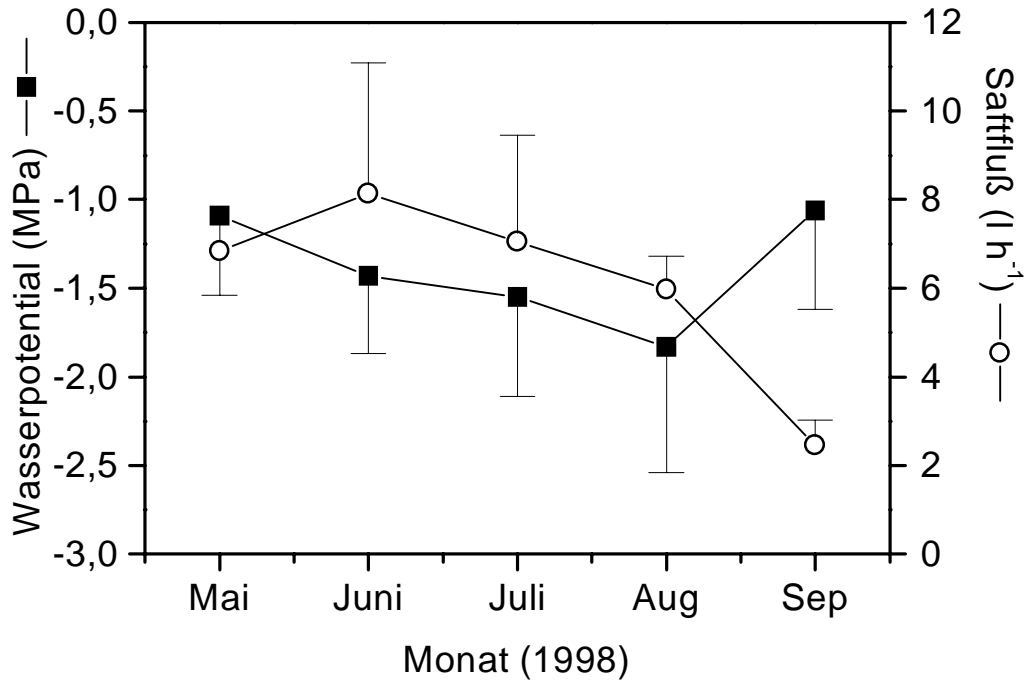


Abbildung 41. Wasserpotential ($me \pm sd$, $n = 18$) und Saftfluß der Buchen #1 und #4 im Lehrwald im Zeitraum Mai-September 1998. Die Saftflußwerte sind jeweils die Tagesmittel ($\pm sd$, $n = 18$) der Tage, an denen auch \blacksquare gemessen wurde.

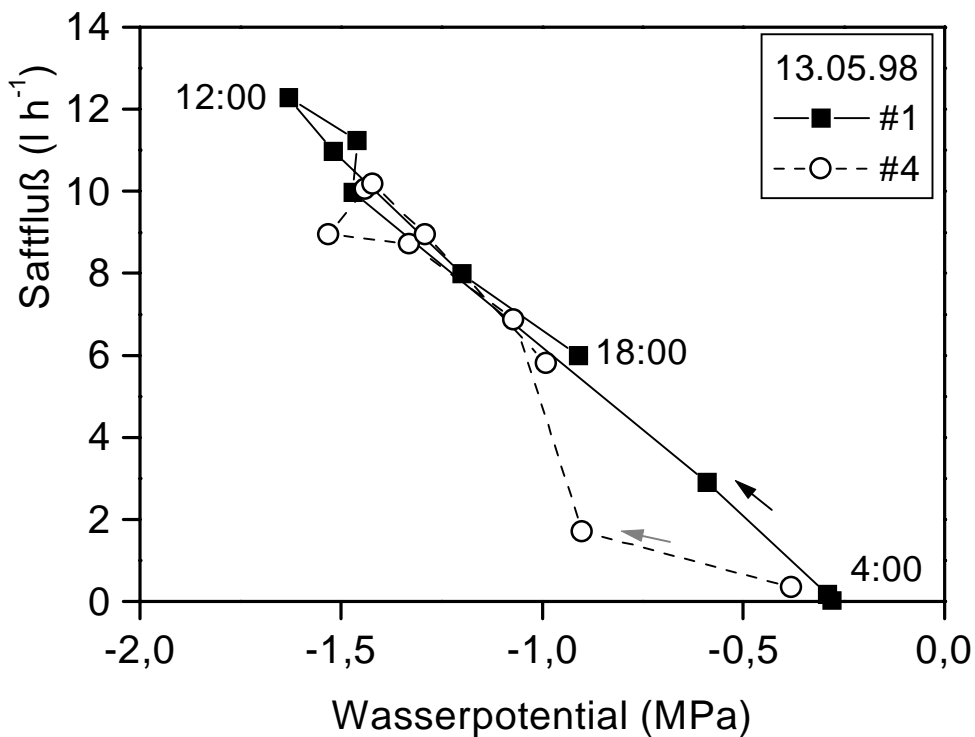


Abbildung 42. Wasserpotential- und Saftflußtagesgang im Mai bei Buche #1 und #4 im Lehrwald. Zeitangaben sind GMT.

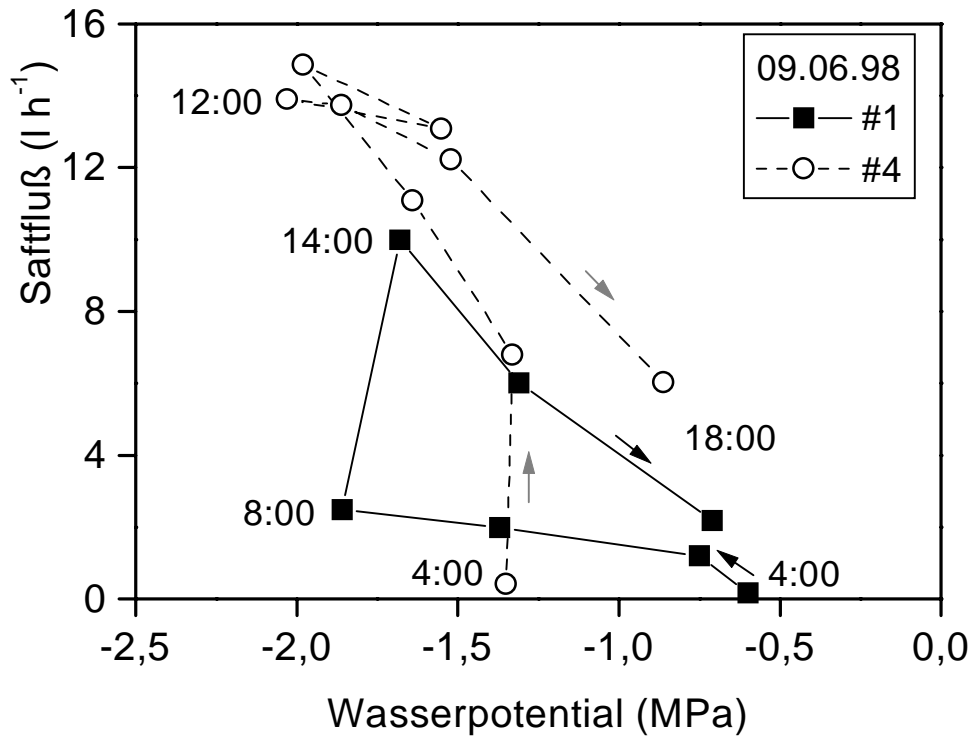


Abbildung 43. Wasserpotential- und Saftflußtagesgang im Juni bei Buche #1 und #4 im Lehrwald. Bei Buche #1 konnten um 10 und 12 Uhr (GMT) keine Saftflußmessungen durchgeführt werden.

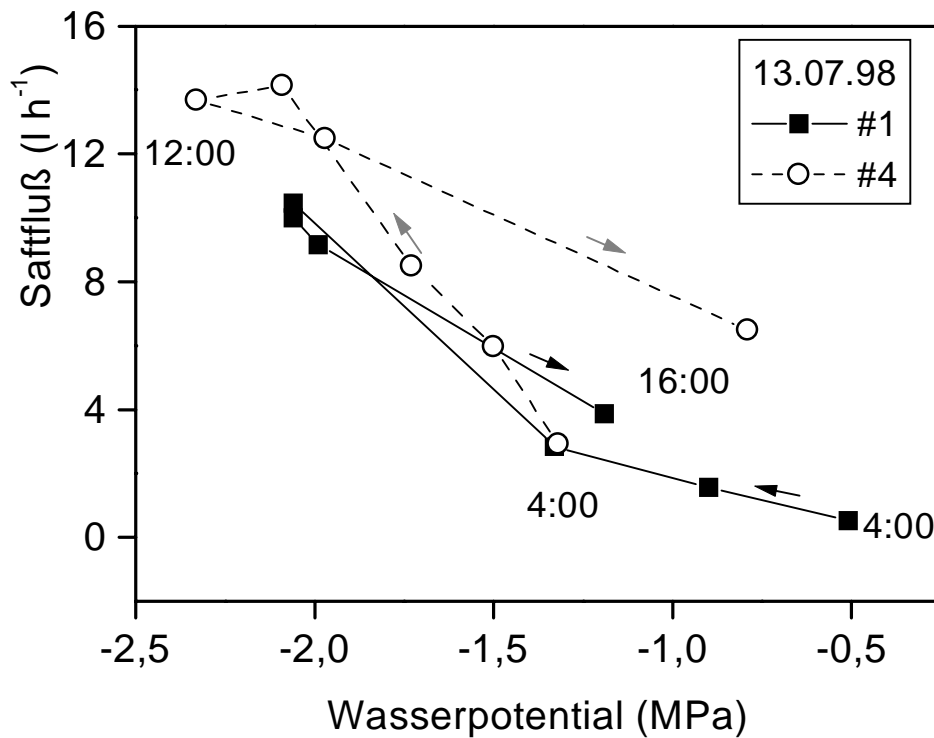


Abbildung 44. Wasserpotential- und Saftflußtagesgang im Juli bei Buche #1 und #4 im Lehrwald. Um 8 und 18 Uhr (GMT) wurden keine \square -Messungen durchgeführt.

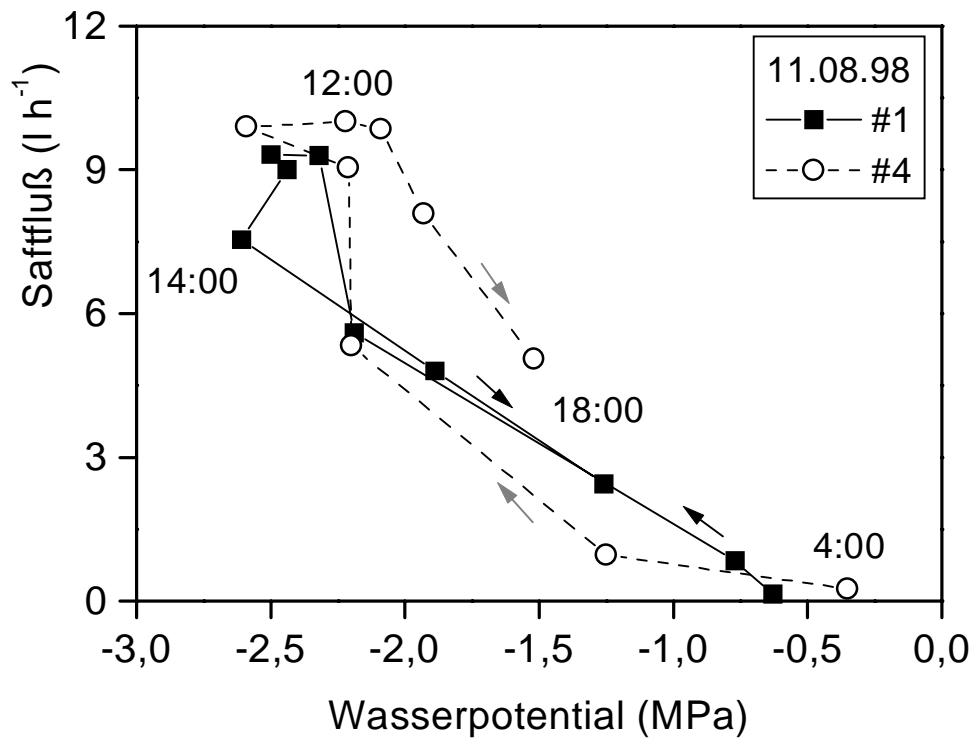


Abbildung 45. Wasserpotential- und Saftflußtagesgang im August bei Buche #1 und #4 im Lehrwald. Zeitangaben sind GMT.

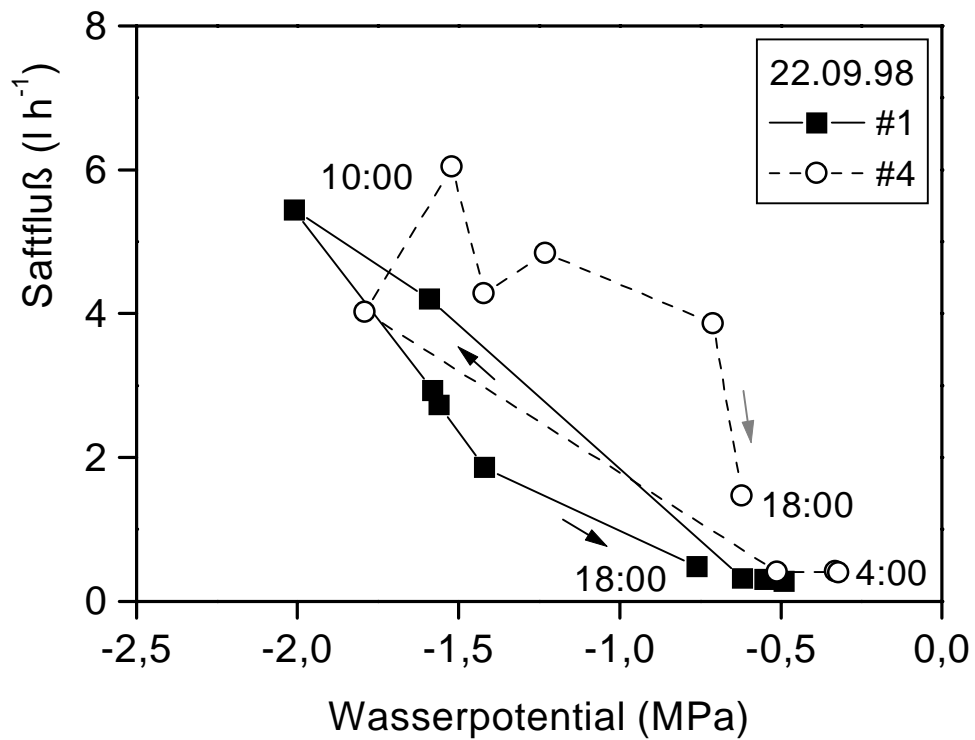


Abbildung 46. Wasserpotential- und Saftflußtagesgang im September bei Buche #1 und #4 im Lehrwald. Zeitangaben sind GMT.

3.5.2. Hydraulische Leitfähigkeit des Gefäßsystems

Im Laufe der Vegetationsperiode sind deutliche Unterschiede in der hydraulischen Leitfähigkeit zu erkennen (**Abbildung 47 - Abbildung 51**). Die hydraulische Leitfähigkeit wird graphisch aus der Beziehung zwischen Saftfluß und Wasserpotentialdifferenz ($\Delta \Psi = \Psi - \Psi_{pd}$) ermittelt. Zwischen Mai und Juni 1998 ändert sich die hydraulische Leitfähigkeit nur geringfügig hin zu höheren Werten im Juni. Von Mai bis Juli sinken die Werte von im Mittel $2,53 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ für beide Bäume (#1 und 4) um 26% auf im Mittel $1,87 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$. Im gesamten Zeitraum, von Mai bis Ende September 1998, nimmt die hydraulische Leitfähigkeit der beiden untersuchten Buchen um 64% auf im Mittel $0,91 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ ab (**Tabelle 23**).

Aufgrund der hohen hydraulischen Leitfähigkeit im Mai kann ein verhältnismäßig hohes Wasserpotential von -1,10 MPa zu einem hohen Saftfluß (Q_{0-80}) von $5,31 \text{ l h}^{-1}$ führen. Während der Monate Juni, Juli und August sinkt das Wasserpotential stetig auf ein Minimum von -1,83 MPa im August ab. Gleichzeitig reagiert der Saftfluß mit einer leichten Reduzierung ($4,38, 4,31, 4,17 \text{ l h}^{-1}$ von Juni bis August). Es sei noch einmal angemerkt, daß der Saftfluß im Tagesgang mit sinkendem Ψ steigt! Im September schließlich erreicht das Wasserpotential mit -1,06 MPa Werte von ähnlicher Größenordnung wie im Mai, der Saftfluß ist jedoch durch das Minimum in der hydraulischen Leitfähigkeit des Gefäßsystems mit $2,07 \text{ l h}^{-1}$ auf fast ein Drittel der Maiwerte reduziert (**Abbildung 41, Abbildung 52**).

Tabelle 23. Hydraulische Leitfähigkeit der Buchen #1 und #4 im Laufe der Vegetationsperiode 1998. Angegeben sind neben der Steigung der Regressionsgeraden die jeweiligen Regressionskoeffizienten mit dem zugehörigen Signifikanzniveau (siehe Abbildungen). Der hydraulische Widerstand r_h ist der Kehrwert der Leitfähigkeit.

	Datum 1998	13.5	9.6	13.7	11.8	22.9
#1	Steigung	-8,82029	-7,0803	-6,65277	-4,50712	-3,17452
	Regressions- koeffizient	-0,99646 ***	-0,84138 *	-0,9712 ***	-0,95555 ***	-0,94892 ***
	$k_h (\text{m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1})$	$2,45 \cdot 10^{-12}$	$1,97 \cdot 10^{-12}$	$1,85 \cdot 10^{-12}$	$1,25 \cdot 10^{-12}$	$0,88 \cdot 10^{-12}$
	$r_h (\text{Pa s m}^{-3})$	$4,08 \cdot 10^{11}$	$5,08 \cdot 10^{11}$	$5,41 \cdot 10^{11}$	$8,00 \cdot 10^{11}$	$11,3 \cdot 10^{11}$
#4	Steigung	-9,33003	-9,69339	-6,75785	-4,95032	-3,399
	Regressions- koeffizient	-0,93609 ***	-0,74219 *	-0,8142 *	-0,88328 **	-0,85862 **
	$k_h (\text{m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1})$	$2,59 \cdot 10^{-12}$	$2,69 \cdot 10^{-12}$	$1,88 \cdot 10^{-12}$	$1,38 \cdot 10^{-12}$	$0,94 \cdot 10^{-12}$
	$r_h (\text{Pa s m}^{-3})$	$3,86 \cdot 10^{11}$	$3,72 \cdot 10^{11}$	$5,32 \cdot 10^{11}$	$7,25 \cdot 10^{11}$	$10,6 \cdot 10^{11}$

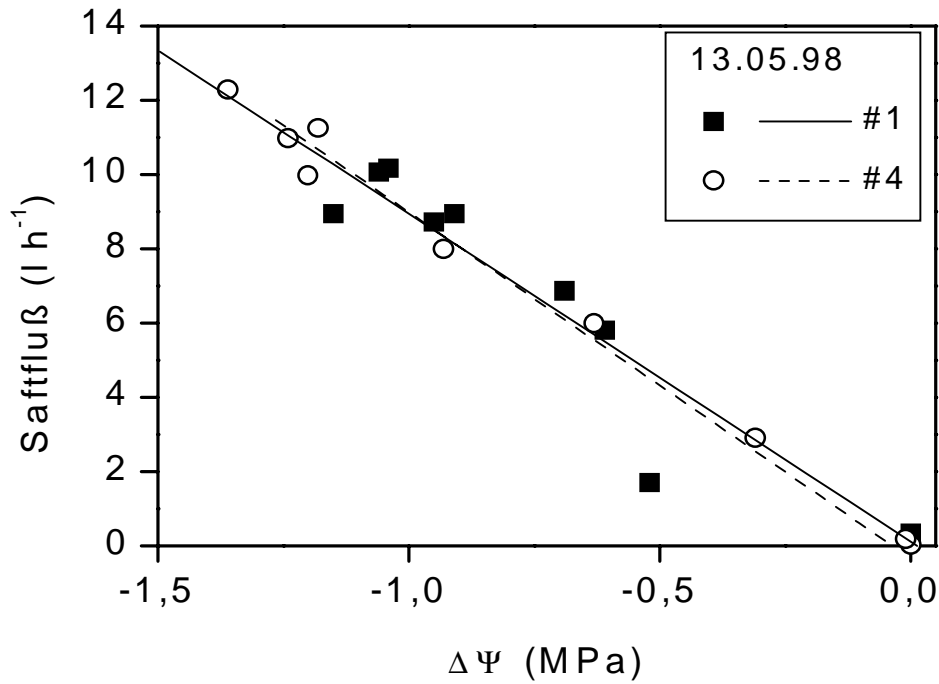


Abbildung 47. Beziehung von Saffluß und Wasserpotentialdifferenz ($\Delta \Psi = \Psi - \Psi_{pd}$) distaler Zweige der Buchen #1 und 4 am 13.05.98. Die lineare Regression dient der Abschätzung der hydraulischen Leitfähigkeit des Gefäßsystems ($r^2 = 0,99$ *** für #1 und $0,88$ *** für #4).

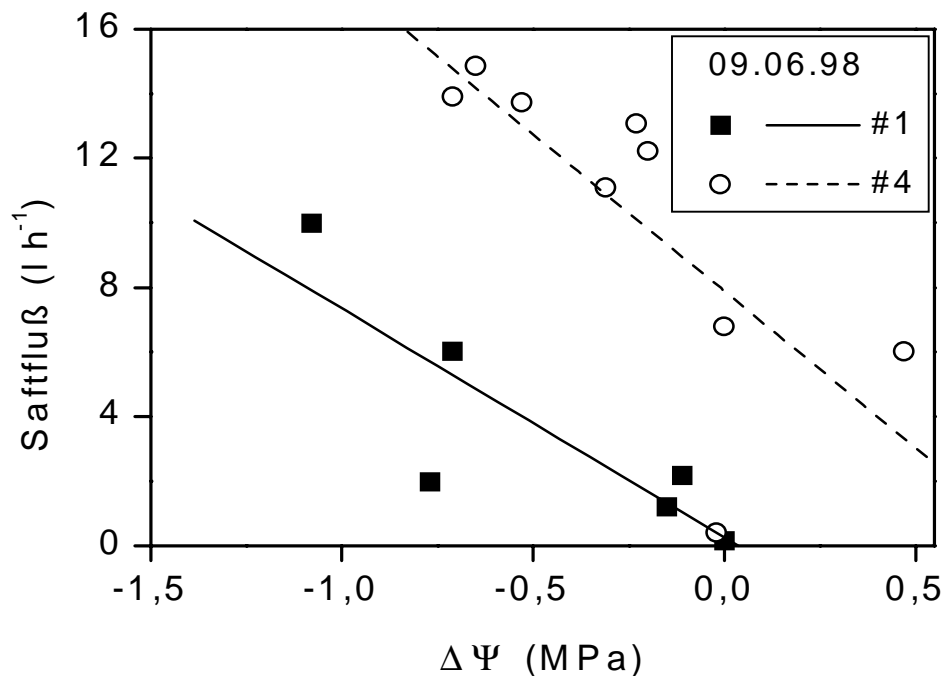


Abbildung 48. Beziehung von Saffluß und Wasserpotentialdifferenz ($\Delta \Psi = \Psi - \Psi_{pd}$) der Buchen #1 und 4 am 09.06.98. Die lineare Regression dient der Abschätzung der hydraulischen Leitfähigkeit des Gefäßsystems ($r^2 = 0,71$ * für #1 und $0,55$ * für #4).

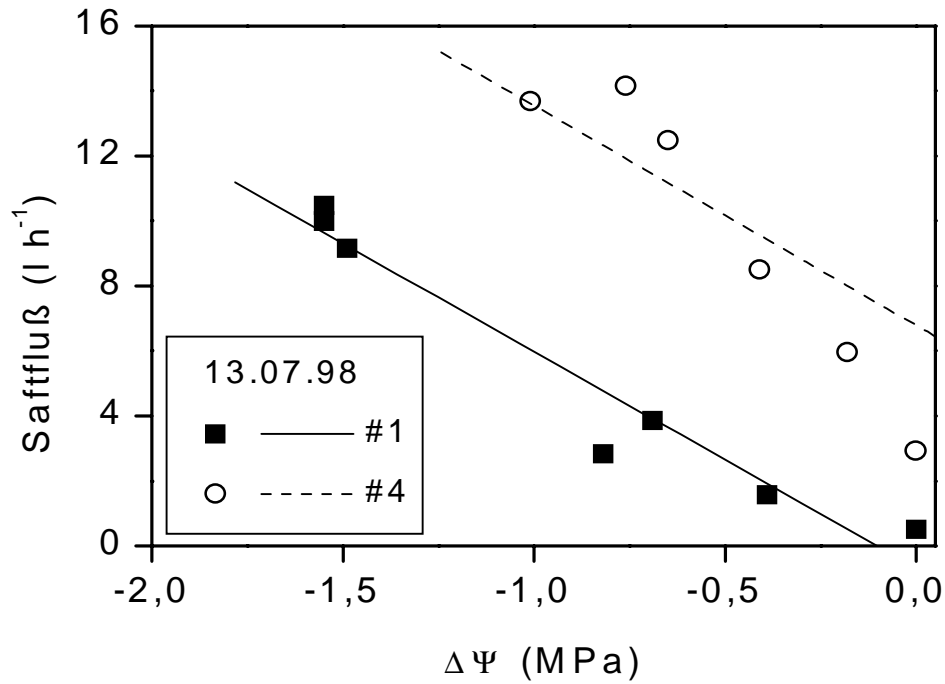


Abbildung 49. Beziehung von Saftfluß und Wasserpotentialdifferenz ($\Delta\Psi = \Psi - \Psi_{pd}$) der Buchen #1 und 4 am 13.07.98. Die lineare Regression dient der Abschätzung der hydraulischen Leitfähigkeit des Gefäßsystems ($r^2 = 0,94$ *** für #1 und $0,66$ * für #4).

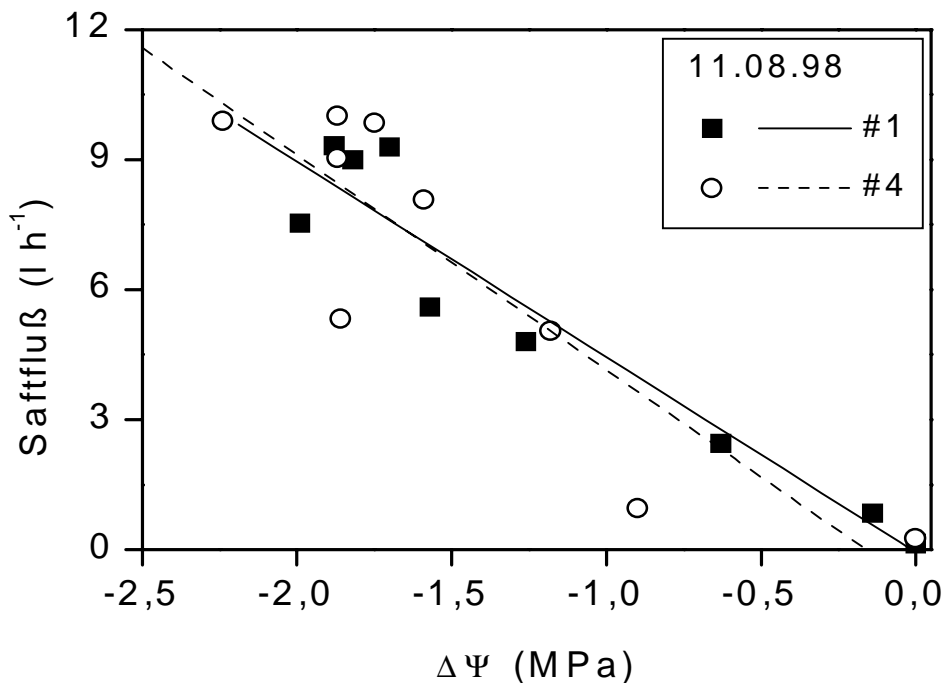


Abbildung 50. Beziehung von Saftfluß und Wasserpotentialdifferenz ($\Delta\Psi = \Psi - \Psi_{pd}$) der Buchen #1 und 4 am 11.08.98. Die lineare Regression dient der Abschätzung der hydraulischen Leitfähigkeit des Gefäßsystems ($r^2 = 0,91$ *** für #1 und $0,78$ ** für #4).

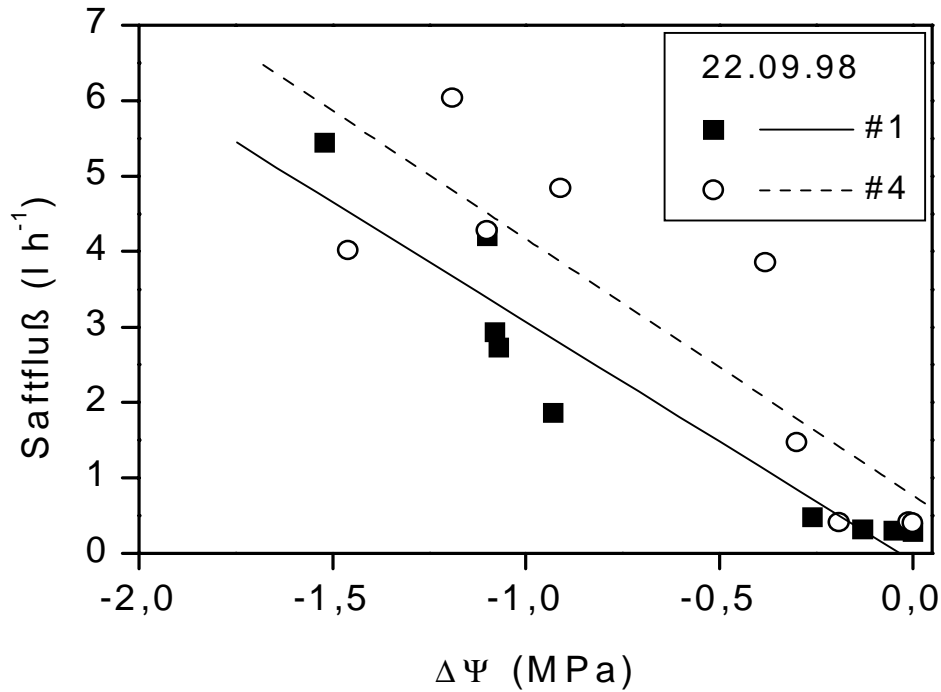


Abbildung 51. Beziehung von Saftfluß und Wasserpotentialdifferenz ($\Delta\Psi = \Psi - \Psi_{pd}$) der Buchen #1 und 4 am 22.09.98. Die lineare Regression dient der Abschätzung der hydraulischen Leitfähigkeit des Gefäßsystems ($r^2 = 0,90$ *** für #1 und $0,74$ ** für #4).

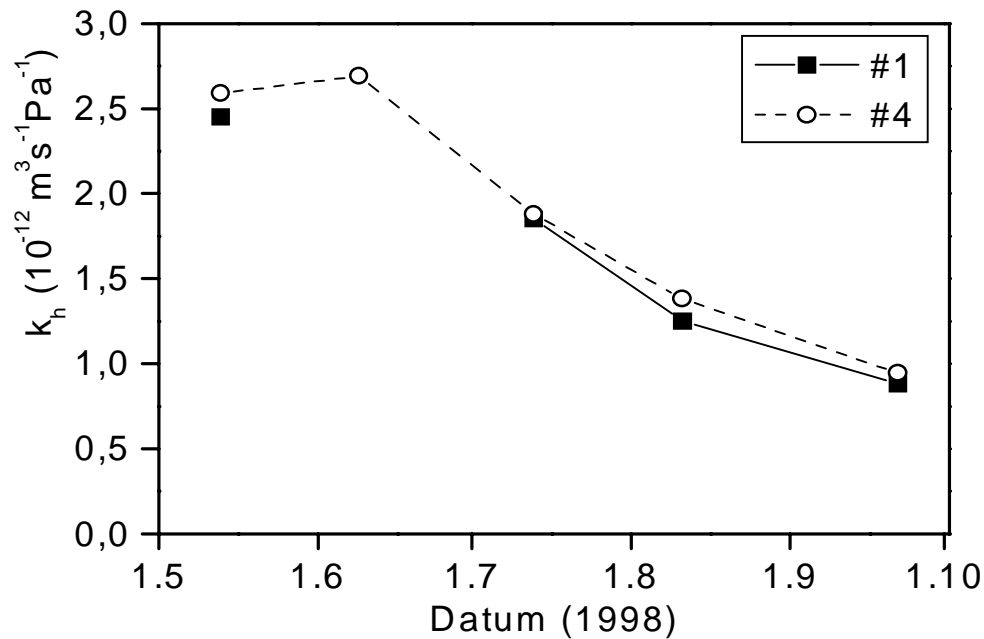


Abbildung 52. Die hydraulische Leitfähigkeit der Buchen # 1 und #4 im Zeitraum Mai bis Ende September 1998. Der Juni-Meßwert für Baum #1 ist nicht eingezeichnet, da aufgrund eines technischen Defekts in diesem Fall keine mittäglichen Saftflußdaten vorliegen.

3.6. Evapotranspiration und Bestandestranspiration

Die in der Meteorologie und Hydrologie übliche Einheit für die Verdunstung ist mm ($= \square \text{ m}^{-2}$), eventuell mit einem Zeitbezug pro Tag, Monat oder Jahr. Für Vergleichszwecke muß der pro Baum gemessene Saftfluß zuerst auf eine Bodenfläche von 1 m^2 bezogen werden, da die Saftflußdaten der einzelnen Buchen jeweils auf die untersuchte Brusthöhenquerschnittsfläche bezogen sind (**Tabelle 24**). Diese macht im Mittel der vier Lehrwald-Buchen 51% der gesamten Brusthöhenquerfläche aus (siehe **Tabelle 16**). Bei einer Gesamtfläche von 34 m^2 Holz pro Hektar (Querschnittsfläche in Brusthöhe, siehe 2.5.2) sind das $17,21 \text{ m}^2$ wasserleitendes Splintholz pro Hektar im Lehrwald.

Tabelle 24. Zusammenstellung der Saftflußdaten: Saftfluß pro Baum bezogen auf die untersuchte Splintholzfläche und auf 1 m^2 Querschnittsfläche. Q_{v20} ist der Saftfluß unter Annahme einer im gesamten Splint homogenen Saftflußgeschwindigkeit. Q_{0-80} ist der gemessene Saftfluß. Zum Vergleich sind die Werte der Buche 5 für den Universitätsstandort mitangegeben. Der Mittelwert beruht jeweils nur auf den Werten für die Buchen 1-4.

	Buche 1	Buche 2	Buche 3	Buche 4	Mittelwert	Buche 5
Q_{v20} ($\square \text{ d}^{-1}$ pro Baum)	215	233	132	192	193	308
Q_{0-80} ($\square \text{ d}^{-1}$ pro Baum)	115	150	104	182	138	311
Q_{v20} ($\square \text{ d}^{-1} \text{ m}^{-2}$ Holz)	1583	2245	1590	1569	1747	2298
Q_{0-80} ($\square \text{ d}^{-1} \text{ m}^{-2}$ Holz)	847	1445	1253	1487	1258	2325

Die theoretische oder simulierte Evapotranspiration beträgt im Mittel $2,98 \pm 0,91 \text{ mm d}^{-1}$ für den gesamten Zeitraum ($n = 144$ Tage). Da in diese Berechnung jedoch auch Tage mit Niederschlägen und einer demzufolge nassen Krone einfließen, können diese Werte nicht berücksichtigt werden. Ist die Vegetation naß, wird der stomatäre Widerstand vernachlässigbar, da das Wasser an der Blattoberfläche durch Interzeption verdunstet (MONTEITH 1975, S. 105). Der Datensatz muß daher auf die Tage mit einer trockenen Krone beschränkt werden. Für die trockenen Tage ($n = 95$) ist der Wert mit $3,36 \pm 0,78 \text{ mm d}^{-1}$ etwas höher bei geringerer Standardabweichung. Als „trocken“ wurden Tage mit weniger als $0,5 \text{ mm}$ Niederschlag angesehen (LINDROTH 1985).

Durch Multiplikation der in **Tabelle 24** ermittelten Werte der Transpiration pro m^2 Holz mit der Brusthöhenquerfläche pro m^2 Bestandesfläche ($0,001721 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, siehe oben) ergibt sich die Transpiration pro m^2 Bestandesfläche (**Tabelle 25**). Falls nicht anders angegeben, ist immer, wenn von Transpiration die Rede ist, die Berechnungsgrundlage der gemessene Saftfluß Q_{0-80} .

Tabelle 25. Vergleich zwischen der Bestandstranspiration bezogen auf den Quadratmeter Grundfläche und der simulierten Evapotranspiration ($3,36 \pm 0,78 \text{ mm d}^{-1}$ bzw. 289 mm von Mai bis Ende September). Alle Daten beziehen sich auf Tage mit weniger als 0,5 mm Niederschlag ($n = 95$ Tage).

	T 51%¹		T 100%²		¹T/PET	²T/PET
	(mm d ⁻¹)	(mm)	(mm d ⁻¹)	(mm)		
Q_{v20}	3,66 ± 1,27	289	7,23 ± 2,51	572	1,00	1,97
Q₀₋₈₀	2,61 ± 0,91	206	5,16 ± 1,80	408	0,71	1,41
Q_{f(v20)}	3,08 ± 0,74	243	6,08 ± 1,459	481	0,84	1,66

¹ Als wasserleitend werden nur 50,63% der Grundfläche angesehen, also $17,21 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

² Die gesamte Bestandesgrundfläche ($34 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) wird als wasserleitend betrachtet.

Nachfolgend ist die Beziehung zwischen der PET und der Transpiration graphisch dargestellt (**Abbildung 53**). Die mittlere Tagestranspiration der einzelnen Monate der Vegetationsperiode 1998 ist in der **Abbildung 54** zusammen mit der mittleren PET und der mittleren Tagesdosis der Nettostrahlung (R_N) dargestellt. Die Verdunstungsparameter T und PET verlaufen parallel zur einfallenden Strahlungsdosis. Höchste Werte wurden in allen Fällen im Juni erreicht. Die Transpiration war im Mai nur wenig kleiner als im Juni; ein deutlich niedrigeres Niveau wurde im Hochsommer, im Juli und August, erreicht. Die PET dagegen war im August nur geringfügig niedriger als im Mai. Im September waren die niedrigsten Werte zu verzeichnen. Eine detaillierte Darstellung bietet **Abbildung 55**. Im zeitlichen Verlauf stimmen T und PET sehr gut überein. Die Transpiration für den gesamten Untersuchungszeitraum vom 1. Mai bis 30. September ($n = 140$) war im Tagesmittel etwas niedriger als für die trockenen Tage ($2,22 \square 1,00 \text{ mm d}^{-1}$), die Summe für diesen Zeitraum ist mit 310 mm aber deutlich höher. Sie übersteigt auch die Niederschlagssumme von 249 mm für diese Periode.

Aus der zeitlichen Verteilung von Niederschlag und Verdunstung ergibt sich der Gebietsabfluß. Die höchsten potentiellen Verdunstungsraten treten im Lehrwald im Mai und August 1998 auf (**Abbildung 56**). Höchste Transpirationswerte finden sich im Mai und Juni. Insgesamt deckt sich der Verlauf der Verdunstungsparameter sehr gut mit der einfallenden Nettostrahlung (R_N). Vor allem im Mai und August übersteigen sowohl PET als auch T den Niederschlag deutlich um bis zu 55 mm. Umgekehrt übersteigt der Niederschlag die PET nur im September und Juni 1998 und zwar um 50 mm bzw. 8 mm. Während dieser Monate ist auch die Transpiration höher als die PET: im Juni um 20 mm, im September um 14 mm. Für Juli können keine Angaben zur Transpirationssumme gemacht werden, da nur an 18 von 31 Tagen Saftflußmessungen durchgeführt wurden.

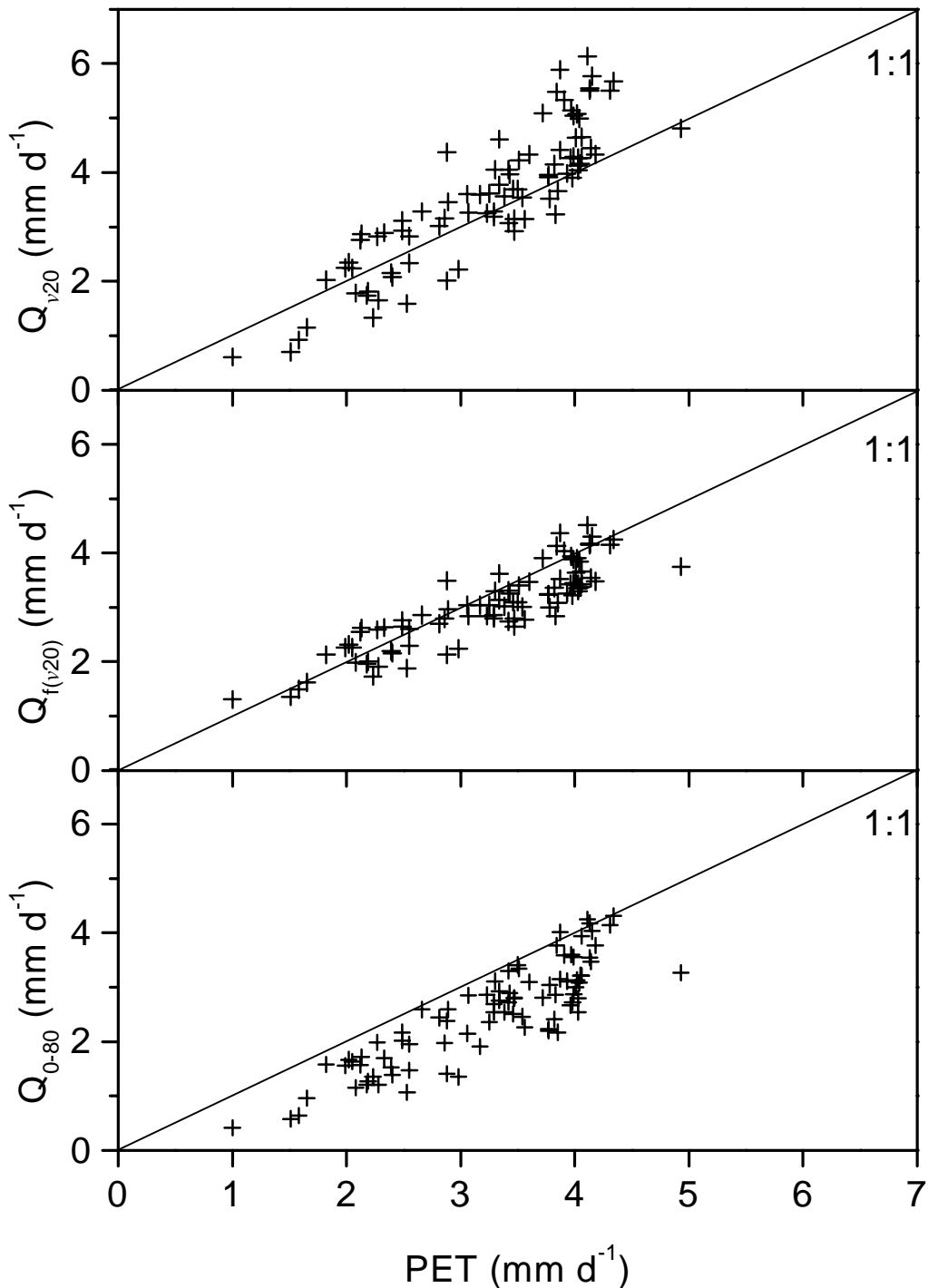


Abbildung 53. Darstellung der durch den Saftfluß mit verschiedenen Ansätzen geschätzten Transpiration des Bestandes und der potentiellen Evapotranspiration PET (nach PENMAN-MONTEITH). Die Linie verdeutlicht den Grad der Übereinstimmung zwischen Transpiration (bzw. Q) und PET. Bei perfekter Übereinstimmung ergibt sich sein Verhältnis von 1:1. Während die Q_{0-80} -Werte annähernd konstant kleiner als die PET-Werte und die Q_{v20} -Werte meist größer als die PET sind, entsprechen die $Q_{f(v20)}$ Werte in etwa den PET-Werten. Hierbei ist zu beachten, daß in die Transpirationsberechnung nur der Saftfluß (Q) der Bäume einfließt. Die Evaporation des Bodens und die Transpiration der übrigen Vegetation werden nicht berücksichtigt.

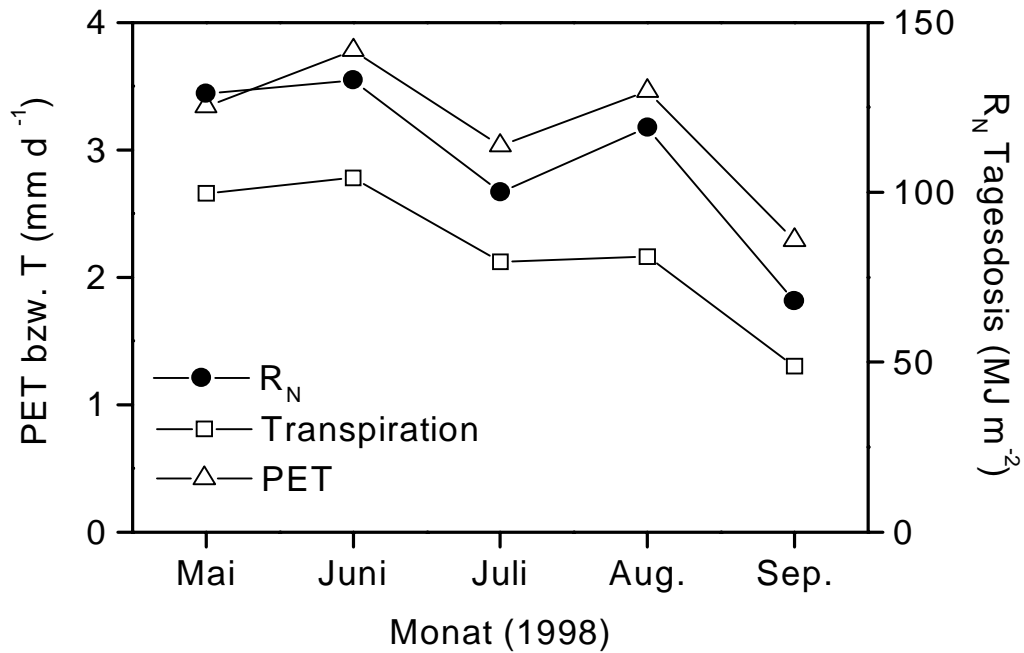


Abbildung 54. Mittlere tägliche Transpiration (T), ermittelt aus Saftflußmessungen, und mittlere potentielle Evapotranspiration (PET) des Bestandes im Lehrwald sowie mittlere Tagesdosis Nettostrahlung (R_N), dargestellt als Monatsmittel für die Vegetationsperiode 1998. Die PET wurde aus meteorologischen Daten modelliert (PENMAN-MONTEITH).

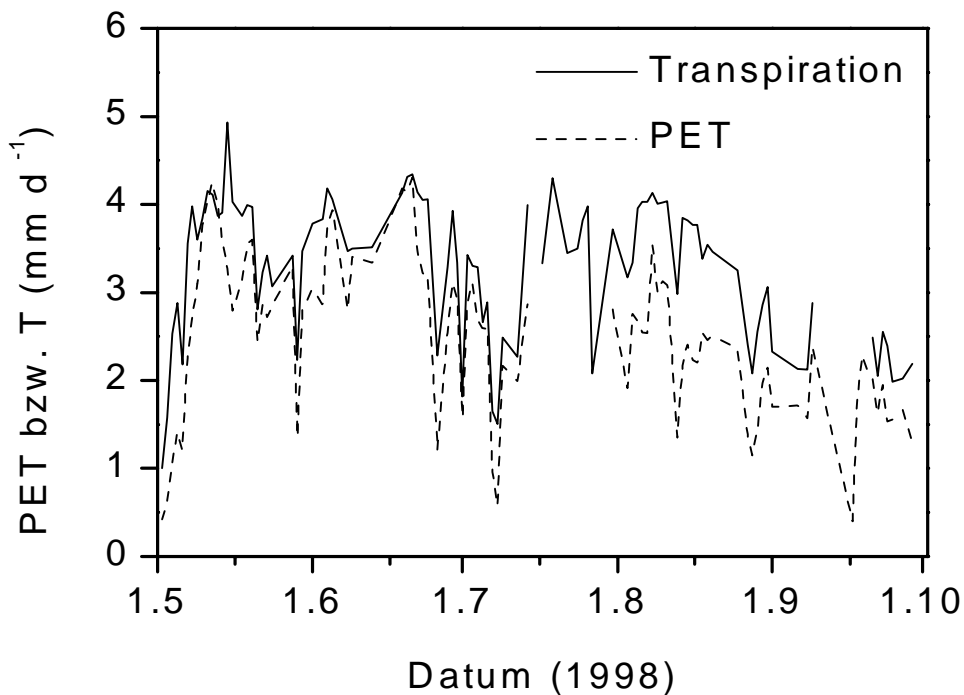


Abbildung 55. Transpiration (T) und potentielle Evapotranspiration (PET) des Waldbestandes im Lehrwald während der Vegetationsperiode 1998. Die Transpiration wurde aus Saftflußmessungen ermittelt, die PET aus meteorologischen Daten modelliert.

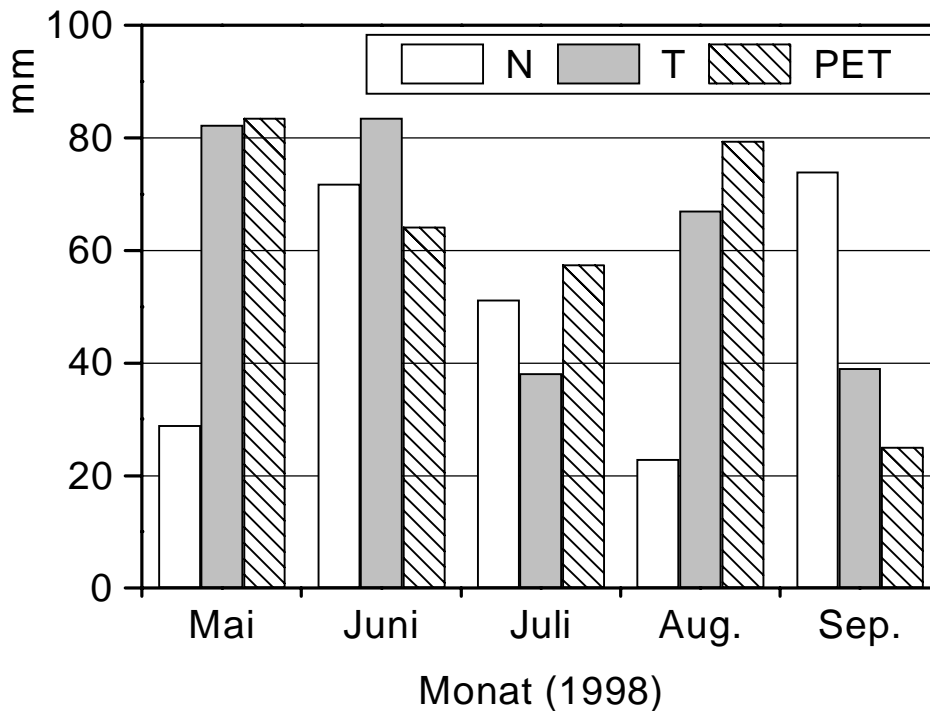


Abbildung 56. Vergleichende Darstellung der Monatssummen des Niederschlags (N), der Transpiration (T) und der potentiellen Evapotranspiration (PET) im Lehrwald für die Vegetationsperiode 1998. T wurde aus Saftflußmessungen an Einzelbäumen ermittelt, PET wurde aus meteorologischen Meßwerten mit der PENMAN-MONTEITH-Gleichung modelliert. Für N und T entspricht n jeweils der Dauer des Monats (im Juli wurden die Saftflußmessungen nur an 18 Tagen durchgeführt). Die PET-Modellierung wurde auf die Tage mit weniger als 0,5 mm Niederschlag eingeschränkt (von Mai bis Ende September ist n = 25, 17, 19, 23 bzw. 11 Tage).

3.7. Bodenfeuchte

Die Ergebnisse der Bodenfeuchtemessungen mittels der TDR-Technik sind nachfolgend graphisch dargestellt (**Abbildung 57**). Im Zeitraum 28. Juli (Rohr 1) bzw. 31. Juli (Rohr 2 und 3) bis 5. Oktober 1998 wurden die Wassergehaltsmessungen an drei Bodenprofilen im Lehrwald durchgeführt. Die Messungen erfolgten im wöchentlichen Rhythmus jeweils am frühen Vormittag zwischen 6:00 und 8:00 Uhr GMT. In jeder Bodentiefe wurde der Wassergehalt in Volumenprozent durch drei aufeinanderfolgende Messungen bestimmt. Eine Rotation der Meßsonde war hierfür notwendig, da das Gerät den Wassergehalt in einem elliptischen Bodenvolumen mißt.

Die Ergebnisse weisen auf eine ausgeglichene Wasserversorgung am Standort im Zeitraum August-September hin. Die größten Gehaltsschwankungen und die insgesamt niedrigsten Werte wiesen jeweils die obersten 20 cm des Bodenprofils auf. Bei Rohr 1 waren es $10,36 \pm 1,39$ Vol.-%, bei Rohr 2 $14,15 \pm 3,30$ Vol.-% und bei Rohr 3 $6,43 \pm 1,42$ Vol.-%. Bis in 80 cm bzw. bei Rohr 3 bis in 60 cm Bodentiefe nahmen die Wassergehalte zu. Das absolute Maximum wurde von Rohr 2 mit 26,5 Vol.-% in 60-80 cm Tiefe gemessen.

Insgesamt traten nur geringe Schwankungen im Wassergehalt auf. Die drei Bodenprofile zeigten in den zwei Untersuchungsmonaten verhältnismäßig konstante Werte. Eine langfristige Wassermangelsituation für die Bäume kann hier also trotz des im August 1998 um 37% unter dem langjährigen Mittel (30jähriges Mittel, 1951-1980) liegenden Niederschlags weitgehend ausgeschlossen werden.

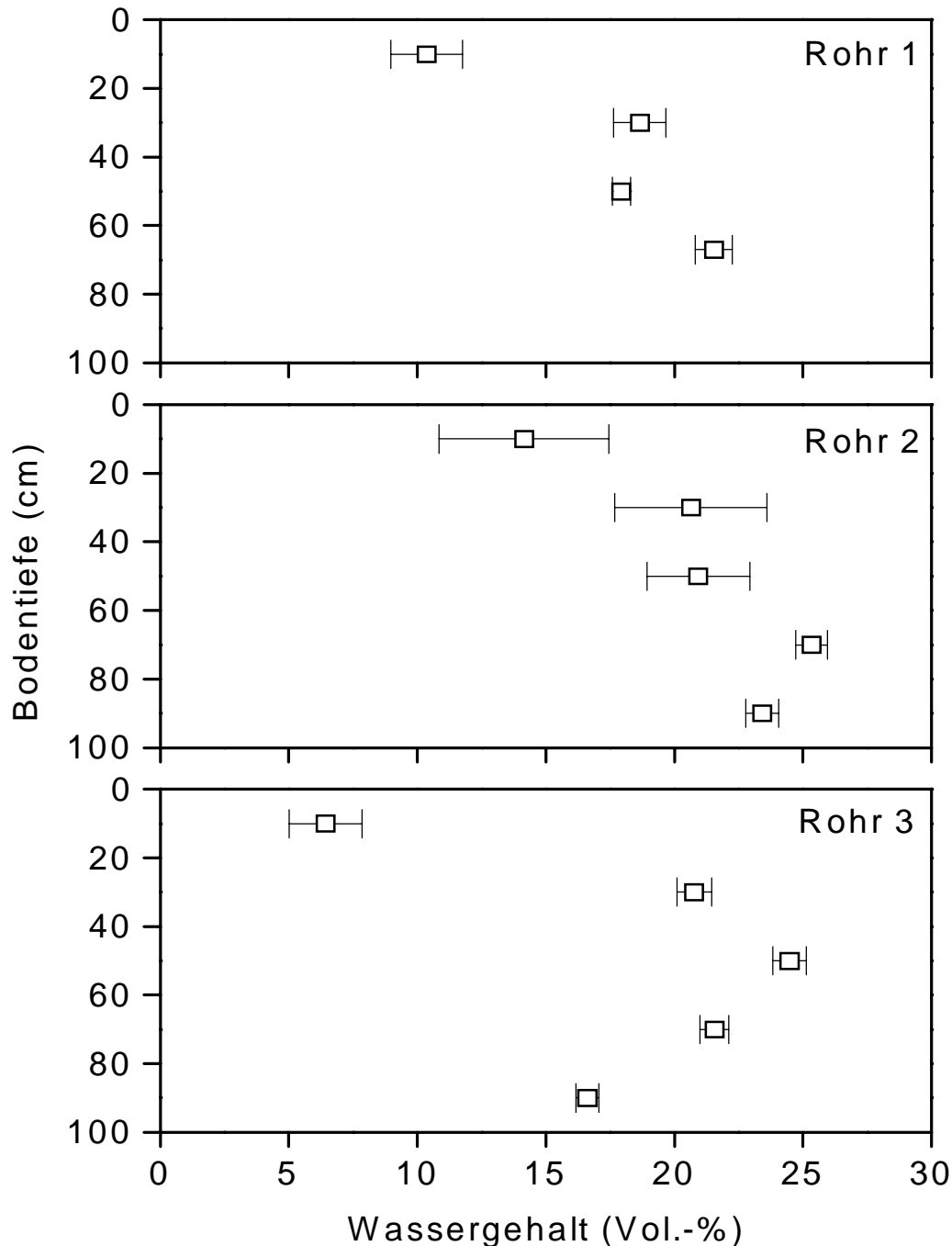


Abbildung 57. Bodenfeuchte in Volumenprozent Wassergehalt aus TDR-Messungen. Dargestellt sind drei Wassergehaltsprofile am Standort Lehrwald (me \pm sd; für Rohr 1 n = 13 Tage, für Rohr 2 und 3 n = 11 Tage). Die Messungen wurden vom 28.7 (Rohr 1) bzw. 31.7.1998 (Rohr 2 und 3) bis 5.10.1998 wöchentlich mit drei Wiederholungen pro Bodentiefe durchgeführt.

3.8. Holzanatomie

Im Vordergrund der anatomischen Untersuchungen an den Bohrkernen standen die Gefäßflächen in den einzelnen Jahrringen und die daraus ermittelte theoretische hydraulische Leitfähigkeit (Gesetz von HAGEN-POISEUILLE). Diese sollte die Entstehung des radialen Trends der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt erklären. Untersucht wurde jeweils nur ein Ausschnitt aus dem Frühholz jedes Jahrrings, da dessen Gefäße aufgrund ihrer Größe im wesentlichen die hydraulische Leitfähigkeit bestimmen. In der nachstehenden **Tabelle 26** sind die wichtigsten Gefäßparameter zusammengefaßt. Nähere Angaben zum Radialzuwachs befinden sich in **Tabelle 34** im Anhang. Die nachfolgenden beiden Abbildungen zeigen die fluoreszenzmikroskopische Aufnahme eines Jahrrings am Beispiel des Frühholzes eines Jahres, und zwar einmal als Rohbild (**Abbildung 58**) wie es der Bildverarbeitungssoftware zur Verfügung gestellt wurde und als Bild mit bereits entsprechend der Querschnittsfläche klassifizierten Gefäßen (**Tabelle 8, Abbildung 59**).

Tabelle 26. Die wichtigsten Gefäßparameter im Frühholz der Lehrwald-Buchen als Ergebnis der Untersuchung der jüngsten 10 cm der jeweiligen Bohrkern. Die angegebenen Mittelwerte sind Mittelwerte für einen Jahrring.

	Buche 1	Buche 2	Buche 3	Buche 4
Zahl der untersuchten Jahrringe	20	34	24	25
Gefäßzahl (insgesamt)	1484	3010	1612	1093
mittlere Gefäßdichte (mm ⁻²)	96	154	144	112
mittlerer Durchmesser (µm)	58	47	58	55
minimale Gefäßfläche (µm ²)	256	251	251	251
mittlere Gefäßfläche (µm ²)	2249	1405	1982	1809
maximale Gefäßfläche (µm ²)	9631	8955	8886	8340
mittlerer Gefäßflächenanteil (%)	21	21	28	20
Leitfähigkeit aller Jahrringe k (m ⁴ Pa ⁻¹ s ⁻¹)	3,47·10 ⁻¹³	3,62·10 ⁻¹³	3,43·10 ⁻¹³	1,91·10 ⁻¹³
k/Holzfläche = k _s (m ⁴ s ⁻¹ N ⁻¹)	2,46·10 ⁻⁸	1,8·10 ⁻⁸	3,02·10 ⁻⁸	1,93·10 ⁻⁸
mittlerer Radialzuwachs (mm a ⁻¹)	5,0 □ 2,1	3,2 □ 1,5	4,2 □ 1,2	4,0 □ 1,1

Die **Abbildung 60** zeigt die Häufigkeit der Gefäße in verschiedenen Klassen. Da das Programm *analySIS* direkt die Flächen der Gefäße ermittelt, wurden diese als Unterscheidungskriterium herangezogen und nicht, wie sonst in der Literatur üblich, die Gefäßdurchmesser. Die Gefäßflächen bieten eine höhere Genauigkeit bei der Differenzierung, da Gefäße nie ganz rund sind und zur genauen Charakterisierung stets zwei Durchmesser (tangential und radial) benötigt wurden.

Der überwiegende Anteil der Frühholzgefäße wird von den 1000-2500 μm^2 großen Gefäßen ausgemacht (47-52%). Zwischen 14 und 27% der Gefäße wurden der nächst kleineren Klasse (500-1000 μm^2) zugeordnet. Einen ähnlichen Anteil, nämlich 10-27%, machen die größeren Gefäße aus (2500-5000 μm^2). Der Unterschied zwischen den Bäumen ist insgesamt nur gering. Deutlich weicht nur Buche 2 in der Verteilung ab. Der Anteil der Klassen 2 und 4 ist hier zugunsten der kleineren Gefäßklasse verschoben (**Tabelle 27, Abbildung 60**).

Tabelle 27. Mittlere Häufigkeit der einzelnen Gefäßklassen im Frühholz der Jahrringe der Lehrwald-Buchen (n = 20, 34, 24 bzw. 25 Jahrringe).

	Gefäßklasse	Häufigkeit (%)			
	μm^2	Buche 1	Buche 2	Buche 3	Buche 4
1	250-500	3,86	12,00	9,18	8,17
2	500-1000	13,57	27,41	14,74	16,97
3	1000-2500	51,22	50,23	46,81	51,84
4	2500-5000	25,52	9,80	26,65	22,14
5	5000-7500	4,55	0,52	2,14	0,68
6	7500-10000	1,28	0,04	0,49	0,20

Trotz des in etwa gleich großen Anteils der Klassen 2 und 4 an der Häufigkeit ist die Bedeutung für die Leitfähigkeit in Richtung der größeren Gefäße verschoben (**Abbildung 60**). Ursache ist der Einfluß der 4. Potenz des Durchmessers auf die hydraulische Leitfähigkeit (Gesetz von HAGEN-POISEUILLE). Für die Leitfähigkeit bedeutsam sind demnach die Gefäße mit einer Fläche zwischen 1000 und 5000 μm^2 . Dies gilt besonders für die Buchen 1, 3 und 4. Bei Buche 2 macht Klasse 4 nur einen vergleichsweise kleinen Anteil von 15% aus. Dafür ist der Anteil der 3. Klasse mit 77% deutlich größer als bei den anderen drei Buchen (**Tabelle 28**).

Tabelle 28. Mittlerer Anteil der einzelnen Gefäßklassen an der theoretisch abgeleiteten hydraulischen Leitfähigkeit des Frühholzes der Jahrringe (n = 20, 34, 24 bzw. 25 Jahrringe).

	Gefäßklasse	Hydraulische Leitfähigkeit (%)			
	μm^2	Buche 1	Buche 2	Buche 3	Buche 4
1	250-500	0,07	0,39	0,13	0,16
2	500-1000	1,33	7,89	1,29	1,98
3	1000-2500	57,98	76,51	52,84	61,58
4	2500-5000	32,73	14,65	43,08	35,92
5	5000-7500	6,00	0,54	2,10	0,24
6	7500-10000	1,89	0,02	0,56	0,11

Weitere den Jahrringaufbau beschreibende Größen sind die Gefäßdichte (Anzahl der Gefäße pro Querschnittsfläche) (**Abbildung 61**) und der Gefäßflächenanteil an der Querschnittsfläche der einzelnen Jahrringe (**Abbildung 62**). Beide Parameter zeigen keinen signifikanten Trend, die Variationen zwischen den einzelnen Jahrringen sind zu groß. Aus den Meßwerten kann nur eine schwache Tendenz zu einem niedrigeren Gefäßflächenanteil in Richtung Kernbereich des Stammes festgestellt werden.

In den beiden abschließenden Abbildungen ist die aus den Gefäßflächen abgeleitete theoretische hydraulische Leitfähigkeit k_s für die einzelnen Jahrringe der Lehrwald-Buchen (**Abbildung 63**) und als Mittelwert der Jahrringe für den Standort (**Abbildung 64**) dargestellt. Ebenso wie der Gefäßflächenanteil sinkt die Leitfähigkeit k_s mit schwach ausgeprägter Tendenz in Richtung Kernbereich der Buchenstämme.

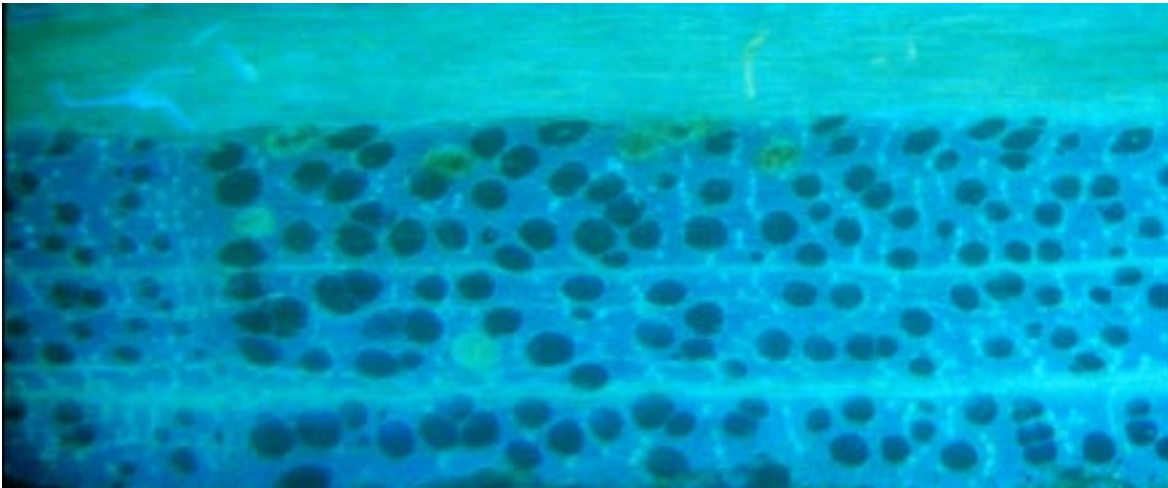


Abbildung 58. Querschnitt durch das Splintholz von *Fagus sylvatica* L. am Beispiel von Baum #2. Gezeigt ist das Frühholz des Jahres 1981 (Vergrößerung 15,75x, Färbung mit Primulin). Im oberen Teil des Bildes ist ein breiter Holzstrahl zu sehen.

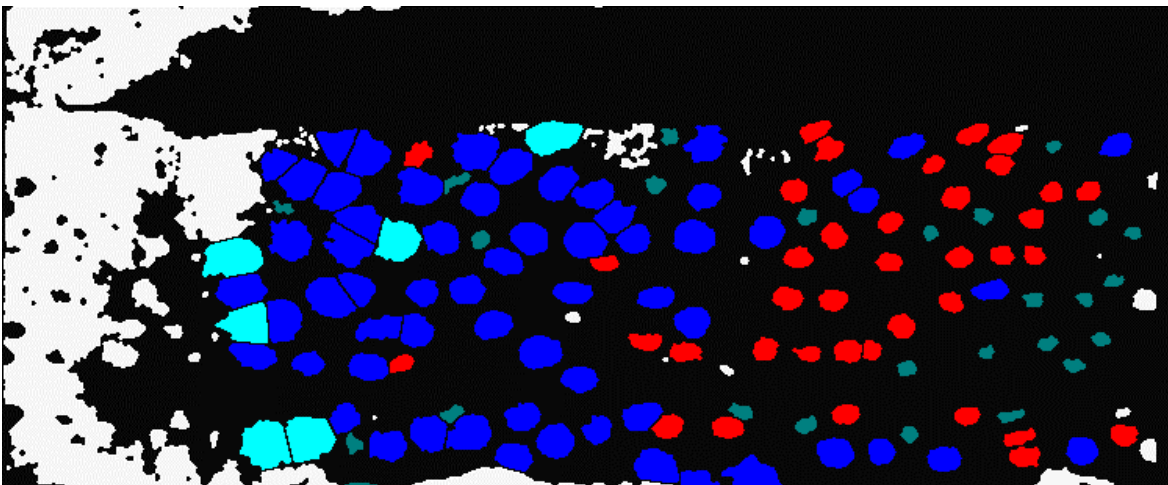


Abbildung 59. Querschnitt durch das Splintholz von *Fagus sylvatica* L. am Beispiel von Baum #2. Gezeigt ist das Frühholz des Jahres 1981 (Vergrößerung 15,75x). Das Bild zeigt **Abbildung 58** nach Binarisierung und Klassifizierung der Gefäße durch das Programm analySIS. Die Gefäße sind farbig dargestellt und klassifiziert. Im dargestellten Jahrring waren nur Gefäße der Klassen 2-5 ($500-7500 \mu\text{m}^2$) vorhanden (grün = $500-1000 \mu\text{m}^2$, rot = $1000-2500 \mu\text{m}^2$, blau = $2500-5000 \mu\text{m}^2$, türkis = $5000-7500 \mu\text{m}^2$).

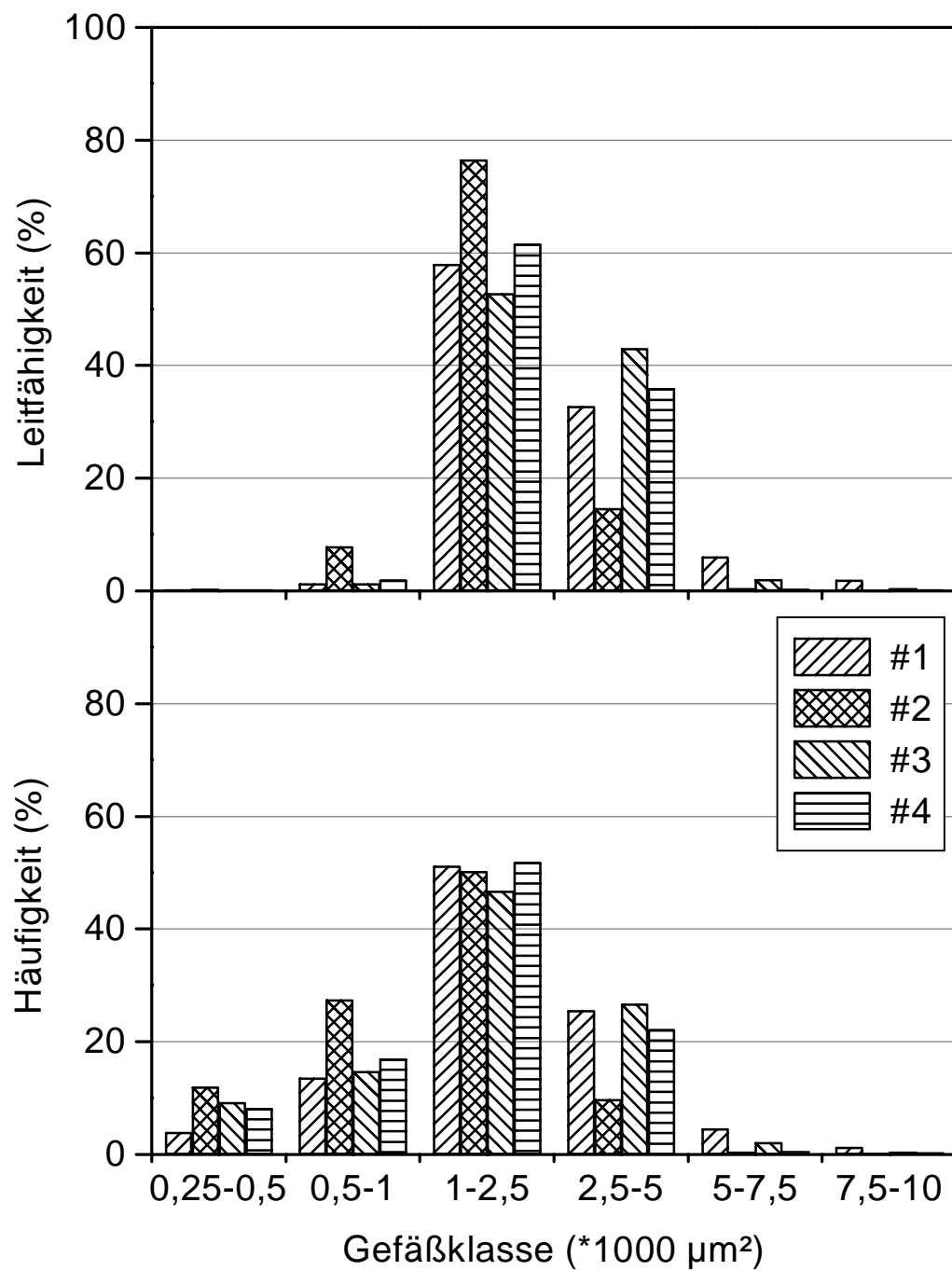


Abbildung 60. Mittlere Häufigkeit der Gefäßklassen im Frühholz der Jahrringe der Lehrwald-Buchen (unten) und deren mittlerer Anteil an der hydraulischen Leitfähigkeit des Frühholzes eines Jahrrings (oben). Insgesamt wurden (Buche #1-4) 1484, 3010, 1612 bzw. 1093 Gefäße in 20, 34, 24 bzw. 25 Jahrringen vermessen.

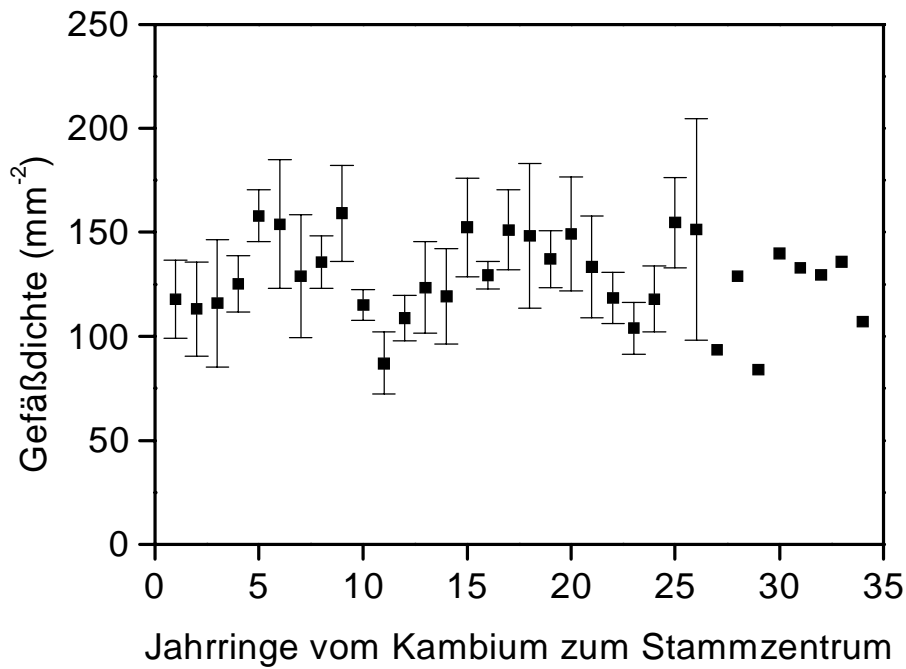


Abbildung 61. Gefäßdichte (me \pm se) im Frühholz der einzelnen Jahrringe der Lehrwald-Buchen. Es wurden jeweils die äußersten 10 cm Splintholz untersucht. Die Anzahl der untersuchten Jahrringe war aufgrund des unterschiedlichen Zuwachses nicht gleich, für die ältesten Jahrringe lagen daher nur Meßwerte von Buche #2 vor.

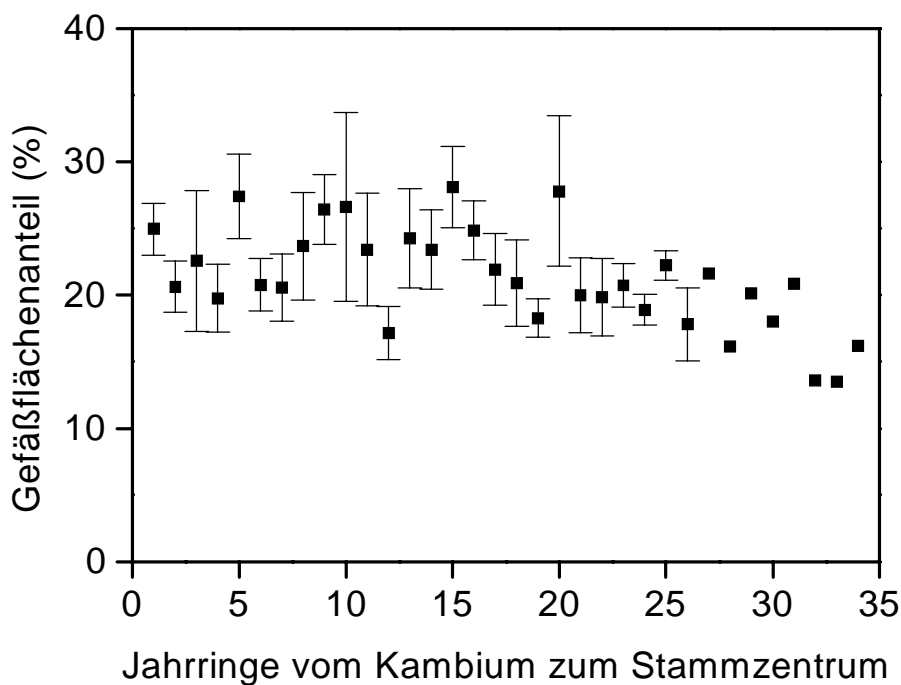


Abbildung 62. Gefäßflächenanteil im Frühholz der einzelnen Jahrringe der Lehrwald-Buchen (me \pm se). Es wurden jeweils die äußersten 10 cm Splintholz untersucht. Die Anzahl der untersuchten Jahrringe war aufgrund des unterschiedlichen Zuwachses nicht gleich, für die ältesten Jahrringe lagen daher nur Meßwerte von Buche #2 vor.

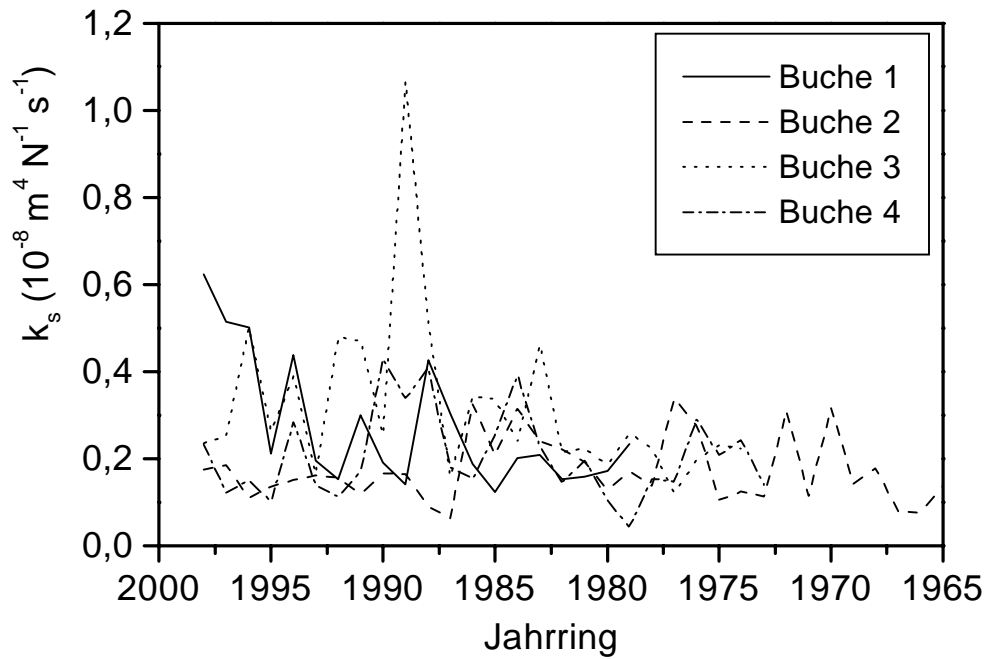


Abbildung 63. Theoretische Ableitung der auf die Splintholzfläche bezogenen hydraulischen Leitfähigkeit k_s aus den Gefäßflächen in den einzelnen Jahrringen der Lehrwald-Buchen (#1-4).

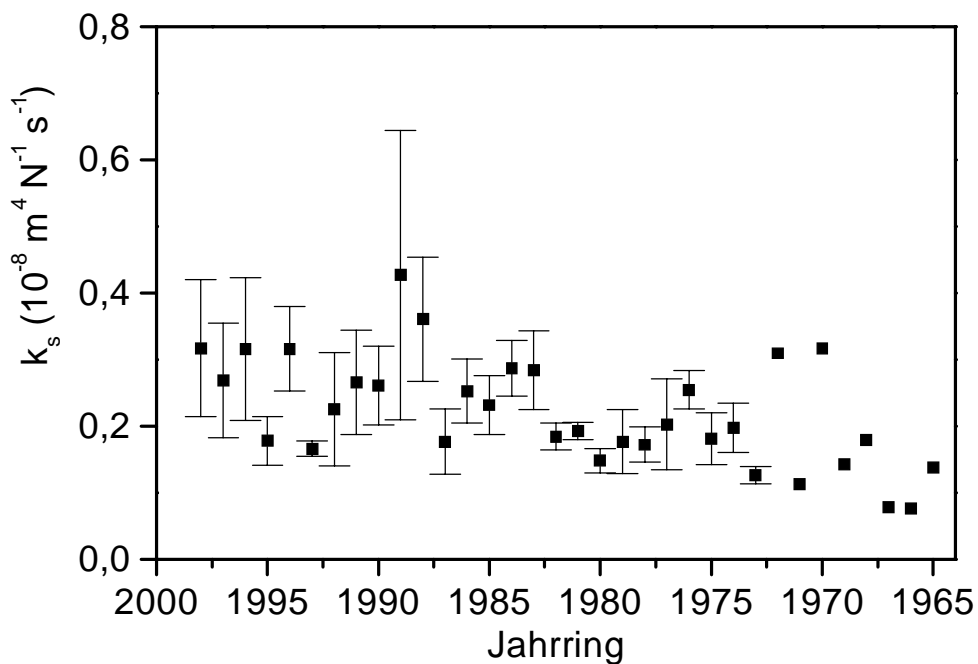


Abbildung 64. Mittlere, theoretisch abgeleitete hydraulische Leitfähigkeit in den einzelnen Jahrringen der Lehrwald-Buchen (me \pm se). Ab 1973 bis 1965 liegen nur noch Meßwerte für Buche #2 vor.

3.9. Kurzzusammenfassung der Einzelergebnisse

Saftflußuntersuchungen

1. Die höchsten Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit v wurden bei allen Buchen im Zeitraum Mitte Mai bis Mitte Juni 1998 gemessen. Bis Ende September nahmen die Werte im Lehrwald um 66% der Mai/Juni-Werte ab (**Abbildung 15**).
2. Die v aller untersuchten Bäume zeigte einen Tagesgang mit einem mittäglichen Maximum und nächtlichen Werten nahe oder gleich Null (**Abbildung 16**). Alle Splintholzbereiche zeigten den gleichen Tagesgang der v (**Abbildung 17**).
3. Die Saftflußgeschwindigkeit im jüngsten Splintholz (v_{20}) der Lehrwald-Buchen war im Mittel stets größer als im älteren Splintholz (v_{40} , v_{60} , v_{80}); bei der freistehenden Buche war v_{20} kleiner als v_{40} und v_{60} (**Abbildung 17**, **Abbildung 18**).
4. Der Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit verlief parallel zur photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) und dem Wasserdampfdefizit der Luft (D) (**Abbildung 22** - **Abbildung 26**).
5. v stieg linear mit der Tagesdosis PAR an ($r^2 = 0,78$) und v reagierte hyperbolisch auf eine Erhöhung von D (**Abbildung 20**).
6. Bei niedriger Tagesdosis PAR ($< 5 \text{ MJ m}^{-2}$) reagierte der Saftfluß Q empfindlicher auf D_{\max} als bei PAR $> 5 \text{ MJ m}^{-2}$. Bei PAR $> 10 \text{ MJ m}^{-2}$ war ein leichter Sättigungstrend zu erkennen (**Abbildung 28**).
7. Bei niedriger Tagesdosis PAR ($< 5 \text{ MJ m}^{-2}$) war die Saftflußvariation zwischen den Bäumen mit 12% doppelt so groß wie bei PAR $> 5 \text{ MJ m}^{-2}$ (**Abbildung 29**).
8. Die Saftflußgeschwindigkeit in sämtlichen Splintholzbereichen reagierte in gleicher Weise auf die sich ändernden Umweltbedingungen (PAR und D) (**Abbildung 29**).
9. Der rvd -Wert, ein Maß für die Variation der v im Stammquerschnitt, schwankte im Verlauf der Vegetationsperiode: vom Frühling bis zum Hochsommer nahm die Variation zu, im Spätsommer erreichte sie ihr Minimum (**Abbildung 31**).
10. Bei stark schwankendem Verdunstungsanspruch der Atmosphäre (hier charakterisiert durch die Tagesdosis PAR und D_{\max}) blieb der rvd -Wert konstant (**Abbildung 33**).
11. Der radiale Trend der v im Stammquerschnitt konnte durch eine exponentielle Funktion beschrieben werden (Gleichung 27, 28). Der so bestimmte Saftfluß lag im Tagesmittel nur 5% über dem tatsächlichen Saftfluß im Lehrwald (**Abbildung 37**).

Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit

12. Tiefste Wasserpotentialwerte Ψ wurden bei Buche #1 und #4 im August gemessen (Tagesmittel -1,84 bzw. -1,82 MPa und absolutes Minimum -2,61 bzw. -2,59 MPa) (**Abbildung 39**).

13. Im Juni und August erreichte das *Predawn*-Wasserpotential Ψ_{pd} bei Buche #1 sein Minimum (-0,60 bzw. -0,63 MPa) Bei Buche #4 wurden im Juni -1,33 MPa gemessen (**Abbildung 40**).
14. Die hydraulische Leitfähigkeit k_h des Gefäßsystems sank während der Vegetationsperiode von Mai bis Juli 1998 um 26% und von Mai bis September von $2,52 \cdot 10^{-12}$ um 64% auf $0,91 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ (**Abbildung 52**).

Potentielle Evapotranspiration und Bestandestranspiration

15. Die potentielle Evapotranspiration (PET) des Lehrwaldes betrug im Mittel der Tage mit weniger als 0,5 mm Niederschlag ($n = 95$ Tage) $3,36 \pm 0,78 \text{ mm d}^{-1}$. Für die gesamte Vegetationsperiode ($n = 144$ Tage) wurden 289mm ermittelt bei einer Niederschlagssumme von 249 mm ($n = 153$ Tage; 1.5-30.9.98) (**Tabelle 25**).
16. Die aus Safflußdaten ermittelte Transpiration (T) des gesamten Bestandes im Lehrwald betrug $2,61 \pm 0,91 \text{ mm d}^{-1}$ bzw. 206 mm für den gleichen eingeschränkten Zeitraum wie PET (**Tabelle 25**) und 310 mm bzw. $2,22 \pm 1,00 \text{ mm d}^{-1}$ für die Vegetationsperiode ($n = 140$ Tage).
17. PET und T des Lehrwaldes folgten dem Verlauf der Tagesdosis der Nettostrahlung (R_N) in der Vegetationsperiode. Höchste Werte wurden im Juni ($T = 2,78 \text{ mm}$ und $PET = 3,78 \text{ mm d}^{-1}$ bei einer mittleren Tagesdosis $R_N = 133 \text{ MJ m}^{-2}$), niedrigste im September erreicht ($T = 1,30 \text{ mm}$ und $PET = 2,29 \text{ mm d}^{-1}$ bei einer mittleren Tagesdosis $R_N = 68 \text{ MJ m}^{-2}$) (**Abbildung 54**).

Bodenwassergehalt

18. Der Bodenwassergehalt schwankte im August und September nur in den obersten 20 cm um $\pm 1,4$ bis $\pm 3,3$ Vol.-%. (**Abbildung 57**). Insgesamt blieb die Bodenfeuchte bis in 1 m Tiefe relativ konstant.

Holzanatomie

19. Der mittlere Radialzuwachs der Lehrwald-Buchen war $4,0 \pm 1,6 \text{ mm a}^{-1}$. Bei der freistehenden Buche 5 betrug der Zuwachs $8,2 \pm 2,4 \text{ mm a}^{-1}$. Die Angaben beziehen sich auf die jüngsten 10 cm Splintholz (**Tabelle 26, Tabelle 34**).
20. Mit 47-52% machten die $1000\text{-}2500 \mu\text{m}^2$ großen Gefäße den größten Anteil an der gesamten Gefäßfläche des Frühholzes eines Jahrrings aus (**Abbildung 60**).
21. Die theoretische abgeleitete hydraulische Leitfähigkeit k_s wurde in erster Linie durch die $1000\text{-}5000 \mu\text{m}^2$ großen Gefäße bestimmt (**Abbildung 60**).
22. Die Gefäßdichte blieb im untersuchten radialen Stammquerschnitt zwischen den einzelnen Jahrringen nahezu konstant bei $128 \pm 17 \text{ mm}^{-2}$ im Mittel aller Buchen (**Abbildung 61**).
23. Die Gefäßfläche zeigte wie k_s nur eine schwach ausgeprägte Tendenz zur Abnahme in Richtung Stammzentrum (**Abbildung 62, Abbildung 63, Abbildung 64**).

4. DISKUSSION

4.1. Saftfluß

4.1.1. Saftfluß im Tagesverlauf und während der Vegetationsperiode

Aus der Literatur bekannte Angaben über die Höhe der Saftflußgeschwindigkeit bei *Fagus sylvatica* L. schwanken zwischen 2 und 11 dm h⁻¹. Die maximale aus der Literatur bekannte Saftflußgeschwindigkeit für Buche stammt aus HUBER'S Untersuchungen mit der *heat-pulse* Methode in den 30er Jahren und beträgt 11 dm h⁻¹ (HUBER 1932). HEIMANN & STICKAN (1993) geben im Gegensatz dazu nur Maximalwerte von 2 dm h⁻¹ für eine Buche im Solling (bei Göttingen) an. Sie vermuten, daß HUBER (1932) seine Meßwerte für Buche überschätzt hat. MAGNANI et al. (1998) nennen in ihrer Untersuchung Saftflußgeschwindigkeiten zwischen 2 und 8 dm h⁻¹. GRANIER (persönliche Mitteilung) gibt einen Maximalwert von 3,5 dm h⁻¹ bei Buchen an. Es scheint also wahrscheinlich, daß HUBER bei Ermittlung seines v_{\max} -Wertes die Meßwerte überschätzt hat. Mit Tageshöchstwerten der Saftflußgeschwindigkeit von 1,5 bis 2,0 dm h⁻¹ liegen die Meßwerte aus dem Lehrwald ebenfalls weit von HUBER's Wert entfernt am unteren Ende des von MAGNANI et al. (1998) genannten Bereichs und entsprechen dem von HEIMANN & STICKAN (1993) angegebenen Wert. Auf dem Universitätsgelände in Karlsruhe wurden mit 2,7 dm h⁻¹ (1997) bzw. 2,9 dm h⁻¹ (1998) etwas höhere Werte als im Lehrwald erreicht.

Wie der Vergleich der Ergebnisse der Buche am Universitätsstandortes zeigt, wurden in den Jahren 1997 und 1998 nahezu identische Maximalwerte der Saftflußgeschwindigkeit erreicht. Die Variation der maximalen Saftflußgeschwindigkeit zwischen den vier Buchen im Lehrwald ist nur gering, betrachtet man die Buchen #1, #2 und #3. Zwischen diesen Bäumen schwankt v_{\max} nur zwischen 1,9 und 2,0 dm h⁻¹. Verhältnismäßig hoch ist dagegen die Abweichung von Buche #4, die nur Maximalwerte von 1,5 dm h⁻¹ erreicht. Dieser Wert wird nicht, wie vielleicht zu erwarten wäre, in den jüngsten Jahrringen erzielt, sondern in 20-40 mm Entfernung vom Kambium. Die anderen Splintbereiche erreichen ähnlich hohe Saftflußgeschwindigkeiten. Die Abnahme der v_{\max} im Stammquerschnitt bei den benachbarten Buchen ist dagegen wesentlich stärker ausgeprägt. Dort wurde v_{\max} jeweils vom äußersten Sensor in 0-20 mm Entfernung vom Kambium erfaßt. Hinsichtlich der geringen stamminternen Unterschiede in der v_{\max} ähnelt Buche #4 der Buche #5 auf dem Universitätsgelände. Eine Erklärung für den breiten Bereich hoher Saftflußgeschwindigkeiten der Buche #5 ist die besondere Stellung dieses Baumes. Hinsichtlich Alter, Stammdurchmesser und Brusthöhenquerfläche unterscheidet der Baum sich nicht wesentlich von den Bäumen des Waldstandortes. Entscheidender Unterschied ist zum einen die vollkommen freie Stellung des Baumes ohne jegliche Konkurrenz bezüglich Wasser und Licht. Der Jahrringzuwachs ist deshalb zeitlebens gleichmäßig hoch erfolgt. Zum anderen besitzt der freistehende Baum #5 eine sehr großvolumige, tiefhängende Krone bei einer Stammhöhe von nur etwa 15 m. Der Baum ist damit nur etwa halb so hoch wie die untersuchten Waldbäume. Zur Versorgung einer derart großen Blattfläche benötigt

der Baum einen breiten Bereich wasserleitenden Splintholzes (GARTNER 1995). Insgesamt decken die vier Sensoren bis in 80 mm Splintholztiefe nur 10 Jahrringe ab. Mit anderen Worten, in den letzten 10 Jahren wies der Baum einen Radialzuwachs von 80 mm auf. Demgegenüber ist der Radialzuwachs der Buchen im Lehrwald zum Teil erheblich geringer. Für die letzten 80 mm Radialzuwachs benötigten die Buchen #1-4, 17, 28, 20 und 21 Jahre. Das entspricht einem mittleren Radialzuwachs im angegebenen Bereich von 4,9, 2,9, 4,1 und 3,9 mm für die Lehrwald-Buchen und von 7,9 mm für Buche #5 (**Tabelle 34** im Anhang). Damit liegen alle Bäume mehr oder weniger deutlich über dem von PETERS (1997) für *Fagus sylvatica* L. angegebenen mittleren Radialzuwachs von 2 mm. Eine mögliche Erklärung für die in einem breiten Splintbereich hohe Saftflußgeschwindigkeit bei Buche #5 ist der sehr hohe Radialzuwachs und das dementsprechend niedrige Alter der in die Saftflußuntersuchung einbezogenen Jahrringe. Jungem Holz wird im allgemeinen eine höhere hydraulische Leitfähigkeit zugeschrieben als älterem Holz im Stamminnern (GARTNER 1995). Bei Buche #4 besteht dieser direkte Zusammenhang offensichtlich nicht. Mit im Mittel 3,9 mm Radialzuwachs in 21 Jahren liegt der Baum eher im Mittelfeld der Zuwachsraten im Lehrwald.

Hinsichtlich der an einem Tag transportierten Menge an Wasser traten große Unterschiede zwischen den Individuen auf. So betrug die mittlere transportierte Wassermenge im Lehrwald pro Tag und Baum zwischen 104 und 182 l. Die auf dem Universitätsgelände freistehende Buche #5 transpierte sogar 311 l pro Tag. Wie oben bereits angesprochen, ist die Saftflußgeschwindigkeit bei Buche #5 auf dem Universitätsgelände in einem breiten Bereich gleichmäßig hoch, außerdem ist das Kronenvolumen und die transpirierende Blattoberfläche der freistehenden Buche entscheidend größer. Durch die exponierte Stellung steht dem Baum in einem breiten Kronenbereich mehr Energie für die Verdunstung (und natürlich auch für die Photosynthese) zur Verfügung. Zum einen sind die Unterschiede zwischen den Bäumen in der pro Tag verdunsteten Wassermenge also durch die unterschiedlich exponierten Kronen im Freiland und im Bestand, zum anderen durch die unterschiedlich hohe Saftflußgeschwindigkeit und die unterschiedlichen Splintholzflächen bedingt. Letztere variiert zwischen 0,08 und 0,14 m² pro Baum (nur der Bereich zwischen 0-80 mm Splintholztiefe ist hier angegeben). Allerdings zeigten alle Bäume einen weitgehend parallelen Tagesgang des Saftflusses (siehe unten). Hierbei wiesen alle Splintholzbereiche den gleichen Tagesgang auf, d.h. trotz der mit den Saftflußsensoren nur punktuell erfolgten Messungen war die Variabilität in Bezug auf den Tagesgang im Stamm nur gering. Im direkten Vergleich der Bäume eines Standorts traten signifikante Unterschiede in der Höhe der Saftflußgeschwindigkeit auf (siehe oben). Die Unterschiede zwischen den Monaten, d.h. der Verlauf der Saftflußgeschwindigkeit in der Vegetationsperiode, sind jedoch für alle Bäume nicht signifikant. Meist kann die Variation in der Saftflußgeschwindigkeit zwischen Individuen eines Bestandes durch den Bezug auf eine Größe, wie die Splintholzfläche oder die Blattfläche (LAI, *leaf area index*), weitgehend reduziert werden (HATTON & VERTESSY 1989, HATTON et al. 1995, VERTESSY et al. 1995). Von HATTON (1996) wird deshalb die Empfehlung ausgesprochen, das Augenmerk auf die stamminternen Schwankungen zu legen und weniger auf die Erhöhung der Zahl der Probestämme. Von OREN et al. (1998) wird der Bezug auf die oben angeführten Größen kritisiert, da sie im Falle der Splintholzfläche direkt in die Saftflußberechnung

eingehen bzw. im Falle der Blattfläche in Bezug zur Splintholzfläche stehen (WARING et al. 1977).

Die höchsten Saftflußgeschwindigkeiten im Tagesmittel wurden bei allen Bäumen - sowohl im Lehrwald als auch auf dem Universitätsgelände - im Mai bzw. Juni erreicht. Das niedrigste Monatsmittel zeigte jeweils der September. Bei Baum #5 lag das Minimum Anfang April, was auf die zu diesem Zeitpunkt noch nicht voll ausgebildete Beblätterung zurückzuführen ist. Jedoch war auch hier eine deutliche Abnahme im Spätsommer/Frühherbst zu erkennen. Bei seinen Untersuchungen an dänischen Buchen konnte auch LADEFOGED (1963), ähnlich wie in Karlsruhe, einen starken Anstieg der Transpirationsrate mit dem Einsetzen der Beblätterung feststellen. Erst ab Ende August war auch dort ein spürbarer Rückgang der Transpirationsrate zu erkennen. Der starke Anstieg der Saftflußgeschwindigkeit mit dem Einsetzen der Beblätterung bzw. der Entfaltung der Blätter im April, wie er z.B. von BRÉDA & GRANIER (1996) für Stiel- und Traubeneichen oder von LADEFOGED (1963) für Buchen beschrieben wurde, kann für Buche #5 bestätigt werden. Für den Lehrwald können hier keine Angaben gemacht werden, da die Saftflußmessungen nicht rechtzeitig begonnen wurden. Dennoch ist in den ersten Tagen im Mai ein starker Anstieg der Saftflußgeschwindigkeit zu beobachten gewesen.

Auffällig an den Saftflußdaten im Lehrwald ist, daß Baum #1 deutlich niedrigere Werte zeigt als die benachbarten drei Bäume, und das trotz der großen Querschnittsfläche. Verantwortlich ist die sehr geringe Saftflußgeschwindigkeit im Bereich 40-60 mm Entfernung vom Kambium. Die Werte stellen in diesem Fall das stamminterne Minimum dar. Aufgrund der verhältnismäßig großen Bedeutung hinsichtlich des Anteils an der Querschnittsfläche wirkt sich der geringe Wert in diesem Bereich stark aus und senkt den gesamten Saftfluß ab. Die niedrigen Werte legen den Verdacht eines defekten Sensors nahe. Durch die Parallelschaltung von jeweils drei Sensoren in einer Stromversorgungseinheit wäre ein technischer Defekt jedoch aufgefallen. Wird der Stromkreis an einem Sensor unterbrochen, wird der dortige Widerstand unendlich und die Spannung fällt an diesem Sensor ab. Die anderen Sensoren erhalten dann nur noch eine geringe Heizspannung und die resultierende Temperaturdifferenz wird sehr klein. Da derartige Effekte nicht beobachtet werden konnten, wird als mögliche Ursache eine lokale Nekrose im Splint angesehen. Nekrotisches Gewebe senkt die thermische Leitfähigkeit des Holzes. Die Zone abgestorbener Zellen um den Sensor führt zu einer Art Pufferbildung: Sie fängt die „Saftflußsignale“ ab und gibt sie nur geglättet an den Sensor weiter (GRANIER, persönliche Mitteilung).

4.1.2. Einfluß des Wetters auf die Saftflußgeschwindigkeit

Aus der Literatur ist bekannt, daß die Transpiration von den gleichen Faktoren wie die Evaporation abhängt, d.h. von der Strahlung und der damit einhergehenden Blattemperaturänderung, der Differenz zwischen der Luftfeuchtigkeit in den stomatären Atemhöhlen und der Atmosphäre (entspricht dem Wasserdampfdefizit der Luft, da angenommen werden kann, daß in den stomatären Atemhöhlen eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre herrscht (NOBEL 1983)) und der Windgeschwindigkeit (z.B. LOHAMMAR et al. 1980).

Die Intensität des Saftflusses entwickelte sich über den gesamten Tag parallel zur einfallenden photosynthetisch aktiven Strahlung. Mit dem Anstieg der Lichtintensität am frühen Morgen stieg auch die Saftflußgeschwindigkeit bis zum mittäglichen Maximum an. Auch am Nachmittag folgte der Saftfluß dem Verlauf der einfallenden Strahlung. Im Mittel für den Standort Lehrwald stieg die Saftflußgeschwindigkeit von etwa 5:00 Uhr bis 12:00 Uhr GMT an, um anschließend bis etwa 19:30 Uhr wieder abzusinken. Die freistehende Buche auf dem Universitätsgelände begann morgens ebenfalls gegen 5:00 Uhr, erreichte ihr tägliches Maximum aber etwas später gegen 12:30 Uhr, auch sank die Saftflußgeschwindigkeit bis etwa 20:30 Uhr GMT am Abend ab. Innerhalb der Vegetationsperiode waren die genannten Tageszeiten variabel. Die Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen wird in den **Abbildungen 66-70** (im Anhang) deutlich. Am 11. Juni 1998 beispielsweise zeigte sich erst ein Anstieg der Saftflußgeschwindigkeit ab 8:00 Uhr, etwa 3 Stunden nach Sonnenaufgang. An diesem stark bewölkten Tag mit insgesamt nur 1,6 Sonnenstunden stieg auch die PAR erst in der Mittagszeit erkennbar an. Ein vorzeitiges Absinken des Saftflusses zeigte der 8. Juli 1998, wo bereits am Vormittag gegen 11:00 Uhr der Saftfluß auf ein Minimum abgesunken war. Parallel dazu sank die PAR-Dosis auf unter 100 W m^{-2} .

Vergangene Saftflußuntersuchungen an verschiedenen Baumarten haben stets in gleicher Weise die Abhängigkeit des diurnalen Transpirationsverlaufs von wenigen Umweltfaktoren bestätigt. An erster Stelle werden in der Regel die einfallende Strahlung und das Sättigungsdefizit der Luft genannt (ZIMMERMANN et al. 1989, LOUSTAU & GRANIER 1993, RUST et al. 1995, GRANIER & BRÉDA 1996, KÖSTNER et al. 1996, ALSHEIMER et al. 1998), in einigen Fällen auch in Kombination mit der Lufttemperatur (WERK et al. 1988) und zusätzlich der Windgeschwindigkeit (HEIMANN & STICKAN 1993). Die Umweltbedingungen steuern die Transpirationsrate der Pflanzen. Dominierender Faktor ist die Nettostrahlung. So können nach Ansicht von TYREE (1999) die meisten Änderungen der Verdunstung eines Blattes durch Änderungen der Nettostrahlung erklärt werden. Ein erhöhter Energieeintrag in Form von Strahlung hat auch eine erhöhte Verdunstungsrate zur Folge. Neben der Umsetzung der Strahlungsenergie in photochemischen Prozessen können drei Wege der Abgabe der absorbierten Energie unterschieden werden. (1) Emission vor allem langwelliger Strahlung als Schwarzer Strahler in Abhängigkeit von der Temperatur, (2) Wärmefluß zwischen Objekten unterschiedlicher Temperatur (hier: Luft und Blatt) (*sensible heat*), und (3) Energieabgabe durch Verdampfung von Wasser (*latent heat*). Ein enge Kopplung der Transpirationsrate mit der Strahlung konnte auch erfolgreich für die untersuchten Buchen im Lehrwald gezeigt werden. Bei einem PEARSON-Korrelationskoeffizienten von 0,881 war das Bestimmtheitsmaß gleich 0,777, d.h. die Tagesdosis photosynthetisch aktiver Strahlung konnte 77,7% der Variation der Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit im Zeitraum Mai bis Ende September 1998 erklären. GÜLPEN (1996) gibt für Fichten verschiedener Versuchsflächen im Schwarzwald ebenfalls eine sehr enge Korrelation ($r > 0,94$ und $r^2 > 0,89$) zwischen der monatlichen Nettostrahlung und dem monatlichen Saftfluß an.

Bei Untergliederung der Meßwerte entsprechend der Tagesdosis photosynthetisch aktiver Strahlung konnte eine erhöhte Sensitivität der Saftflußrate auf Änderungen des

Wasserdampfdefizits der Luft (D_{\max}) festgestellt werden. Bei niedrigen D_{\max} -Werten und geringer Lichtintensität (hier: PAR kleiner 5 MJ m^{-2}) führten kleine positive Änderungen von D_{\max} zu einem starken Anstieg der Saftflußgeschwindigkeit im Lehrwald. Eine ähnlich hohe Steigerung des Saftflusses wurde bei PAR Tagesdosen zwischen 5 und 10 MJ m^{-2} nur durch eine wesentlich stärkere Erhöhung des Sättigungsdefizits erreicht. Bei hoher Tagesdosis PAR (größer 10 MJ m^{-2}) erfolgte nur noch ein geringer Anstieg des Saftflusses bei Steigerung von D_{\max} . Es zeigte sich vielmehr bei hohen Tagesdosen PAR ein Sättigungstrend der Transpirationssteigerung mit zunehmendem Wasserdampfdefizit (D_{\max} größer ca. 2 kPa). Bei Untersuchungen an Fichten im Erzgebirge konnten ALSHEIMER et al. (1998) ebenfalls eine Sättigung der Transpirationsrate ab einem Sättigungsdefizit von etwa 2 kPa feststellen. Generell wird ein *Feedback*-Prozeß als Steuerungsmechanismus angenommen: Die Stomata reagieren über lokalen zellulären Wasserstreß in der Epidermis auf das atmosphärische Sättigungsdefizit und führen durch die Senkung der stomatären Leitfähigkeit (Verschluß der Spaltöffnungen) zu einer Senkung der Transpirationsrate (SCHULZE 1994).

LADEFOGED (1963) fand in seinen Untersuchungen an dänischen Buchen eine Beziehung zwischen relativer Luftfeuchtigkeit, Lichtintensität und maximaler Transpiration der Bäume: Je niedriger die relative Luftfeuchtigkeit war, desto weniger Lichtintensität wurde für das Erreichen der maximalen Transpirationsleistung benötigt. Er vermutete weiterhin, daß Bäume in geschlossenen Beständen generell die maximale Transpiration nicht erreichen, wenn die relative Luftfeuchtigkeit 75-80% überschreitet, unabhängig wie warm, sonnig oder windig es ansonsten ist.

4.1.3. Einfluß der Exposition der Meßstelle auf die Saftflußgeschwindigkeit

Ein Einfluß der Exposition (Himmelsrichtung der Installationsstelle) der Saftflußsensoren auf die gemessene Saftflußgeschwindigkeit kann unter der Annahme eines homogenen Zuwachsverhaltens an den untersuchten Standorten ausgeschlossen werden (GRANIER, persönliche Mitteilung). Voraussetzung ist eine ausreichende Isolierung der Meßeinrichtung vor zusätzlicher Erwärmung, besonders bei Messungen an der Sonnenseite eines Baumstammes. An Hanglagen oder bei ausgeprägter Windbeeinflussung ist eine Homogenität des Holzes wegen der Ausbildung von Reaktionsholz nicht gewährleistet. In solchen Fällen und bei mangelnder Isolierung kann ein Einfluß der Exposition bzw. der Meßstelle im Stamm nicht vermieden werden. Schwankungen zwischen nord- und südexponierten Sensoren sind auch aus der Literatur bekannt (HEIMANN & STICKAN 1993). LOUSTAU et al. (1998) konnten im oberen Stammbereich von *Pinus pinaster* Ait. keine Schwankungen der Saftflußgeschwindigkeit im Stammumfang feststellen. Im basalen Stammbereich dagegen bestanden Unterschiede zwischen an verschiedenen Stellen einer Ebene installierten Meßpunkten. GRANIER (1987b) wiederum fand bei Untersuchungen an Douglasien keine Unterschiede in Abhängigkeit von der Exposition der Installationsstelle im basalen Stammabschnitt.

4.1.4. Schätzgenauigkeit der den radialen Saftflußtrend beschreibenden Funktion

Die Schätzgenauigkeit der vorgestellten, den radialen Saftflußtrend beschreibenden Exponentialfunktion (Gleichung 27) hängt von verschiedenen Faktoren ab. Zum einen ist der Grad der Übereinstimmung des individuellen radialen Saftflußtrends mit der von Gleichung 27 geschätzten Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt bedeutsam. Dieser Fall wird am Beispiel der Buche #5 deutlich. Hier wird der tatsächliche Tagesmittelwert des Saftflusses um 20% unterschätzt, da die maximale Saftflußgeschwindigkeit hier meist nicht im jüngsten Splintholz erreicht wurde und sie in allen untersuchten Splintbereichen etwa gleichmäßig hoch war. An einzelnen Tagen mit einem deutlichen radialen Trend der Saftflußgeschwindigkeit stimmte der Schätzwert dagegen sehr gut mit dem gemessenen Fluß überein.

Weiterhin muß berücksichtigt werden, daß die Funktion aufgrund der exponentiellen Form dem Stamminnern einen gewissen Volumenfluß zuschreibt. Da nicht bekannt ist, bis zu welchem Splintholzbereich das Xylem noch wasserleitend ist, geht dieser Fehler in die Berechnung mit ein, wenn nicht von vornherein das hydroaktive Splintholz eingegrenzt wird. Zum Vergleich mit den Saftflußmeßwerten wurde als innere Grenze der Schätzfunktion stets der innere Sensor eingesetzt (80 mm vom Kambium). Im Lehrwald wurde so eine nur 5%ige Überschätzung durch die Funktion erzielt. Für den Fall eines weiter innen im Stamm stattfindenden Saftflusses kann eine Fehlerabschätzung durch die Gleichung 28 erfolgen. Der nicht berücksichtigte Anteil wird im schlimmsten Fall nicht größer als durch diese Gleichung beschrieben sein, da davon ausgegangen werden kann, daß die Saftflußgeschwindigkeit im Stamminnern nicht wieder zunimmt. Für die Lehrwald-Buchen muß deshalb schlimmstenfalls mit einem in der Summe um 23-37% höheren Saftfluß gerechnet werden. Der Anteil steigt mit der nicht berücksichtigten Kreisfläche, ist also höher bei Bäumen mit großem Durchmesser. Im Idealfall findet innerhalb des letzten Sensor kein Saftfluß mehr statt und der Meßwert entspricht dem vom Baum tatsächlich transportierten Wasser.

4.1.5. Radiale Trends der Saftflußgeschwindigkeit bei Buchen anderer Standorte

Die Aussagekraft der den Saftflußtrend bei Buchen beschreibenden Exponentialfunktion wird durch jüngste Untersuchungen anderer Arbeitsgruppen bestätigt. So haben KÖSTNER et al. (1998b) eine ähnliche Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt beschrieben. Die Ergebnisse ihrer Untersuchung beruhen auf zwei nur einen Tag andauernden Experimenten an sieben Buchen im Steigerwald bei Würzburg und drei Buchen im Amance Forêt bei Nancy (Frankreich). Die Ergebnisse wurden von GRANIER (persönliche Mitteilung) zur Verfügung gestellt und sind in der nachfolgenden **Abbildung 65** im Vergleich mit den Lehrwald-Daten dargestellt. Nähere Angaben zu den Standorten liegen nur für Amance Forêt vor. Jahresmitteltemperatur (9,2 °C), Jahresniederschlag (820 mm) und Höhe über NN (300 m) sind vergleichbar zu den Werten für Karlsruhe (9,5 °C, 750 mm und 220 m).

In der Abbildung wird die große Ähnlichkeit der Saftflußtrends offensichtlich. Ein generelles Muster ist für alle drei Standorte erkennbar. Mit zunehmender radialer

Entfernung vom Kambium nimmt die Saftflußgeschwindigkeit im Stamminnern ab. Individuelle Unterschiede zwischen den Bäumen eines Standortes führen zu teilweise hohen Schwankungsbreiten, in einzelnen Splintholzbereichen sind diese besonders ausgeprägt. So z.B. in 30 mm Entfernung vom Kambium im Lehrwald bei Karlsruhe und in 17 und 41 mm Entfernung vom Kambium im Amance Forêt bei Nancy.

Der Vergleich weist auf die überregionale Bedeutung der vorliegenden Untersuchung hin. Für vergleichbare Buchenwälder in Mitteleuropa ist es denkbar, daß die Saftflußgeschwindigkeit im gesamten hydroaktiven Splintholz durch die Anwendung einer Funktion in einer Form, wie sie auch hier vorgeschlagen wurde, beschrieben werden kann. Es liegt auf der Hand, daß dies zu einer Reduzierung des Meßaufwandes bei zukünftigen Bilanzierungen führen kann. Vorsicht ist allerdings bei Sonderstandorten, wie bei der freistehenden Buche #5 in Karlsruhe, geboten (siehe oben).

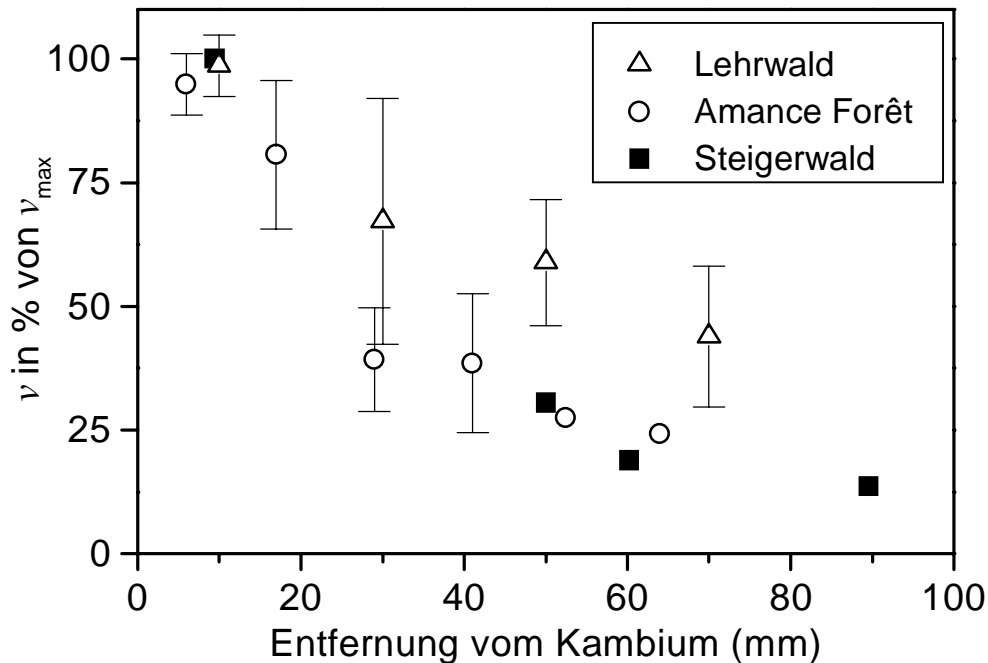


Abbildung 65. Die Saftflußgeschwindigkeit v in Prozent der maximalen v . Dargestellt ist der Trend der Saftflußgeschwindigkeit für Buchen dreier Standorte ($me \pm sd$): Steigerwald bei Würzburg ($n = 7$, 1 Tag), Amance Forêt bei Nancy ($n = 3$, 1 Tag) und Lehrwald bei Karlsruhe ($n = 4$, 140 Tage). Die Ergebnisse für die beiden Standorte Amance Forêt und Steigerwald wurden von GRANIER (persönliche Mitteilung) zur Verfügung gestellt.

4.1.6. Ursachen der radialen Saftflußtrends

Nur wenige Autoren haben sich in der Vergangenheit mit radialen Trends der Saftflußgeschwindigkeit beschäftigt (eine Übersicht geben PHILLIPS et al. 1996). In den meisten untersuchten Fällen nahm die Saftflußgeschwindigkeit vom Splint- zum Kernholz mehr oder weniger stark ab. Bei den ringporigen Arten *Quercus robur* L. und *Ulmus americana* L. beispielsweise war die Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit entsprechend des eng umgrenzten hydroaktiven Splintholzes sehr stark (ELLMORE & EWERS 1985, zitiert aus GARTNER 1995; GRANIER et al. 1994). Bei der zerstreutporigen Art *Citrus sinensis* (L.) Osbeck war die Abnahme bereits weniger stark (COHEN et al. 1981), bei *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh. und *P. yunnanensis* Dode erst gleichmäßig hoch bleibend, dann abnehmend (EDWARDS & BOOKER 1984). Bei den hier untersuchten Buchen konnten sowohl relativ gleichmäßig hohe (Buche #4 und #5), als auch mehr oder weniger stark abnehmende (Buche #1-3) Saftflußgeschwindigkeiten gemessen werden. Angaben in der Literatur schreiben dem jüngeren Holz nahe dem Kambium grundsätzlich eine höhere hydraulische Leitfähigkeit zu (GARTNER 1995). Eine frühe Arbeit, die radiale Unterschiede in der Saftflußgeschwindigkeit erwähnt, stammt von LADEFOGED (1952). Basierend auf Messungen mit Farblösungen gibt er eine 5-15 mal höhere Saftflußgeschwindigkeit für die jüngsten Jahrringe bei Buchen an. Einige jüngere Untersuchungen lassen auch Rückschlüsse auf den Einfluß von Umweltfaktoren auf die verschiedenen Splintholzbereiche und ihre Saftflußgeschwindigkeit zu. Während KÖSTNER et al. (1998a) keine signifikanten Änderungen im Verhältnis zwischen dem Saftfluß im inneren und äußeren Splint von Fichten im Jahresverlauf nachweisen konnten, wird dem inneren Splint von anderen Autoren eine höhere Variabilität in der Saftflußgeschwindigkeit zugeschrieben. Nach Angaben von OREN et al. (1998) ist die Saftflußgeschwindigkeit im inneren Splintholz von *Pinus taeda* L. stärker von Trockenperioden betroffen als der äußere Bereich. Grundsätzlich wird dies auch von KÖSTNER et al. (1998b) bestätigt. Ohne auf den Einfluß der Umweltfaktoren einzugehen, nennen RUST et al. (1995) einen im Vergleich zum jüngsten Splint höheren Variationskoeffizienten für das innere Splintholz von *Pinus sylvestris* L.. Im Lehrwald konnten keine Unterschiede in der Variation zwischen den Splintbereichen festgestellt werden.

Für eine wetterbedingte Schwankung der stamminternen Variation der Lehrwald-Buchen spricht auf den ersten Blick die gleichgerichtete Änderung der D_{\max} -Werte in verschiedenen Zeitabschnitten der Vegetationsperiode: Bei hoher stamminterner Variation (hoher *rvd*-Wert) ist auch das Sättigungsdefizit hoch. Scheinbar kein Zusammenhang besteht dabei zur Tagesdosis PAR. Schwierigkeiten bereitet dieser Ansatz bei dem Versuch, die stamminternen Reaktionen zu erklären. Wenn davon ausgegangen werden kann, daß durch die Vernetzung des Gefäßsystems eine Beschränkung bestimmter Stammregionen auf bestimmte Kronenbereiche ausgeschlossen werden kann, dann kann eine nicht-homogene Verhaltensweise nicht erklärt werden. Nach ROMBERGER et al. (1993, S.114) wird das im Xylem transportierte Wasser in alle lebende Bereiche der Korne verteilt. Alle an der Wasserversorgung beteiligten Splintholzbereiche müßten demnach in einheitlicher Weise auf sich ändernde Umweltbedingungen reagieren. Hieraus kann

gefolgert werden, daß ein radialer Trend in der Saftflußgeschwindigkeit nicht direkt aufgrund von Umwelteinflüssen variieren sollte.

Nach LADEFOGED (1952) findet ein Drittel bis die Hälfte des Radialzuwachses bei Buchen bis Ende Juni statt. Die anschließende Spätholzbildung ist meist bereits Ende August, bei insgesamt geringem Radialzuwachs auch schon Anfang August, abgeschlossen. Der Radialzuwachs kann als Erklärung für eine Zunahme der Saftflußgeschwindigkeit im jüngsten Splint, bzw. der Meßwerte des im jüngsten Splint inserierten Sensors herangezogen werden. Und zwar zu Zeiten, in denen im übrigen Splint bereits eine Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit zu verzeichnen war. Das Ende der Wachstumsperiode ging einher mit dem Zeitpunkt des Absinkens der r_{vd} -Werte im Lehrwald. Die Zunahme der Variationen im Stamm ist in erster Linie auf die gegenläufigen Änderungen der Saftflußgeschwindigkeit im jüngsten und den älteren Splintbereichen zurückzuführen. Während die mittlere v_{20} weiter bis Ende August zunahm, sanken die Werte in den anderen Splintbereichen bereits ab Mitte Juni kontinuierlich ab. Ein Einfluß der neugebildeten Gefäße auf den kambiumnahen Meßbereich kann nicht ausgeschlossen werden. Die neugebildeten Gefäße könnten u.U. zu einer Erhöhung der gemessenen Saftflußgeschwindigkeit führen, da sie die Leitfähigkeit erhöhen. Dies wäre eine mögliche, und auch zufriedenstellende Erklärung für den leichten Anstieg der Saftflußgeschwindigkeit im äußeren Xylem zu Zeiten, wo in den weiter innen liegenden Splintbereichen bereits eine Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit zu verzeichnen ist.

Ergänzend zu den durch den Radialzuwachs hervorgerufenen Effekten kommen als Erklärung für die in der Vegetationsperiode variablen r_{vd} -Werte altersbedingte Erscheinungen in Betracht. GLAVAC et al. (1990) konnten eine erhöhte Anzahl von Embolien vor allem im inneren, älteren Splintholz von Buchen feststellen. In verschiedenen Arten wurde eine signifikante Zahl an Embolien auch unter nicht-Stress-Bedingungen festgestellt (COCHARD & TYREE 1990, SPERRY et al. 1994, TOGNETTI & BORGHETTI 1994). Weil die hohen r_{vd} -Werte in erster Linie durch eine auf das Stamminnere beschränkte Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit zurückzuführen sind (bzw. eine konstant bleibende oder leicht erhöhte v_{20}), würde dieser Ansatz die Erklärung durch eine Zuwachsreaktion ergänzen. Die neu gebildeten Gefäße können die gleichbleibend hohe v_{20} erklären, während vor allem im Stamminnern auftretende Embolien eine dortige Absenkung der Saftflußgeschwindigkeit bewirken können. Diese Erklärungsweise steht nicht im Widerspruch zu der Reaktion der Saftflußgeschwindigkeit auf die Witterung. Während der Vegetationsperiode kann es durch Wassermangelsituationen in Verbindung mit extremen atmosphärischen Transpirationsanforderungen zu Gefäßausfällen, vor allem im älteren, inneren Splintholz kommen (GLAVAC et al. 1990). Die Gefäßausfälle führen zu einer Absenkung der hydraulischen Leitfähigkeit (TOGNETTI et al. 1996) und damit der Saftflußgeschwindigkeit in den entsprechenden Splintholzregionen. Der Effekt auf die v_{20} kann zusätzlich durch den aktuellen Zuwachs verdeckt werden. Das Absinken der Saftflußgeschwindigkeiten in sämtlichen untersuchten Splintbereichen im Spätsommer bis Ende September ist auf die nur noch geringen Transpirationsanforderungen zu dieser Jahreszeit zurückzuführen (LADEFOGED 1963).

4.2. Evapotranspiration und Bestandestranspiration

Die Transpiration der Bäume ist von klimatischen Einflußgrößen abhängig (TYREE 1999). Die potentielle Evapotranspiration (PET) ist ein Maß für die mögliche Verdunstungsleistung eines Waldbestandes und berücksichtigt die aktuellen Wetterbedingungen. Die PET kann deshalb als Maß für die „Anforderungen“ der Atmosphäre an die Bäume zur Wasserabgabe gelten, den sog. Verdunstungsanspruch. Die Berechnung der PET mit der PENMAN-MONTEITH-Gleichung (MONTEITH 1965) erfolgte für den Standort Lehrwald allein unter Einbezug der meteorologischen Meßwerte und einer die Kronenleitfähigkeit von Buchenbeständen beschreibenden Funktion (HERBST 1995). Da die meteorologischen Meßwerte nicht direkt am Standort erfaßt werden konnten, sondern von der etwa 20 km entfernten Wetterstation Karlsruhe-West des DWD, können die berechneten Werte nur als Näherungswert aufgefaßt werden.

Die geschätzte Evapotranspiration für den Lehrwald reicht von 1,00 bis 4,93 mm d⁻¹ im Jahr 1998. Im Mittel werden Werte von 3,36 ± 0,78 mm d⁻¹ erreicht. In der gesamten Saison (n = 144) beläuft sich die PET auf 423 mm, eingeschränkt auf die 95 Tage mit trockener Krone sind es noch 289 mm. Angaben aus der Literatur bewegen sich im gleichen Rahmen (**Tabelle 29**). Frühe Untersuchungen von SCHNOCK (1971, zitiert aus ROBERTS 1983) nennen einen Betrag von 344 mm pro Jahr. ROBERTS & ROSIER (1994) geben für einen Zeitraum von drei Jahren eine PET zwischen 334 und 444 mm, im Mittel 393 mm, für britische Buchenwälder an. Der von BENECKE & VAN DER PLOEG (1976) genannte Wert von 281 ± 33 mm im Mittel über vier Jahre für einen Buchenwald im Solling bei Göttingen ist in der gleichen Größenordnung. Innerhalb des EU-Projektes EuroFlux wurden an verschiedenen Standorten in Deutschland (Kiel) und Nordost-Frankreich langjährige Untersuchungen sowohl zur PET als auch zur Transpirationsleistung von Buchenbeständen durchgeführt. Die angegebenen PET-Werte variieren zwischen 338 und 645 mm in der Vegetationsperiode (GRANIER, persönliche Mitteilung). Zusammenfassend kann auf Basis der Standortmittel für Mittel- und Nordwesteuropa ein Bereich von 281 bis 617 mm PET angegeben werden. Der Wert für Karlsruhe liegt mit 289 mm an der unteren Grenze. Er liegt jedoch sehr nahe an den für den Solling genannten 281 mm (BENECKE & VAN DER PLOEG 1976). Da für Karlsruhe nur Meßwerte einer Vegetationsperiode vorliegen, kann keine Aussage über interannuelle Schwankungen getroffen werden. Wie oben bereits erwähnt, fanden ROBERTS & ROSIER (1994) innerhalb von drei Jahren eine um mehr als 100 mm variierende PET. Auch im Solling lagen die Extremwerte um bis zu 66 mm auseinander (BENECKE & VAN DER PLOEG 1976).

In einer erst kürzlich erschienenen Untersuchung nennen MAGNANI et al. (1998) PET-Werte im Bereich von 0,62 bis 2,97 mm pro Tag, und im Mittel 1,97 mm d⁻¹ für einen 35jährigen Buchenwald im nördlichen Apennin (Italien). Die minimale PET im Lehrwald weicht mit 1,00 mm d⁻¹ nur geringfügig von diesen Werten ab. Die maximale PET ist im Lehrwald jedoch deutlich höher und liegt bei 4,93 mm d⁻¹. Die klimatischen Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsflächen können hier als ursächlich verantwortlich für die Unterschiede angesehen werden. Die italienische Untersuchungsfläche befand sich an einem Nordosthang auf 1230 m über NN (oberer Bereich der montanen Höhenstufe) bei

einer mittleren Jahrestemperatur von 5,9 °C und einem Jahresniederschlag von 2608 mm. Der Lehrwald dagegen befindet sich auf 220 m über NN (kolline Höhenstufe) bei einer Jahresmitteltemperatur von 9,5 °C und nur 750 mm Niederschlag.

Die aus den Saftflußdaten ermittelte Transpiration des Lehrwaldes beträgt im Mittel $2,61 \pm 0,91 \text{ mm d}^{-1}$ für die Tage mit weniger als 0,5 mm Niederschlag im Jahr 1998. In der gesamten Vegetationsperiode 1998 liegt der Mittelwert etwas niedriger bei $2,22 \pm 1,00 \text{ mm d}^{-1}$. LADEFOGED (1963) gibt für 10 Buchen zweier Bestände (25-28 bzw. 36 Jahre alt) in Dänemark einen sehr breiten Bereich der maximalen Transpiration an. Die bei ausreichender Wasserversorgung und optimalen Klimabedingungen mit einer abgewandelten *heat-pulse* Technik gemessenen Maximalwerte variieren zwischen 1,6 und $6,8 \text{ mm d}^{-1}$ je nach Baum und belaufen sich im Mittel auf $4,12 \pm 1,56 \text{ mm d}^{-1}$. Jahresmitteltemperatur der beiden dänischen Standorte, 6,8 bzw. 7,8 °C, und Niederschlag, 520 bzw. 598 mm, sind ähnlich wie die Werte für Karlsruhe (siehe oben). Die große Variationsbreite der dänischen Untersuchung ist in erster Linie auf den Einschluß von Bäumen verschiedener Stellung im Kronenraum zurückzuführen. Unter optimalen Bedingungen (wolkenlos und sonnig) wurden dort im Sommer $4,01 \text{ mm d}^{-1}$ und bei niedriger Transpiration im September $2,60 \text{ mm d}^{-1}$ erreicht. Im Vergleich zu LADEFOGED'S Ergebnissen konnte im Lehrwald nur ein verhältnismäßig enger Bereich der Transpiration an den trockenen Tagen gemessen werden, und zwar zwischen 1,70 und $3,52 \text{ mm d}^{-1}$. Nach Ansicht LADEFOGED'S repräsentieren die von ihm ermittelten Werte die dänischen Buchenwälder. Die von LADEFOGED zitierten Quellen nennen für Buchenwälder sowohl höhere als auch niedrigere Werte als hier für Karlsruhe angegeben: SCHUBERT (1939) 4,80, POLSTER (1951) 3,80 und LØFTING (1959) $2,20 \text{ mm d}^{-1}$.

Die berechnete Evapotranspiration PET weicht von den aus den Saftflußdaten ermittelten Transpirationswerten zwar ab, die Abweichungen liegen jedoch im Rahmen der Literaturwerte. Aus der Literatur bekannte Werte für die Bestandstranspiration bzw. Evapotranspiration von Buchenbeständen sind in der nachfolgenden **Tabelle 29** zusammengestellt. Der Vergleich mit den Literaturwerten zeigt für Mittel- und Nordwesteuropa einen sich im wesentlichen deckenden Bereich der Transpiration und potentiellen Evapotranspiration von Buchenwäldern. Im Mittel ergeben sich unter Einschluß der Karlsruher Meßwerte für die PET $371 \pm 128 \text{ mm}$ und für die Transpiration $318 \pm 112 \text{ mm}$. Schon ROBERTS (1983) hat festgestellt, daß sich die Transpiration verschiedener Waldbestände nicht wesentlich unterscheidet und eine mittlere Transpiration von $333 \pm 36 \text{ mm}$ für verschieden Nadel- und Laubbaumarten in Belgien, England und Deutschland angegeben. Als Ursache sieht er eine Steuerung der Transpiration durch eine negative *Feedback*-Reaktion der Kronenleitfähigkeit auf das Feuchtigkeitsdefizit der Atmosphäre. Zu dem gleichen Schluß einer auf regionaler Ebene eher konservativen Transpiration kommen MAGNANI et al. (1998).

Tabelle 29. Zusammenstellung aus der Literatur bekannter Angaben zur Transpiration (T) und potentiellen Evapotranspiration (PET) von europäischen Buchenbeständen (von Nord nach Süd geordnet). Der Quotient aus T und PET drückt den Grad der Übereinstimmung aus. Die Differenz zwischen T und PET ist durch die Transpiration der Kraut- und Strauchschicht und die Evaporation des Bodens bedingt. Beide Komponenten werden von Saftflußmessungen nicht berücksichtigt.

Ort	T mm/Saison	PET mm/d	PET mm/d	T/PET	Quelle
Dänemark	² 493				LADEFOGED (1963)
Kiel	389	617		0,63	⁴ EuroFlux
England		393	¹ 3,22		ROBERTS & ROSIER (1994)
Belgien	344				³ SCHNOCK (1971)
Göttingen		281			BENECKE & VAN DER PLOEG (1976)
Karlsruhe	206	289	3,33	0,71	diese Arbeit
Frankreich	255	345		0,74	⁴ EuroFlux
Frankreich	218				⁴ EuroFlux
Italien		⁵ 301	1,97		MAGNANI et al. (1998)

¹ Vegetationsperiode Juni-September (ROBERTS & ROSIER 1994).

² Errechnet aus dem Tageswert. Vegetationsperiode Mai-August (LADEFOGED 1963).

³ Zitiert aus ROBERTS (1983).

⁴ GRANIER (persönliche Mitteilung).

⁵ Errechnet aus dem Tageswert. Vegetationsperiode Mai-September (MAGNANI et al. 1998).

Werden nur 51% der gesamten Bestandsgrundfläche als wasserleitend angesehen, beträgt die Transpiration in der gesamten Vegetationsperiode (eingeschränkt auf trockene Tage, siehe oben) mit 206 mm 71% der theoretisch ermittelten Evapotranspiration. Ähnliche Werte wurden auch bei anderen Untersuchungen in Norddeutschland und Frankreich festgestellt (**Tabelle 29**). Bei Berücksichtigung der gesamten Brusthöhenquerfläche übersteigt die Transpiration aus den Saftflußdaten mit 481 mm die PET um 66%. Der Vergleich zeigt auch eine ähnliche Übereinstimmung mit der PET, wenn anstelle einer im gesamten Splintholz homogenen Saftflußgeschwindigkeit (Q_{v20}) ein radialer Trend angenommen wird ($Q_{f(v20)}$). Mit der für diesen Standort angepaßten Funktion erreicht $Q_{f(v20)}$ 84% der PET, Q_{v20} dagegen entspricht genau dem PET-Wert. Hier ist zu beachten, daß die potentielle Evapotranspiration keine Unterscheidung zwischen der Transpiration der Baum- und der Strauchschicht macht! Die PET beschreibt die physikalisch mögliche Verdunstung, angepaßt an einen bestimmten Bestand. Meist ist die Transpiration deshalb kleiner als die PET (ROBERTS 1983). Dies zeigen auch die Literaturwerte (**Tabelle 29**). In vielen Fällen wird die Differenz zwischen der PET und der auf Saftflußmessungen beruhenden Transpiration der Kraut- und Strauchschicht (Unterstand) zugeschrieben (z.B. GRANIER et al. 1999). Die Transpiration des Unterstandes und die Evaporation freier

Bodenoberflächen wird bei den Saftflußmessungen nicht berücksichtigt (z.B. GRANIER et al. 1996a und b). WEDLER et al. (1996) geben beispielsweise einen Schätzwert von 20% (Anteil an der gesamten PET des Bestandes) für die Evapotranspiration der Kraut- und Strauchschicht eines Kiefernwaldes an. Aus der Differenz zwischen Transpiration und potentieller Evapotranspiration kann ein Anteil von 29% für den Lehrwald ermittelt werden. Dieser Schätzwert verteilt sich auf die Transpiration des Unterstandes und die Evaporation des Bodens. Der Schätzwert der Transpiration unter Berücksichtigung einer homogenen Saftflußgeschwindigkeit (Q_{v20}) läßt also keinen Raum für die übrigen Komponenten der Evapotranspiration. ROBERTS (1983) schreibt, daß der Anteil der Transpiration der Kraut- und Strauchschicht mit der Auflichtung der Bestandeskrone anwächst. Dies ist durch den höheren Anteil verfügbarer Energie für die Transpiration des Unterstandes in einem lichten Waldbestand erklärt. Transpirationsunterschiede durch Unterschiede in der Kronenstruktur zwischen Waldbeständen werden nach ROBERTS (1983) durch den entsprechenden Beitrag der Kraut- und Strauchschicht ausgeglichen.

MITSCHERLICH (1981, S. 307) gibt als Ergebnis eines Transpirationsversuchs mit Lysimetern an Traubeneichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) eine den Niederschlag um 134% übersteigende Transpiration bei guter Wasserversorgung durch einen Grundwasseranschluß an. Demgegenüber konnte bei fehlendem Grundwasseranschluß nur eine um 40% höhere Transpiration festgestellt werden. Einen erheblichen Einfluß eines Waldbestandes auf den Grundwasserstand beschreibt HOLSTENER-JØRGENSEN (1961, 1967, zitiert aus MITSCHERLICH 1981, S. 270) am Beispiel eines 75jährigen dänischen Buchenwaldes. Zwischen Mai und November sank der Grundwasserstand unter dem Bestand um bis zu 2,5 m. Nach einem Kahlschlag blieb der Grundwasserstand dagegen auf gleichbleibend hohem Niveau während des ganzen Jahres. In dieser Hinsicht aufschlußreich ist die hohe Transpiration im Lehrwald bei nur geringem Niederschlagsangebot im August und Mai 1998. Es kann davon ausgegangen werden, daß Bäume ihren Wasserverbrauch bei Wassermangel reduzieren (z.B. MITSCHERLICH 1981, S. 306, 308). Nach Angaben von LU et al. (1995) reduzieren dominante Bäume die Saftflußgeschwindigkeit bei Trockenheit stärker als Bäume einer niederen sozialen Stellung. Dies wird von OREN et al. (1998) bestätigt, da große Bäume der oberen Kronenschicht Wasser schneller verbrauchen und somit auch eher in Trockenstreßsituationen geraten. Wenn die Buchen im Lehrwald ihre Transpirationsrate auch unter temporärem Wassermangel nicht reduzieren, ist wahrscheinlich, daß sie ihren aktuellen Wasserbedarf aus dem Speicher des Bodens decken (siehe 4.3.3).

4.3. Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit

4.3.1. Einfluß von Embolien auf die hydraulische Leitfähigkeit

Als zerstreutporige Baumart bilden Buchen im gesamten Jahrring im Mittel gleich große Gefäße aus und nicht, wie ringporige Arten, einen deutlich abgesetzten Bereich weitlumiger Frühholzgefäße. Die hydraulische Leitfähigkeit (k_h) innerhalb eines Jahrrings kann deshalb als relativ konstant angesehen werden. Während der Ausbildung neuer

Gefäße im aktuellen Jahrring treten in den älteren, inneren Jahrringen vermehrt Alterserscheinungen auf (siehe unten). Dieser Zustand erleichtert das Auftreten von Wasserstreß-induzierten Kavitationen und erklärt das gehäufte Auftreten von embolierten Gefäßen gerade in älteren Splintbereichen (SPERRY et al. 1988, GLAVAC et al. 1990). Schon STEWART (1967) schreibt, daß die radial von außen nach innen im Splintholz des Stammes abnehmende Effizienz des Transpirationsstroms in erster Linie durch auftretende Embolien in den inneren Gefäßen verursacht wird. Embolien setzen die hydraulische Leitfähigkeit des Xylems herab. Eine anatomisch bedingte Abnahme der Leitfähigkeit in Richtung Kernbereich beschreibt GARTNER (1995). Sie nennt als Ursache einen radialen Gradienten in der Anatomie der Jahrringe. Dies wird durch das zunehmende Alter des die Gefäße in einem radialen Transekt bildenden Kambiums erklärt (siehe auch ROMBERGER et al. 1993).

4.3.2. Gefäßausfälle als natürlicher Prozeß in der Vegetationsperiode

Der Verlust an hydraulischer Leitfähigkeit während der Vegetationsperiode ist ein normaler, natürlicher Prozeß (eine Übersicht gibt LÖSCH 1999). Embolien sind auf der einen Seite die natürliche Konsequenz nach Verlust eines Blattes durch Blattfraß oder eines Zweiges bzw. ganzen Astes durch mechanische Faktoren wie Wind (TYREE 1999). So finden sich in einer Pflanze immer einige embolierte Gefäße. Nach Angaben von HACKE & SAUTER (1995) wird von *Fagus sylvatica* L. f. *purpurea* (Ait.) Schneid. ein Ausfall von 10% der Gefäße während des Sommers toleriert. Auf der anderen Seite findet ein natürlicher Alterungsprozeß statt, bei dem die Elastizität der Tüpfelmembran mit dem Gefäßalter abnimmt und dementsprechend die Empfindlichkeit für Kavitationen zunimmt (SPERRY et al. 1991). Dies wird auch durch die Untersuchungen von GLAVAC et al. (1990) an Buchen in Nordhessen bestätigt. Im Laufe der Vegetationsperiode wurde von den Autoren eine erhöhte Zahl an Embolien in erster Linie im inneren Stammbereich festgestellt. Im inneren Stammbereich findet ein fließender Übergang zwischen wasserleitendem Splintholz und dem Kernholz statt, d.h. eine scharfe Grenzziehung ist meist nicht möglich. Das intermediäre Holz der Übergangszone besitzt bereits eine vergleichsweise niedrige hydraulische Leitfähigkeit der Gefäße, die schließlich im Kern ganz verschwindet. Diese natürliche Abnahme der hydraulischen Leitfähigkeit wird durch Streßsituationen noch verstärkt. Extreme Wasserdampfdefizite der Luft können zu die Gefäße schädigenden Wasserpotentialgradienten im Xylem führen. Normalerweise verhindert der stomatare Regelmechanismus die Überschreitung eines in der Regel artspezifischen Grenzwertes (TYREE & SPERRY 1988, LO GULLO et al. 1995, COCHARD et al. 1996). HACKE & SAUTER (1995) nennen einen Grenzwert von $-1,9$ MPa für das Auftreten von Kavitationen bei *F. sylvatica* L. f. *pupurea* (Ait.) Schneid.. Sie stellten einen 50%igen Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit (k_h) bei $-2,9$ MPa an 15jährigen Bäumen fest. Unter Wasserstreß konnten TOGNETTI et al. (1995) einen starken Anstieg der k_h -Verlustrate bei einjährigen Buchen (*F. sylvatica* L.) verschiedener Herkunft bereits ab -1 MPa nachweisen. Am Ende der 10tägigen Trockenperiode war die hydraulische Leitfähigkeit um 87% gesunken, bei einem Wasserpotential von -2 MPa. Anzumerken bleibt hier noch, daß TOGNETTI et al. (1995) keinen Einfluß der Herkunft der Buchen

(Ökotypen) auf die Reaktion auf Wasserstreß feststellen konnten. TYREE (1999) faßt die Ergebnisse von Untersuchungen an mehr als 60 Arten zusammen und nennt einen 50%igen Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit bei Druckgradienten zwischen -0,7 und -11 MPa.

4.3.3. Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit während der Vegetationsperiode

Der Vergleich der Saftflußgeschwindigkeit mit den Meßwerten des Wasserpotentials distaler Zweige macht den Einfluß des Wasserpotentials deutlich. Während des gesamten Tages verlief die Abnahme des Wasserpotentials parallel zur Zunahme der Saftflußgeschwindigkeit. Das Absinken des Wasserpotentials im Laufe eines Tages geschieht, da die einfallende Strahlungsenergie die Verdunstungsrate (also auch die Saftflußgeschwindigkeit) über die Wasseraufnahmerate der Wurzel erhöht (TYREE 1999). Der übereinstimmende Tagesverlauf von Wasserpotential und Saftflußgeschwindigkeit wurde bereits in zahlreichen Untersuchungen aufgezeigt (z.B. SCHULZE et al. 1985, LU et al. 1995) und ist eine Bestätigung für die Aussagekraft der Saftflußmessungen.

Die Kombination der beiden Methoden liefert weiterhin einen Hinweis auf einen möglicherweise vorhandenen Wasserspeicher im Stamm der untersuchten Bäume. Die gegeneinander aufgetragenen Meßwerte zeigen durch das Auftreten einer weiten Hystereseschleife das Vorhandensein eines Wasserspeichers im Stamm (MAGNANI & BORGHETTI 1995, TOGNETTI et al. 1996, KOWALIK et al. 1997, MAGNANI et al. 1998) Bei enger Hystereseschleife entspricht der gemessene Saftfluß tatsächlich der von der Pflanze im gleichen Zeitraum transpirierten Wassermenge. Im Mai, zu Beginn der Vegetationsperiode, konnte bei hohem Saftfluß eine sehr enge Hysterese bei beiden Bäumen im Lehrwald beobachtet werden. Im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode wurde die Hystereseschleife jedoch ausgeprägter. Ende September schließlich war eine deutliche, weite Hystereseschleife bei niedrigerem Saftfluß vorhanden. Eine ausgeprägte Hysterese tritt dann auf, wenn die Transpiration die Absorption durch die Wurzel deutlich übersteigt (KRAMER & BOYER 1995). Die Parenchymzellen setzen dem Wasserentzug generell weniger Widerstand entgegen als der Boden und der Stamm schrumpft im Laufe des Tages im Durchmesser (z.B. HERZOG et al. 1995). Ist der Boden ausreichend feucht, wird der stamminterne Wasserspeicher bei reduzierter Transpirationsrate am Nachmittag, Abend oder u.U. auch erst nachts, wieder aufgefüllt. Die trotz sehr hoher Transpirationsrate fehlende Hysterese im Mai scheint unter den genannten Gesichtspunkten auf einen niedrigen Widerstand in der Wurzel hinzuweisen. Für die Pflanze war es also trotz geringem aktuellen Niederschlag (siehe oben, **Abbildung 56**) leichter, Wasser aus dem Boden aufzunehmen, als den eigenen Speicher zu entleeren. Im September war der Saftfluß deutlich reduziert, gleichzeitig war eine weite Hystereseschleife erkennbar. Zu diesem Zeitpunkt ist anscheinend der Wurzelwiderstand gestiegen und die Pflanze benutzt die stamminternen Wasservorräte trotz hohem aktuellen Niederschlag (siehe oben, **Abbildung 56**). Dies deckt sich mit der Abnahme der hydraulischen Leitfähigkeit des gesamten Gefäßsystems (einschließlich der Wurzel) und wird weiter unten ausführlich diskutiert.

Der Einfluß der hydraulischen Leitfähigkeit auf die Transpirationsrate wird ebenfalls durch die gleichzeitigen Saftflußmessungen im Lehrwald deutlich. Wie die Ergebnisse zeigen, reichte bei hoher Leitfähigkeit im Mai ein geringer Wasserpotentialgradient von -1,1 MPa aus, um einen hohen Saftfluß von $5,3 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$ hervorzurufen. Im Laufe des Untersuchungszeitraum sank die hydraulische Leitfähigkeit des Gefäßsystems jedoch stark ab. Die gleichzeitig bis auf -1,83 MPa im Tagesmittel stark ansteigenden Druckgradienten führten deshalb, bei sinkender Leitfähigkeit, im Juni bis August zu keiner deutlichen Erhöhung des Saftflusses. Statt dessen kam es zu einer leichten Erniedrigung des Saftflusses von 4,38 auf $4,17 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$. Im August wurden mit -2,60 MPa die tiefsten Wasserpotentialwerte der Vegetationsperiode im Lehrwald gemessen. Im September ist die Leitfähigkeit des Xylems auf einem sehr niedrigen Niveau angelangt. In Kombination mit einem dem Beginn der Vegetationsperiode vergleichbar niedrigen Wasserpotentialgradienten (-1,06 MPa) findet deshalb zu diesem Zeitpunkt nur ein deutlich geringerer Saftfluß statt. Mit $2,07 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$ entspricht der Wert nur noch etwa einem Drittel des Mai-Mittelwertes.

Im Untersuchungszeitraum variiert die hydraulische Leitfähigkeit der beiden untersuchten Buchen im Lehrwald zwischen 0,88 und $2,69 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$. Die Werte entsprechen damit in etwa den für Buchen im italienischen Apennin von MAGNANI & BORGHETTI (1995) gemachten Angaben. Sie nennen Werte zwischen 10^{-12} und $6 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ im Zeitraum Ende Juni bis Ende Oktober. Verglichen mit Nadelbäumen ist die in Karlsruhe gemessene Leitfähigkeit hoch: LU & GRANIER (1992) nennen für *Picea abies* (L.) Karst. einen Bereich von 1,97 bis $3,47 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$, und LOUSTAU & GRANIER (1993) geben für *Pinus pinaster* Ait. einen ähnlichen Bereich von 3,36 bis $11,6 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ an. Der von YANG & TYREE (1994) für *Acer saccharum* Marsh. und *A. rubrum* L. und von PATINO et al. (1995) für verschiedene tropische *Ficus*-Arten angegebene Bereich ist mit 10^{-14} bis $10^{-11} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ sogar noch deutlich breiter, umfaßt damit aber auch die hier gemessenen und von MAGNANI & BORGHETTI (1995) grundsätzlich bestätigten Werte für Buche. Buche und Ahorn gehören beide zu den zerstreutporigen Baumarten. Im allgemeinen ist die hydraulische Leitfähigkeit von Laubbäumen aufgrund der größeren Gefäßdurchmesser höher als die von Nadelbäumen mit Tracheiden (TYREE 1999).

Im Untersuchungszeitraum, von Mai bis September 1998, sinkt die hydraulische Leitfähigkeit der beiden untersuchten Buchen im Lehrwald von im Mittel $2,53 \cdot 10^{-12}$ auf im Mittel $0,91 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$. Eine geringfügig erhöhte Leitfähigkeit konnte bei einem Baum Anfang Juni festgestellt werden. Von Mai bis Juli sinkt die hydraulische Leitfähigkeit bei beiden Bäumen im Mittel um 26%. Über den gesamten Zeitraum von Mai bis Ende September sinkt sie sogar um 64%. HACKE & SAUTER (1995) kamen in ihrer Untersuchung an *F. sylvatica* L. f. *pupurea* (Ait.) Schneid. und *Populus balsamifera* L. zu ähnlichen Ergebnissen. Die Abnahmeraten sind zwar niedriger als für Karlsruhe ermittelt, zeigen aber deutlich den gleichen Trend einer abnehmenden hydraulischen Leitfähigkeit im Verlauf der Vegetationsperiode. Im Juni stellten HACKE & SAUTER noch keine Embolien fest, im Juli und August war die hydraulische Leitfähigkeit bei der Buche bereits um 11% gesunken, bei *Populus* um 8%. Bis in den September blieb der Verlust an hydraulischer Leitfähigkeit bei beiden Species unter 15%. Erst am Ende der

Vegetationsperiode, im Oktober, bei Temperaturen z.T. unter 0°C, lag die Verlustrate zwischen 25 und 30% bei *Fagus* und fast 50% bei *Populus*.

Bei Untersuchungen an apikalen Zweigen von 35jährigen Buchen haben MAGNANI & BORGHETTI (1995) einen 20%igen Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit bereits bei einem Wasserpotential von -0,3 MPa festgestellt. Bei -2,2 MPa wurde schließlich ein 90%iger Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit nachgewiesen. Ähnliche Ergebnisse wurden auch an anderen Pflanzen erzielt: *Schefflera morotoni* (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin (TYREE et al. 1991), *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh., *P. balsamifera* L. und *P. angustifolia* James (TYREE et al. 1992, TYREE et al. 1994). Während des Sommers konnten MAGNANI & BORGHETTI (1995) einen Leitfähigkeitsverlust von 40-65% in apikalen Zeigen feststellen. Die in Karlsruhe gemessenen Ψ -Werte von maximal -2,6 MPa im August (siehe oben) lassen ähnliche Ausfallraten vermuten. Im Gegensatz zu der hier gezeigten und auch von HACKE & SAUTER (1995) bestätigten Abnahme (siehe oben) der hydraulischen Leitfähigkeit mit dem Fortschreiten der Vegetationsperiode fanden MAGNANI & BORGHETTI (1995) nach einem Minimum Mitte Juli eine Zunahme bis in den Oktober. Sie vermuten einen Einfluß starker Regenfälle auf die hydraulische Leitfähigkeit und schließen eine Regeneration der embolierten Gefäße nicht aus. Ein derartiger Einfluß wäre denkbar, wenn bei oder nach einem starken Regen die Entstehung eines Wurzeldruckes gefördert werden würde (SPERRY et al. 1988). Dies ist jedoch bei Buchen fraglich: COCHARD et al. (1997) konnten einen positiven Druck im Xylem von Buchen von maximal 0,02 MPa zu Beginn der Vegetationsperiode im Zeitraum von Mitte März bis Mitte April messen. Auch haben HACKE & SAUTER (1995) keine Regeneration bei *F. sylvatica* L. f. *purpurea* (Ait.) Schneid. nach langen Regenperioden feststellen können. Weiterhin vermuten MAGNANI & BORGHETTI (1995) einen Einfluß der hydraulischen Leitfähigkeit der Wurzel, da eine Regeneration apikaler Zweige scheinbar wenig Einfluß auf die hydraulische Leitfähigkeit des gesamten Baumes gezeigt hat. Als mögliche Erklärung schlagen sie deshalb vor, daß durch eine längere Aktivität des Wurzelmeristems und die Ausbildung neuer, leistungsfähiger Gefäße ein Anstieg der Wurzeleitfähigkeit im Herbst erfolgen könnte und so auch der Anstieg der Baumleitfähigkeit hervorgerufen worden sein könnte. Der endgültige wissenschaftliche Beweis für einen derartigen Effekt steht aber noch aus. In Karlsruhe konnte zumindest kein Anstieg der hydraulischen Leitfähigkeit im Herbst festgestellt werden. In diesem Zusammenhang schreibt SPERRY (1993, 1995) der Gattung *Fagus* generell das Fehlen einer Regenerationsfähigkeit nach winterlichen oder früh im Frühling auftretenden Embolien zu. Auch BORGHETTI et al. (1993) haben keinen Beweis für eine derartige Regeneration bei *Fagus sylvatica* L. finden können. Allerdings schreiben GLAVAC et al. (1990), daß sie den im Sommer bei Buchen festgestellten erhöhten hydraulischen Widerstand im Herbst nicht mehr nachweisen konnten. Neueste Untersuchungsergebnisse zeigen, daß z.B. bei *Laurus nobilis* L. Embolien durch die Aktivität benachbarter Parenchymzellen wieder aufgelöst werden können, während das Wasser in den angrenzenden Gefäßen unter einem Unterdruck (Transpirationssog) stand (HOLBROOK & ZWIENIECKI 1999, TYREE et al. 1999). Dies würde das Fehlen der winterlichen und das Vorhandensein der sommerlichen Regenerationsfähigkeit bei Buchen erklären. Nach Ansicht von TYREE (1999) treten Regenerationen von funktionsunfähigen Gefäßen durch die Auflösung einer Embolie nicht

bei allen Pflanzen auf. Von Bedeutung sind sie vor allem bei Monokotylen, da diese kein sekundäres Dickenwachstum aufweisen und damit keine Möglichkeit zur Ausbildung neuer Gefäße haben. Dikotyle Pflanzen können dagegen defekte Gefäße einfach durch neugebildete ersetzen. Buchen bilden z.B. bis in den September hinein neue Gefäße im aktuellen Jahrring (LADEFOGED 1952). Untersuchungen von ESCHRICH (1997) belegen, daß Buchen im Mai zu Beginn der Vegetationsperiode täglich drei neue Xylemzellen in einer radialen Zellreihe bilden. Auch kommen BORGHETTI et al. (1993) zu dem Schluß, daß eine Beziehung zwischen einer erhöhten Zahl an winterlichen Embolien, verspätetem Knospenaustrieb und verringerter Wachstumsrate bei verschiedenen Buchen-Ökotypen besteht. Dementsprechend schreibt GARTNER (1995), daß die am wenigsten von winterlichen Gefäßausfällen betroffenen Arten am ehesten beblättert sind. Beides spricht für eine fehlende großangelegte Regeneration nach (winterlichen) Gefäßausfällen.

4.4. Bodenfeuchte und *Predawn*-Wasserpotential

Die Bodenfeuchtemessungen zeigten im Grunde keine Schwankungen im Meßzeitraum Ende Juli bis Ende September. Sie bestätigen damit die Messungen des *Predawn*-Wasserpotentials als Maß für eine u.U. auftretende Wassermangelsituation (HAVRANEK 1980, TYREE 1999). Bei Baum #1 zeigten sich bereits ab Juni kaum noch Änderungen, bei Baum #4 blieb das *Predawn*-Wasserpotential ab August konstant. Es kann also davon ausgegangen werden, daß im Hoch- und Spätsommer keine Wassermangelsituationen aufgetreten sind. Die Wasserpotentialmessungen zeigen vielmehr insbesondere für Baum #4 ein Minimum im Juni und Mitte Juli am frühen Morgen. Vermutlich wurde hier an Baum #4 aber nicht das *Predawn*-Wasserpotential gemessen, da die Sonne zu dieser Jahreszeit bereits aufgegangen war und Baum #4 ostexponiert ist. Hier liegen leider keine Bodenfeuchtemessungen vor. Interessant ist in diesem Zusammenhang die erst kürzlich erschienene Modellierung eines Wasserstreßindex für einen „Standard“-Laubwald in verschiedenen Regionen Frankreichs durch GRANIER et al. (1999). Der Index gibt die mittlere jährliche Wasserstreßdauer zwischen kleiner 1 und größer 2,5 Monaten an und beläuft sich für das benachbarte Straßburg auf einen verhältnismäßig kurzen Zeitraum von 1-1,5 Monaten. Die TDR-Messungen zeigten zwar für die obersten 20 cm des Bodens einen nur geringen Wassergehalt von im Mittel 6,43-14,15 Vol.-% zwischen den einzelnen Meßpunkten; jedoch ist die Buche kein ausgesprochener Flachwurzler und die Wassergehalte in den tieferen Bodenregionen sind aus pflanzlicher Sicht eher von Bedeutung. Die Buche wird aufgrund der Form ihrer Wurzel ausbreitung auch als Herzwurzler bezeichnet: die Hauptwurzel reicht relativ tief herab, während in den oberen Schichten die horizontale Ausbreitung überwiegt (KUTSCHERA 1997). Ab 20 cm Bodentiefe waren die Wassergehalte im Lehrwald im Hoch- und Spätsommer im Mittel deutlich höher zwischen 17 und 25 Vol.-%. Die Ursache für die leichte Abnahme des Wassergehaltes in (60)80-100 cm Bodentiefe bei Rohr 2 und 3 ist die für Parabraunerden typische Ausbildung des Tonanreicherungs-horizonts B_t. Der tonreiche Horizont hat eine höhere Wasserhaltekapazität als der darüber liegende tonarme A₁-Horizont und der darunter liegende Übergangsbereich zum Ausgangsgestein. Das „l“ steht für *lessiver*; französisch für auswaschen, auslaugen. Parabraunerden werden im französischen deshalb

auch als *Sol brun lessivé* bezeichnet. Den höchsten Anteil an pflanzenverfügbarem Wasser haben Schlufflehm Böden (etwa 15-35 Vol.-% Wassergehalt), reine Lehmböden liegen etwas darunter, bei tonigen Böden ist die Untergrenze etwas höher (EHLERS 1996). Bis in 1 m Tiefe war also auch im Hochsommer noch ausreichend Wasser verfügbar, eine Tiefe, die sicherlich von den Wurzeln der Bäume noch überschritten wird.

4.5. Holzanatomie

Die anatomischen Untersuchungen an den Bohrkernen der Buchen erfolgte, um den radialen Trend der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt nicht nur zu beschreiben, sondern auch dessen anatomische Ursache erklären zu können. Die Ergebnisse sind in dieser Hinsicht leider nicht zufriedenstellend. Die wichtigen Gefäßparameter stimmen mit Literaturangaben überein. So konnten Gefäßdurchmesser von 16-98 μm (im Mittel 55 μm) gemessen werden. In der Literatur werden mittlere Gefäßdurchmesser von 16-80 μm für Buche angegeben (z.B. BOSSHARD 1974b). TYREE (1999) gibt in einer Übersicht die „spezifische“ Leitfähigkeit verschiedener Arten wieder. Für Laubbäume der gemäßigten Breiten liegen die Werte etwa zwischen 1,1 und $1,5 \cdot 10^{-9} \text{ m}^4 \text{ s}^{-1} \text{ N}^{-1}$. Bei Nadelbäumen gibt TYREE einen Bereich von etwa $0,9-1,2 \cdot 10^{-9} \text{ m}^4 \text{ s}^{-1} \text{ N}^{-1}$ an. Tropische Lianen übertreffen diese Werte mit $30-200 \cdot 10^{-9} \text{ m}^4 \text{ s}^{-1} \text{ N}^{-1}$ deutlich. Die meist geringere Leitfähigkeit der Gefäße der Nadelbäume wurde bereits oben angesprochen. Die von HEINE (1971) aus verschiedenen Arbeiten (vorwiegend aus der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts) zusammengestellten Werte für einige Laubbäume der gemäßigten Breiten umfassen einen sehr weiten Bereich von $1-35 \cdot 10^{-9} \text{ m}^4 \text{ s}^{-1} \text{ N}^{-1}$. Dagegen liegen die für die Lehrwald-Buchen abgeleiteten Werte für die spezifische Leitfähigkeit bei $1,8-3,02 \cdot 10^{-8} \text{ m}^4 \text{ s}^{-1} \text{ N}^{-1}$ und liegen damit in der oberen Hälfte des von HEINE genannten Bereichs. Allerdings wurden sämtliche oben angeführten Werte im Gegensatz zur vorliegenden Untersuchung an kleineren Astsegmenten und nicht im basalen Stammbereich gemessen. TYREE merkt in seiner Übersicht deshalb auch an, daß ein Vergleich von Mittelwerten zwischen Arten oftmals schwierig ist, da die „spezifischen“ Leitfähigkeitswerte innerhalb eines Individuums nicht konstant sind. Es ist bereits lange bekannt, daß die Gefäßgröße in einem Baum basipetal zunimmt (z.B. ZIMMERMANN 1983). Dementsprechend kann auch die Leitfähigkeit in der Stammbasis 10 bis 100 mal größer sein als in Ästen aus der Kronenregion (TYREE 1999). Der direkte Vergleich der obigen Meßwerte mit Literaturangaben ist also vorsichtig zu beurteilen.

Die Abnahme der hydraulischen Leitfähigkeit k_s in Richtung Kern, wie sie GARTNER (1995) beschreibt, kann allein aufgrund der anatomischen Untersuchungen weder klar bestätigt noch widerlegt werden. Innerhalb des untersuchten Bereichs der Bohrkerns zeigt die maximale hydraulische Leitfähigkeit der einzelnen Jahrringe aller Buchen sehr starke Schwankungen, eine eindeutige Abnahme im Stamminnern ist nur bei Buche #1 zu erkennen. Bei den anderen Buchen ist die Zunahme vom ältesten untersuchten Jahrring bis zum aktuellen Jahrring nur sehr schwach. Die Ergebnisse gestatten nur unter Vorbehalt die Feststellung der schwachen Tendenz zur Abnahme der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit im Stamminnern.

Wenn die Gefäßflächen von *Fagus sylvatica* L. jedoch als Bioindikator dienen können, wie es von SASS & ECKSTEIN (1995) postuliert wurde, und die theoretische hydraulische Leitfähigkeit von der Gefäßfläche abhängt, dann kann kein radialer Trend der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit erkennbar sein. Es sei denn, auch die externen Einflußgrößen (genaue Ursachen sind bislang unbekannt) würden einen eben solchen Trend zeigen. Schon BOSSHARD (1974a) spricht von einer Angleichung der zerstreutporigen Struktur der Buche an die Halbringporigkeit (die Ausbildung einer Reihe relativ weitleumiger Gefäße in einem eng umgrenzten Jahringabschnitt), sobald am Standort die Wasserversorgung nicht mehr ausreichend ist. Im Gegensatz zur Gefäßfläche schwankt die Gefäßdichte nur geringfügig zwischen den Jahringen ($128 \pm 17 \text{ mm}^{-2}$). Der Gefäßdichte wird von SASS & ECKSTEIN (1995) nur ein geringer Informationsgehalt hinsichtlich externer Einflußgrößen zugesprochen, da sie innerhalb und zwischen den Jahringen nahezu konstant ist.

Insgesamt sind die anatomischen Untersuchungen nicht zufriedenstellend ausgefallen. Ein Gradient in der hydraulischen Leitfähigkeit konnte allein aufgrund der anatomischen Untersuchungen nicht aufgedeckt werden. Dieser wäre u.U. hilfreich bei der Erklärung der Saftflußvariationen im Stammquerschnitt gewesen. Ursache hierfür ist einerseits die geringe räumliche Auflösung der Saftflußsensoren. Andererseits lassen die anatomischen Ergebnisse, gerade weil sie keinen Trend zeigen, ihre Sensibilität gegenüber (noch unbestimmten) Umwelteinflüssen erkennen (SASS & ECKSTEIN 1995). Eine sinnvolle Ergänzung der Experimente wäre eine Messung der aktuellen hydraulischen Leitfähigkeit in verschiedenen Splintbereichen gewesen. Derzeit ist es technisch jedoch nur möglich, Astsegmente mit verhältnismäßig kleinem Durchmesser (bis max. 55 mm) *in situ* zu vermessen (TYREE et al. 1995). Eine Betrachtung der hydraulischen Leitfähigkeit einzelner Jahringe *in vivo* ist technisch nicht möglich. Vielleicht können zukünftige technische Entwicklungen hier einen Einblick gewähren.

4.6. Ausblick

Die überregionale Bedeutung dieser Ergebnisse wird durch zeitlich parallele Untersuchungen anderer Arbeitsgruppen an Buchen bestätigt (KÖSTNER et al. 1998b). In zwei 1-Tages Experimenten an einzelnen Buchen zweier Standorte (nahe Würzburg bzw. Nancy) konnten die Autoren einen vergleichbaren exponentiellen Trend der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt nachweisen.

Der Vorteil von Saftflußmessungen bei Wasserhaushaltsanalysen von Waldbeständen ist die Trennung der Transpiration der Baumschicht von der Evaporation des Bodens und der Transpiration der Kraut- und Strauchschicht. Durch die Untersuchungsergebnisse kann die Transpirations-Komponente eines Buchenwaldes mit Saftflußmessungen genauer abgeschätzt werden, wobei gleichzeitig der Meßaufwand reduziert werden kann. Der Vergleich mit einer freistehenden Buche hat gezeigt, daß es durchaus zu individuellen Abweichungen kommen kann. Diese sind wahrscheinlich durch die stark unterschiedlichen Wuchsbedingungen an den zwei Karlsruher Standorten bedingt. Dagegen zeigen die Waldstandorte Karlsruhe (Lehrwald), Würzburg (Steigerwald) und Nancy (Amance Forêt) einen sehr ähnlichen Trend.

Die anatomischen Untersuchungen, und hier insbesondere die theoretisch abgeleitete hydraulische Leitfähigkeit, konnten keine Erklärung für die Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit in Richtung Stammzentrum liefern. Wie in der Vergangenheit bereits von anderen Autoren beschrieben wurde, zeigten auch die Buchen in Karlsruhe eine Abnahme der Leitfähigkeit des Gefäßsystems im Laufe der Vegetationsperiode. Die zeitliche Auflösung ließ jedoch keine Rückschlüsse auf externe Einflußgrößen zu.

Für zukünftige Forschungsvorhaben wäre die Kombination verschiedener Methoden für eine kontinuierliche Messung der Variabilität der Parenchymaktivität, der aktuellen hydraulischen Leitfähigkeit und der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt sinnvoll. Zumindest die erstgenannten beiden Parameter lassen sich derzeit nicht direkt und *in vivo*, d.h. im Waldbestand an ausgewachsenen Individuen bestimmen. Hier ist die technische Entwicklung gefragt. Ansatzpunkte sind die Computertomographie (qualitative Wassergehaltsbestimmung über Holzdichtemessung *in vivo*; HABERMEHL et al. 1990, RASCHI et al. 1995, TOGNETTI et al. 1996), die akustische Embolienmessung (Messung neu auftretender Embolien *in vivo*; MILBURN & JOHNSON 1966, TYREE & DIXON 1983, RASCHI et al. 1995, JACKSON & GRACE 1996), die Leitfähigkeitsmessung mit mobilen Geräten (Messung an Wurzel- oder Astsegmenten *in situ*; TYREE et al. 1995) und die Infrarotbildanalyse (qualitative Saftflußanalysen; ANFODILLO et al. 1993, GRANIER et al. 1994).

5. ZUSAMMENFASSUNG

5.1. Vorbemerkung

Das Ziel der Arbeit, die Aussagekraft von Saftflußmessungen an Einzelbäumen als Basis von Bestandeswasserhaushaltsuntersuchungen zu erhöhen, wurde mit verschiedenen ökophysiologischen Ansätzen angegangen.

Im Vordergrund standen detaillierte Saftflußmessungen in verschiedenen Splintholztiefen des Stammes der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). Ergänzend wurden Wasserpotential- und Bodenfeuchtemessungen sowie holzanatomische Untersuchungen durchgeführt. Zum Vergleich mit der Bestandestranspiration wurde die potentielle Evapotranspiration mit meteorologischen Parametern berechnet.

5.2. Saftfluß

Die Saftflußmessungen wurden mit Sensoren nach GRANIER (1985) in jeweils vier aufeinanderfolgenden Splintholztiefen in Brusthöhe (1,30 m) von insgesamt fünf Buchen an zwei Standorten im Raum Karlsruhe durchgeführt. Der Hauptuntersuchungsort „Lehrwald“ mit vier 60-68 Jahre alten Buchen lag etwa 15 km nordöstlich der Universität Karlsruhe im Randbereich des Pfingzgau. Vergleichende Untersuchungen fanden auf dem Universitätsgelände in Karlsruhe an einer freistehenden 53 Jahre alten Buche statt.

Die Messungen zeigten für alle untersuchten Buchen des Waldstandortes „Lehrwald“ eine Abnahme der Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit von Mitte Juni bis Ende September (siehe 3.1). Die mittlere, gewichtete Saftflußgeschwindigkeit aller Bäume im Lehrwald nahm von 0,18 auf 0,08 dm h⁻¹ ab. Dieser Trend in der Vegetationsperiode konnte auch für den zweiten Standort auf dem Universitätsgelände bestätigt werden. Hier war die Abnahme insgesamt weniger stark, und zwar von 0,31 auf 0,22 dm h⁻¹. Alle Bäume wiesen einen Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit mit einem mittäglichen Maximum (absolutes Maximum 1,5-2,0 dm h⁻¹ im Lehrwald bzw. 2,9 dm h⁻¹ auf dem Universitätsgelände) und nächtlichen Tiefstwerten nahe oder gleich Null auf. Alle Splintholzbereiche zeigten einen übereinstimmenden Tagesverlauf der Saftflußgeschwindigkeit (siehe 3.1). Im Mittel der Lehrwaldbuchen war die Saftflußgeschwindigkeit im jüngsten Splintholz (3-10 Jahre alt) stets größer als im älteren Splintholz (13-28 Jahre alt) (siehe 3.1.2).

Die Saftflußgeschwindigkeit folgte im Tagesverlauf der Dosis photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) und dem Wasserdampfdefizit der Luft (D) (siehe 3.3.2). Die Tagesmittelwerte der Saftflußgeschwindigkeit stiegen linear mit der Tagesdosis PAR an und zeigten eine hyperbolische Reaktion auf D, mit einer Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit bei hohen D-Werten (siehe 3.3.1). Im Tagesmittel der gesamten Vegetationsperiode 1998 wurde eine mittlere Tagesdosis PAR von $8,0 \pm 3,0$ MJ m⁻² gemessen. Das Wasserdampfdefizit der Luft lag im Mittel bei $1,73 \pm 0,94$ kPa. Eine multiple Regressionsanalyse der Saftflußgeschwindigkeit mit ausgewählten

meteorologischen Faktoren erwies die Tagesdosis PAR als Haupteinflußgröße auf die Variation der Saftflußgeschwindigkeit (siehe 3.3.1). Sie allein erklärte bereits ca. 78% der Varianz der Saftflußgeschwindigkeit. Weiterhin war eine höhere Sensitivität des Saftflusses auf eine Erhöhung von D bei PAR-Tagesdosen kleiner 5 MJ m^{-2} zu erkennen. Der Variationskoeffizient war bei PAR größer 10 MJ m^{-2} mit 6% nur halb so groß, wie bei PAR kleiner 5 MJ m^{-2} . Bei Tagesdosen größer als 10 MJ m^{-2} war außerdem nur noch eine geringe Saftflußsteigerung bei einem D-Anstieg zu beobachten (siehe 3.3.3). Auch hier zeigten alle Splintholzbereiche die gleiche Reaktion auf die sich ändernden Umweltbedingungen.

Die Variation der Saftflußgeschwindigkeit zwischen den verschiedenen alten Splintholzbereichen (im Lehrwald wurden durch die Saftflußsensoren insgesamt je nach Baum zwischen 17 und 28 Jahrringe erfaßt) im Stamminnern nahm vom Frühling bis zum Hochsommer zu und erreichte ihr Minimum im Spätsommer bzw. frühen Herbst (siehe 3.4). Trotz der stark schwankenden meteorologischen Einflußgrößen (hier: D und Tagesdosis PAR) im Sommer blieb die Variation der Saftflußgeschwindigkeit im Stamminnern konstant, so daß eine die radiale Abnahme der Saftflußgeschwindigkeit beschreibende Exponentialfunktion erstellt werden konnte (siehe 3.4.1):

$$y = 0,12 - v_{20} \cdot e^{\frac{-(x-0,1)}{0,39}} \quad [27]$$

- y = v in der Entfernung x vom Kambium [dm h^{-1}]
 x = Entfernung vom Kambium [dm]
 v_{20} = Saftflußgeschwindigkeit in 0-20 mm Entfernung vom Kambium [dm h^{-1}]

Durch Integration der obigen Funktion wurde das durch den Stamm bzw. einen ausgewählten Stammbereich fließende Saftflußvolumen abgeschätzt (siehe 3.4.2):

$$Q_{f(v_{20})} = \pi \cdot (r^2 - r_i^2) \cdot 0,12 + 2\pi \cdot v_{20} \cdot 0,39 \cdot e^{\frac{-(r-0,1)}{0,39}} \cdot \left[e^{\frac{r}{0,39}} \cdot (r - 0,39) - e^{\frac{r_i}{0,39}} \cdot (r_i - 0,39) \right] \quad [28]$$

- r = Radius des Stammes [dm]
 r_i = Radius bis zum innersten Sensor [dm]
 π = Kreiskonstante 3,14
 v_{20} = Saftflußgeschwindigkeit in 0-20 mm Entfernung vom Kambium [dm h^{-1}]

Mit dieser Funktion wurde der Saftfluß im Stamm der Buchen des Waldstandortes bei nur geringer Abweichung (+5%) vom gemessenen Saftfluß geschätzt. Die Funktion schätzt den Saftfluß im gesamten Stammquerschnitt allein durch Einsetzen der Saftflußgeschwindigkeit im jüngsten Splintholzbereich in die Gleichung.

5.3. Wasserpotential und hydraulische Leitfähigkeit

Das Wasserpotential wurde regelmäßig an distalen Zweigen zweier Buchen im Lehrwald gemessen. Die Abnahme des Wasserpotentials verlief im Tagesgang parallel zur Zunahme der Saftflußgeschwindigkeit (siehe 3.5.1). Schwankungen im Wasserpotential ließen sich auch in der Änderung der Saftflußgeschwindigkeit wiederfinden. In der Vegetationsperiode wurden die tiefsten Werte jeweils im August gemessen. Das Tagesmittel lag hier bei ca. -1,8 MPa. Das Minimum von -2,6 MPa im August war auch gleichzeitig das absolute Minimum.

Die kleinsten *Predawn*-Wasserpotentiale wurden im Juni gemessen. Das *Predawn*-Wasserpotential, als Hinweis auf den Bodenwasserhaushalt, lag im Juni bei Buche #1 bei -0,60 MPa und bei Buche #4 bei -1,33 MPa. Der Wert für Buche #4 blieb auch im Juli deutlich unter dem des benachbarten Baumes #1. Erst im August erholte sich das *Predawn*-Wasserpotential bei Buche #4 wieder, ab August überstieg es sogar den Wert von Buche #1. Buche #1 blieb dagegen von Juni bis September auf relativ konstant niedrigem Niveau (siehe 3.5.1).

Wasserpotential und Saftfluß zeigten vor allem im Mai bei den beiden untersuchten Buchen im Lehrwald eine sehr enge Hysterese. Im September war die Hystereseschleife deutlich ausgeprägt.

Während der Vegetationsperiode sank die aus den Wasserpotential- und Saftflußmeßwerten abgeleitete hydraulische Leitfähigkeit des Gefäßsystems von Mai bis Ende September um 64% ab. Im Juni ist die hydraulische Leitfähigkeit bei Buche #4 noch leicht erhöht. Das Maximum lag bei $2,69 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$. Bis Ende September sank sie auf im Mittel $0,9 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ ab (siehe 3.5.2).

5.4. Evapotranspiration und Bestandestranspiration

Die potentielle Evapotranspiration (PET) wurde für den Standort Lehrwald durch die PENMAN-MONTEITH-Gleichung aus meteorologischen Eingangsgrößen berechnet. Hierbei kam eine an Buchenwälder angepaßte Funktion der Kronenleitfähigkeit zum Einsatz.

Im Mittel betrug die tägliche PET im Lehrwald $3,36 \pm 0,78 \text{ mm d}^{-1}$ (siehe 3.6). Für die gesamte Vegetationsperiode wurde eine PET von 289 mm berechnet. Der Untersuchungszeitraum wurde hierzu auf Tage mit weniger als 0,5 mm Niederschlag reduziert (n = 95 Tage).

Aus den Saftflußdaten der Einzelbäume wurde die Transpiration des Waldbestandes unter Bezug auf die Bestandesgrundfläche extrapoliert. Sie belief sich auf $2,61 \pm 0,91 \text{ mm d}^{-1}$ und 206 mm für den gleichen Zeitraum wie die PET und auf 310 mm bzw. $2,22 \pm 1,00 \text{ mm d}^{-1}$ für die 140 vollständigen Datensätze vom 1. Mai bis 30. September. Die Niederschlagssumme für diesen Zeitraum betrug 249 mm (n = 153 Tage).

5.5. Bodenfeuchte

Die Bodenfeuchte wurde im Lehrwald im Zeitraum Ende Juli bis Ende September mit einer TDR-Rohrsonde an drei fest installierten Bodenprofilen, gemessen. Die Ergebnisse sollten im Hochsommer möglicherweise auftretende Wassermangelsituationen aufzeigen.

Der volumetrische Bodenwassergehalt im Lehrwald zeigte während des Meßzeitraums kaum Veränderungen (vgl. *Predawn*-Wasserpotential) (siehe 3.7). In den drei Bodenprofilen waren die höchsten Schwankungen in den obersten 20 cm des Bodens zu beobachten. Hier betrug die Variation \square 1,4 bis \square 3,3 Vol.-%, je nach Bodenprofil. Gleichzeitig traten hier auch die geringsten Wassergehalte von 6,43 bis 14,15 Vol.-% auf. In den übrigen Bereichen des Bodens bis in 1 m Tiefe war die Schwankungsbreite der Wassergehalte geringer und die Werte insgesamt deutlich höher. Die höchsten Wassergehalte wurden mit 26,5 Vol.-% in 60-80 cm Tiefe gemessen. Im Mittel lagen die Wassergehalte an den drei Meßpunkten ab 20 cm Bodentiefe zwischen 17 und 25 Vol.-%.

5.6. Holzanatomie

Die holzanatomischen Untersuchungen wurden an Bohrkernen der vier Lehrwald-Buchen durchgeführt. Ziel war es, die wesentlichen die Wasserleitung charakterisierenden Gefäßparameter zu erfassen (siehe 3.8). Dies sollte dazu beitragen, Angaben über die Ursachen der radial abnehmenden Saftflußgeschwindigkeit zu machen. Die Bohrkern wurden mit einem Fluoreszenzmikroskop bei 16-facher Vergrößerung fotografiert und mit der Bildbearbeitungssoftware *analySIS* ausgewertet.

Den größten Anteil an der gesamten Gefäßfläche des Frühholzes eines Jahrrings machten im Mittel mit 47-52% Anteil die 1000-2500 μm^2 großen Gefäße aus. Deutlich weniger Anteil hatten die nächst kleineren Gefäße der Klasse 500-1000 μm^2 (14-27%). Einen ähnlichen Anteil machten die 2500-5000 μm^2 großen Gefäße aus (10-27%). Der Baum mit dem geringsten Anteil der kleinsten Gefäße (3,9% in Klasse 1: 250-500 μm^2) zeigte auch den größten Anteil in den beiden größten Gefäßklassen (4,6% in Klasse 5: 5000-7500 μm^2 und 1,3% in Klasse 6: 7500-10000 μm^2). Der Baum mit dem größten Anteil in Klasse 1 (12%) und Klasse 2 (27%) zeigte wiederum den geringsten Anteil in Klasse 5 (0,5%) und Klasse 6 (0,05%).

Die Gefäße zwischen 1000 und 2500 μm^2 Fläche machten den größten Anteil an der aus dem HAGEN-POISEUILLE'schen Gesetz abgeleiteten hydraulischen Leitfähigkeit aus (53-77%). Der Anteil der Klasse der 2500-5000 μm^2 „großen“ Gefäße lag immerhin bei 15-43%. Die kleineren Gefäße (500-1000 μm^2) hatten in dieser Hinsicht mit 1,3-8% Anteil relativ wenig Bedeutung. Die Anzahl der Gefäße pro mm^2 Frühholz, die Gefäßdichte, lag im Mittel bei $128 \square 17 \text{ mm}^{-2}$. Die Gefäßdurchmesser variierten zwischen 16 und 98 μm , die Mittelwerte der einzelnen Bäume lagen aber eng beieinander (47-58 μm).

Keiner der gemessenen Parameter zeigte einen signifikanten Trend im radialen Stammausschnitt. Auch die aus den Gefäßflächen abgeleitete hydraulische Leitfähigkeit variierte sehr stark. Beim Gefäßflächenanteil im Frühholz könnte eine, wenn auch schwach

ausgeprägte Abnahme in Richtung Stammzentrum aus den Meßwerten abgelesen werden. Unter Vorbehalt gilt dies auch für die Leitfähigkeit.

5.7. Schlußfolgerung

Die ökophysiologischen und anatomischen Untersuchungen an Buchen im Raum Karlsruhe haben gezeigt, daß die Interpretation von Saftflußmessungen an Bäumen mit breitem hydroaktivem Splint in ihrer Aussagekraft erheblich gesteigert werden kann, wenn die Inhomogenität der Saftflußgeschwindigkeit im Stammquerschnitt berücksichtigt wird. Aufgrund der Ergebnisse wird in der Diskussion ein Ausblick für mögliche zukünftige Forschungsvorhaben gegeben (siehe 4.6). Zunehmende Empfindlichkeit gegen Embolien und abnehmende Reaktivierungsfähigkeit durch sinkende Parenchymvitalität sind die naheliegendsten Erklärungen für einen radialen Trend abnehmender Saftflußgeschwindigkeit. Hier ergeben sich Ansatzpunkte für zukünftige Experimente.

6. SUMMARY

6.1. Introductory Remarks

The aim of the work was to increase the knowledge and precision of sap flow measurements on single trees as a basis of forest stand water balance estimations. This topic has been approached applying different ecophysiological methods.

Research was concentrated on detailed sap flow measurements in different sap wood depths of the stem of beech trees (*Fagus sylvatica* L.). Additional measurements of water potential, soil moisture and wood anatomy were carried out. For comparison with the stand transpiration the potential evapotranspiration was calculated using meteorological parameters.

6.2. Sap Flow

For the sap flow measurements sensors according to GRANIER (1985) were used. They were installed in the stem at breast height (1,30 m) in four consecutive sapwood depths of five beech trees on two sites in the Karlsruhe area. The main research location was the 'Lehrwald' forest, approximately 15 km north-east of the University of Karlsruhe in the Pfingzgau region, where four 60-68 year-old beech trees were selected. Comparative measurements on a 53 year-old stand-alone beech tree were performed at the University of Karlsruhe campus.

For all beech trees in the 'Lehrwald' location (see chapter 3.1) the measurements showed a decrease of the daily mean sap velocity between mid-June and the end of September 1998. At this location the mean, weighted sap velocity decreased from 0.18 to 0.08 dm h⁻¹. This trend in the vegetation period could also be confirmed for the second location at the Karlsruhe University campus. There, the decrease from 0.31 to 0.22 dm h⁻¹ was less steep. All trees showed the same diurnal course of the sap velocity with a midday peak (absolute maximum 1.5-2.0 dm h⁻¹ in the 'Lehrwald', and 2.9 dm h⁻¹ on the campus), and lowest values at or near zero during the night. The diurnal course was similar for all sapwood depths (see 3.1). The mean sap velocity in the youngest sapwood (3-10 years-old) of the 'Lehrwald' beech trees was constantly higher than in older sapwood (13-28 years-old) (see chapter 3.1.2).

In the course of the day the sap velocity followed the photosynthetically active radiation (PAR) dose and the humidity saturation deficit of the air (D) (see chapter 3.3.2). The daily mean of sap velocity increased linearly with the daily PAR dose and showed a hyperbolic reaction to D, with decreasing sap velocity at high D values (see chapter 3.3.1). PAR doses of 8.0 ± 3.0 MJ m⁻² daily mean values could be measured during the complete vegetation period for 1998. During the same time period the saturation deficit was 1.73 ± 0.94 kPa. A multiple regression analysis of sap velocity with selected meteorological parameters proved the daily PAR dose to be the main influence factor on sap velocity variations (see chapter 3.3.1). This single factor served as an explanation for approximately 78% of the

sap velocity variance. Furthermore, higher sap flow sensitivity to an increase of D could be observed at PAR doses smaller than 5 MJ m^{-2} . With 6% the variation coefficient at PAR doses higher than 10 MJ m^{-2} was only half of the value compared to PAR doses smaller than 5 MJ m^{-2} . Only a slight increase in sap flow with increasing D could be observed at PAR doses higher than 10 MJ m^{-2} (see chapter 3.3.3). Here as well, all sapwood depths showed the same response to altered environmental factors.

The variation in sap velocity between sapwood parts of different age (around 18 growth rings were covered by the sap flow sensors in the 'Lehrwald') in the stem wood increased from spring to mid-summer and reached the minimum in late summer, respectively early autumn (see chapter 3.4). Despite the strong fluctuation of meteorological parameters (here: D and daily PAR dose) in summer, the sap velocity variation in the wood remained constant. Therefore an exponential function was calculated to describe the radially decreasing sap velocity (see chapter 3.4.1):

$$y = 0.12 - v_{20} \cdot e^{\frac{-(x-0.1)}{0.39}} \quad [27]$$

- y = v at distance x from the cambium [dm h^{-1}]
 x = radial distance from the cambium [dm]
 v_{20} = sap velocity in 0-20 mm radial distance from the cambium [dm h^{-1}]

By integrating the above function the volume of sap flowing through the selected stem section can be estimated (see chapter 3.4.2):

$$Q_{f(v_{20})} = \pi \cdot (r^2 - r_i^2) \cdot 0.12 + 2\pi \cdot v_{20} \cdot 0.39 \cdot e^{\frac{-(r-0.1)}{0.39}} \cdot \left[e^{\frac{r}{0.39}} \cdot (r - 0.39) - e^{\frac{r_i}{0.39}} \cdot (r_i - 0.39) \right] \quad [28]$$

- r = stem radius [dm]
 r_i = radius to innermost sensor [dm]
 π = 3.14
 v_{20} = sap velocity in 0-20 mm radial distance from the cambium [dm h^{-1}]

This function allowed estimating the sap flow in beech trees at the 'Lehrwald' forest location with only slight deviations (+5%) from the measured sap flow. By simple putting the sap velocity of the youngest, outer sapwood into the equation, the function estimates the sap flow through the whole cross section of the stem.

6.3. Water Potential and Hydraulic Conductance

The water potential was measured regularly on distal twigs of two beech trees in the 'Lehrwald'. During the diurnal course decreasing water potential was parallel with the increasing sap velocity (see chapter 3.5.1). Fluctuations in water potential could be

observed by altering the sap flow. The lowest values of the vegetation period were observed in August. At that month the daily mean was approximately -1.8 MPa. The minimum of -2.6 MPa measured in the hot August of 1998 turned out to be the absolute minimum.

The lowest *pre-dawn* water potentials were measured in June 1998. As an indicator of soil moisture, the *pre-dawn* water potential was -0.60 MPa for beech #1, and -1.33 MPa for beech #4 in June. Throughout July, the value of beech #4 remained significantly lower than the value for the neighbouring tree #1. Only in August the *pre-dawn* water potential of beech #4 recovered, and then it even exceeded that of beech #1. On the other hand, the *pre-dawn* water potential of beech #1 remained relatively constant low from June until September (see chapter 3.5.1).

Especially in May the water potential and sapflow of the two beech trees observed in the 'Lehrwald' showed a very close hysteresis loop. In September the hysteresis loop was more pronounced.

During the vegetation period the hydraulic conductance of the vessel system, calculated from water potential and sap flow measurements, was reduced by 64% from May to September. In June the hydraulic conductance of beech #4 was only slightly increased. The maximum was $2.69 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$, but it decreased to an average of $0.9 \cdot 10^{-12} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ (see chapter 3.5.2) until the end of September 1998.

6.4. Evapotranspiration and Forest Stand Transpiration

The potential evapotranspiration (PET) for the 'Lehrwald' location has been calculated via the PENMAN-MONTEITH-Equation, using meteorological data. In this case, an adapted function describing the canopy conductance of beech forest has been used.

The mean daily PET in the 'Lehrwald' was $3.36 \pm 0.78 \text{ mm d}^{-1}$ (see chapter 3.6). During the whole vegetation period a total evapotranspiration of 289 mm was computed. For the calculation the measuring period was reduced to days with a precipitation of less than 0.5 mm ($n = 95$ days).

From the sap flow data of single trees the transpiration of the forest stand was extrapolated in reference to the forest stand area. The transpiration amounted to $2.61 \pm 0.91 \text{ mm d}^{-1}$ and 206 mm for the same time period as for PET, whereas for the whole period from May 1st to September 30th (140 complete data sets) it was 310 mm respectively $2.22 \pm 1.00 \text{ mm d}^{-1}$. The total precipitation for this time period was 249 mm ($n = 153$ days).

6.5. Soil Moisture

Soil moisture was measured weekly with a TDR probe between the end of July and the end of September 1998 at three permanent soil profiles. The results were to show the possible appearance of dry periods in mid-summer.

During the measuring period no significant variation of the soil's volumetric water content were seen (compare *pre-dawn* water potential) (see chapter 3.7). Highest variations were

observed in the upper 20 cm of the soil at all three soil profiles. The variation was \square 1.4 to \square 3.3 Vol.-%, depending on the profile. At the same time, the lowest values ranging from 6.43 to 14.15 Vol.-% were measured in these depths. Soil layers up to 1 m depth showed few variations only and distinctly higher values of volumetric water content. The highest water content of 26.5 Vol.-% was measured at a depth of 60-80 cm. The average water content at and below 20 cm of soil depth ranged from 17 to 25 Vol.-%.

6.6. Wood Anatomy

The analysis of wood anatomy was carried out at increment cores of the four selected 'Lehrwald' beech trees. The aim was to collect essential parameters characterising the water conducting vessels (see chapter 3.8) for gathering detailed information on the radially decreasing sap velocity. The increment cores were photographed via a fluorescence microscope at 16-fold magnification and evaluated with the graphical software analySIS.

The vessel area's largest portion (47-52%) of each growth ring's earlywood was covered by vessels of 1000-2500 μm^2 . With 14-27% the portion of the next smaller vessel class (500-1000 μm^2) was distinctly lower. The vessels ranging from 2500 to 5000 μm^2 shared a similar portion (10-27%). The tree with the lowest portion of small vessels (3.9% in class 1: 250-500 μm^2) showed the highest portion in the two largest vessel classes (4.6% in class 5: 5000-7500 μm^2 and 1.3% in class 6: 7500-10000 μm^2). The tree with the greatest portion in class 1 (12%) and class 2 (27%) had the lowest portion in class 5 (0,5%) and class 6 (0.05%).

The vessels with areas ranging from 1000 to 2500 μm^2 were most efficient in hydraulic conductance. The portions deduced by the HAGEN-POISEUILLE law were 53-77%. The portion of the next largest vessel class (2500-5000 μm^2) amounted to 15-43%. The smaller vessels (500-1000 μm^2) were relatively unimportant regarding hydraulic conductance as their percentage was only 1.3-8%. The number of vessels per mm^2 earlywood, i.e. the vessel density, was on average 128 \square 17 mm^{-2} . The vessel's diameters ranged from 16 to 98 μm ; the mean values of the single trees were very similar (47-58 μm).

None of the measured parameters showed significant trends in the radial stem cross section. Also, the hydraulic conductance deduced from the vessel diameters varied strongly. Only the data for vessel area portions in earlywood showed a relatively weak decrease towards the centre of the tree stem. Under certain conditions this **is** also true for the conductance.

6.7. Conclusion

The ecophysiological and anatomical analysis of beech trees in the Karlsruhe region have shown that the precision of sap flow measurements in trees with large hydroactive sapwood, such as beech, can be greatly enhanced, if the inhomogeneity of sap velocity in the stem cross section is considered. Due to these results an outlook for future scientific work is presented in the discussion chapter (see chapter 4.6) and given here in English.

Outlook

The ageing vessel vulnerability to embolisms serves as an explanation for the radially decreasing sap velocity as described in previous papers of other authors. At the same time the vitality of the parenchyma decreases with cell age. Recent research results point to an involvement of the parenchyma cells in the recovery of embolised vessels (CANNY 1997, HOLBROOK & ZWIENIECKI 1999, TYREE et al. 1999). Increasing vulnerability to embolism and decreasing recovery ability due to diminishing parenchyma vitality are the most likely explanations for a radial trend of decreasing sap velocity. These findings could be the basis for future experiments.

The application of a combination of different methods for a continuous measurement of the variability in parenchyma activity, the current hydraulic conductance and the sap velocity in the tree's cross section would be ingenious. Presently, last two parameters can not be measured directly *in vivo*, i.e. in the forest on mature trees. In this case a new technical development is needed. Starting points are the computer tomography (qualitative water content determination by measuring the wood density *in vivo*; HABERMEHL et al. 1990, RASCHI et al. 1995, TOGNETTI et al. 1996), the measurement of embolisms by ultrasound acoustic emissions (measurement of newly formed embolism *in vivo*; MILBURN & JOHNSON 1966, TYREE & DIXON 1983, RASCHI et al. 1995, JACKSON & GRACE 1996), the conductance measurement with mobile instruments (measurement of root or branch segments *in situ*; TYREE et al. 1995), and the infra-red image analysis (qualitative sap flow analysis; ANFODILLO et al. 1993, GRANIER et al. 1994).

7. LITERATUR

- Allen, S.J. & V.L. Grime (1995): Measurements of transpiration from savannah shrubs using sap flow gauges. *Agr. For. Met.*, 75: 23-41
- Allen, S.J. & D.M. Smith (1996): Intercomparison between stem heat balance and heat pulse velocity methods of sap flow measurement. In: 3rd Workshop on Measuring Sap Flow in Intact Plants, Sitges (Barcelona), Spain, 10.-11.10.96
- Aloni, R. (1987): Differentiation of vascular tissues. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 38: 179-204
- Alsheimer, M., B. Köstner, E. Falge & J.D. Tenhunen (1998): Temporal and spatial variation in transpiration of Norway spruce stands within a forested catchment of the Fichtelgebirge, Germany. *Ann. Sci. For.*, 55: 103-123
- Anfodillo, T., G. B. Sigalotti, M. Tomasi, P. Semenzato & R. Valentini (1993): Applications of a thermal imaging technique in the study of the ascent of sap in woody species. *Plant Cell Environ.*, 16: 997-1001
- Ansley, R.J., W.A. Dugas, M.L. Heuer & B.A. Trevino (1994): Stem flow and porometer measurements of transpiration from honey mesquite (*Prosopis glandulosa*). *J. Exp. Bot.*, 45: 847-856
- Backhaus, K., B. Erichson, W. Plinke & R. Weiber (1994): *Multivariate Analysemethoden - Eine anwendungsorientierte Einführung*. 7. Aufl., Springer-Verlag Berlin, 594 S.
- Balling, A. & U. Zimmermann (1990): Comparative measurements of the xylem pressure of *Nicotiana* plants by means of the pressure bomb and pressure probe. *Planta*, 182: 325-338
- Benecke, P. & R.R. van der Ploeg (1976): Quantifizierung des zeitlichen Verhaltens der Wasserhaushaltskomponenten eines Buchen- und Fichtenalholzbestandes im Solling mit Hilfe bodenhydrologischer Methoden. *Verhandlg. Ges. Ökologie*, 3-16
- Benkert, R., A. Balling & U. Zimmermann (1991): Direct measurements of the pressure and flow in the xylem vessels of *Nicotiana tabacum* and their dependence on flow resistance and transpiration rate. *Bot. Acta*, 104: 423-432
- BMELF (1998): Bericht über den Zustand des Waldes - Ergebnisse des forstlichen Umweltmonitoring. Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten
- Boehm, J. (1889): Ursache des Saftsteigens. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 7: 46-56
- Boehm, J. (1893): Capillarität und Saftsteigen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 11: 203-212
- Borghetti, M., S. Leonardi, A. Raschi, D. Snyderman & R. Tognetti (1993): Ecotypic variation of xylem embolism, phenological traits, growth parameters, and allozyme characteristics in *Fagus sylvatica*. *Funct. Ecol.*, 7: 713-720
- Bosshard, H.H. (1974a): *Holzkunde I: Mikroskopie und Makroskopie des Holzes*. Birkhäuser-Verlag Basel, Stuttgart, 224 S.
- Bosshard, H.H. (1974b): *Holzkunde II: Zur Biologie, Physik und Chemie des Holzes*. Birkhäuser-Verlag, Basel, Stuttgart, 312 S.

- Bosshard, H.H. & L. Kucera (1973): Die dreidimensionale Strukturanalyse des Holzes. Erste Mitteilung: Die Vernetzung des Gefäßsystems in *Fagus sylvatica* L. Holz Roh Werk., 31: 437-445
- Braun, H.J. (1970): Funktionelle Histologie der Sproßachse. I. Das Holz. Gebrueder Borntraeger, Berlin, 190 S.
- Braun, H.J. (1983): Zur Dynamik des Wassertransportes in Bäumen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 96: 29-47
- Braun, P. (1996): Transpiration of young apple trees in the field. In: 3rd Workshop on Measuring Sap Flow in Intact Plants, Sitges (Barcelona), Spain, 10.-11.10.96
- Bréda, N., H. Cochard, E. Dreyer & A. Granier (1993): Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. Ann. Sci. For., 50: 571-582
- Bréda, N. & A. Granier (1996): Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). Ann. Sci. For., 53: 521-536
- Brunold, C., W. Landolt, & P. Lavanchy (1983): SO₂ and assimilatory sulphate reduction in beech leaves. Physiol. Plant., 59: 313-318
- Brunold, C., A. Rüeegsegger & R. Brändle (1996): Stress bei Pflanzen - Ökologie, Physiologie, Biochemie, Molekularbiologie. UTB, Verlag Paul Haupt, Bern, 407 S.
- Canny, M.J. (1995): A new theory for the ascent of sap - cohesion supported by tissue pressure. Ann. Bot., 75: 343-357
- Canny, M.J. (1997): Vessel contents of leaves after excision - a test of Scholander's assumption. Am. J. Bot., 84: 1217-1222
- Canny, M.J. (1998): Transporting water in plants. Am. Sci., 86: 152-159
- Cape, J.N. (1998): Uptake and fate of gaseous pollutants in leaves. New. Phytol., 139: 221-223
- Cermak, J. & J. Kucera (1981): The compensation of natural temperature gradient at the measuring point during the sap flow rate determination in trees. Biol. Plant., 23: 469-471
- Cochard, H. & M.T. Tyree (1990): Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. Tree Physiol., 6: 393-407
- Cochard, H., N. Bréda & A. Granier (1996): Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? Ann. Sci. For., 53: 197-206
- Cochard, H., M. Pfeiffer, K. Le Gall & A. Granier (1997): Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L.: impacts on water relations. J. Exp. Bot., 48: 655-663

- Cohen, Y., M. Fuchs & G. C. Green (1981): Improvement of the heat pulse method for determining sap flow in trees. *Plant Cell Environ.*, 4: 391-397
- Dalton, F.N., W.N. Herkelrath, D.S. Rawlins & J.D. Rhoades (1984): TDR: Simultaneous measurement of soil water content and electrical conductivity with a single probe. *Science*, 224: 989-990
- Dasberg, S. & F.D. Dalton (1985): Time-domain reflectometry field measurements of soil water content and electrical conductivity. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49: 293-297
- De Kok, L.J., K. Stahl & H. Rennenberg (1989): Fluxes of atmospheric hydrogen sulphide to plant shoots. *New Phytol.*, 112: 533-542
- Diehl, H., H. Ihlefeld & H. Schwegler (1981): *Physik für Biologen*. Springer-Verlag, Berlin, 459 S.
- Dickson, R.E. (1989): Carbon and nitrogen allocation in trees. In: *Forest Tree Physiology*. Dreyer, E., G. Aussenac, M. Bonnet-Masimbert, P. Dizengremel, J.M. Favre, J.P. Garrec, F. Le Tacon & F. Martin (Hrsg.), *Ann. Sci. For.*, 46 suppl.: 631s-647s
- Dixon, H.H. & J. Joly (1894): On the ascent of sap. *Phil. Trans. R. Soc. London (B)*, 186: 563-576
- Edwards, W.R.N. & R.E. Booker (1984): Radial variation in the axial conductivity of *Populus* and its significance in heat pulse velocity measurement. *J. Exp. Bot.*, 35: 551-561
- Edwards, W.R.N. & P. Becker & J. Cermak (1996): A unified nomenclature for sap flow measurements. *Tree Physiol.*, 17: 65-67
- Ehlers, W. (1996): *Wasser in Boden und Pflanze - Dynamik des Wasserhaushalts als Grundlage von Pflanzenwachstum und Ertrag*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 272 S.
- Ellenberg, H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. 4.Aufl., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 989 S.
- Ellenberg, H., R. Mayer & J. Schauer mann (Hrsg.) (1986): *Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 507 S.
- Ellmore, G.S. & F.W. Ewers (1985): Hydraulic conductivity in trunk xylem of elm, *Ulmus americana*. *IAWA Bull.*, 6: 303-307
- Eschrich, W. (1997): Structure - function relations in trees. In: *Trees - Contribution to Modern Tree Physiology*. Rennenberg, H., W. Eschrich & H. Ziegler (Hrsg.), Backhuys Publishers, Leiden, S. 521-529
- Etter, H. (1949): Über die Ertragsfähigkeit verschiedener Standortstypen. *Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes.*, 26: 91-152
- Ewers, F.W. & M.H. Zimmermann (1984): The hydraulic architecture of balsam fir (*Abies balsamea*). *Physiol. Plant.*, 60: 453-458
- Federer, C.A. (1970): *Measuring forest evapotranspiration - theory and problems*. USDA Forest Service Research Paper NE-165, 25 S.

- Forsteinrichtungswerk Gemeindewald Walzbachtal, Forstbezirk Bretten, Stichtag 01.10.1987
- Fredericksen, T.S., J.M. Skelly, K.R. Snyder & K.C. Steiner (1996): Predicting ozone uptake from meteorological and environmental variables. *J. Air Waste Manag. Assoc.*, 46: 464-469
- Fritsch, J. & H. Mayer (1998): Verdunstung aus der Energiebilanz. In: *Ökosystemforschung im Schwarzwald. Auswirkungen von atmosphärischen Einträgen und Restabilisierungsmaßnahmen auf den Wasser- und Stoffhaushalt von Fichtenwäldern. Verbundprojekt ARINUS*. Raspe, S., K.H. Feger & H.W. Zöttl (Hrsg.), ecomed, Landsberg, S. 90-103
- Funder, R., K. Köhler & M. Stacheder (1995): Messung der Material- und Bodenfeuchte mit der TRIME-Methode. TRIME Produktkatalog, IMKO Mikromodultechnik GmbH, Ettlingen
- Gartner, B.L. (1995): Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. In: *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. B.L. Gartner (Hrsg.), Academic Press, San Diego, S. 125-149
- Glavac, V., H. Koenies, H. Jochheim & U. Ebben (1989): Mineralstoffe im Xylemsaft der Buche und ihre jahreszeitlichen Konzentrationsveränderungen entlang der Stammhöhe. *Angew. Bot.*, 63: 471-496
- Glavac, V., H. Koenies & U. Ebben (1990): Auswirkung sommerlicher Trockenheit auf die Splintholz-Wassergehalte im Stammkörper der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Holz Roh Werk.*, 48: 437-441
- Granier, A. (1985): Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.*, 42: 193-200
- Granier, A. (1987a): Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.*, 3: 309-320
- Granier, A. (1987b): Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Ann. Sci. For.*, 44: 1-14
- Granier, A. (1996). Sap flow measurements using the radial flowmeter technique. INRA, Unité d'Ecophysiologie Forestière, Champenoux, France
- Granier, A., T. Anfodillo, M. Sabatti, H. Cochard, E. Dreyer, M. Tomasi, R. Valentini & N. Bréda (1994): Axial and radial water flow in the trunks of oak trees: a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiol.*, 14: 1383-1396
- Granier, A., R. Huc & T. Barigah (1995): Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agr. For. Met.*, 78: 19-29
- Granier, A., P. Biron, N. Bréda, J.-Y. Pontailler & B. Saugier (1996a): Transpiration of trees and forest stands: short and longterm monitoring using sapflow methods. *Global Change Biol.*, 2: 265-274

- Granier, A., P. Biron, B. Köstner, L. W. Gay & G. Najjar (1996b): Comparisons of xylem sap flow and water vapour flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theor. Appl. Climatol.*, 53: 115-122
- Granier, A. & N. Bréda (1996): Modelling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements. *Ann. Sci. For.*, 53: 537-546
- Granier, A., N. Bréda, P. Biron & S. Villetta (1999): A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Model.*, 116: 269-283
- Green, S.R. & B.E. Clothier (1988): Water use of kiwifruit vines and apple trees by the heat-pulse technique. *J. Exp. Bot.*, 39: 115-123
- Gülpen, M. (1996): Xylemfluß, Elementtransport und Bindung von Calcium und Magnesium in Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) von den ARINUS-Versuchsflächen im Schwarzwald. *Freibg. bodenk. Abh.*, 36, 163 S.
- Habermehl, A., A. Hüttermann, G. Lovas & H.-W. Ridder (1990): Computer-Tomographie von Bäumen. *Biol. Zeit*, 20, 193-200
- Hacke, U. & J.J. Sauter (1995): Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica* f. *purpurea* and *Populus balsamifera*. *J. Exp. Bot.*, 26: 1177-1183
- Halldin, S., B. Saugier & J.-Y. Pontailier (1984): Evapotranspiration of a deciduous forest: simulation using routine meteorological data. *J. Hydrol.*, 75: 323-341
- Hatton, T. (1996): Tree water use measurement. Workshop on Field Measurement Techniques in Hydrology. 1.-4.4.1996, Corpus Christi College, Clayton, A: 1-9
- Hatton, T.J. & R.A. Vertessy (1989): Variability of sapflow in a *Pinus radiata* plantation and the robust estimation of transpiration. Hydrology and Water Resources Symposium, Christchurch, November 1989, S. 6-10
- Hatton, T.J., E.A. Catchpole & R.A. Vertessy (1990): Integration of sapflow velocity to estimate plant water use. *Tree Physiol.*, 6: 201-209
- Hatton, T.J. & H.I. Wu (1995): Scaling theory to extrapolate individual tree water use to stand water use. *Hydrol. Process.*, 9: 527-540
- Hatton, T.J., S.J. Moore & P.H. Reece (1995): Estimating stand transpiration in an *Eucalyptus populnea* woodland with the heat pulse technique. *Tree Physiol.*, 15: 219-227
- Havranek, W.M. (1980): Das Boden-Wasserpotential - bestimmbar durch Messung des Dämmerungs-Wasserpotentials von Jungfichten? *Flora*, 69: 32-37
- Heimann, J. & W. Stickan (1993): Heat pulse measurements on beech (*Fagus sylvatica* L.) in relation to weather conditions. In: Water Transport in Plants under Climatic Stress. Borghetti, M., J. Grace & A. Raschi (Hrsg.). Proc. Int. Workshop, Vallombrosa, Firenze, Italy, 29.-31.5.1990. Cambridge University Press, S. 174-180
- Heine, R.W. (1971): Hydraulic conductivity in trees. *J. Exp. Bot.*, 22: 503-511

- Herbst, M. (1995): Stomatal behaviour in a beech canopy: an analysis of Bowen ratio measurements compared with porometer data. *Plant Cell Environ.*, 18: 1010-1018
- Herzog, K.M., R. Häsler & R. Thum (1995): Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees*, 10: 94-101
- Hillis, W.E. (1987): *Heartwood and Tree Exudates*. Springer-Verlag, Berlin, 268 S.
- Holbrook, N.M., M.J. Burns & C.B. Field (1995): Negative xylem pressures in plants: a test of the balancing pressure technique. *Science*, 270: 1193-1194
- Holbrook, N.M. & A.A. Zwieniecki (1999): Embolism repair and xylem tension: do we need a miracle? *Plant Physiol.*, 120: 7-10
- Holstener-Jørgensen, H. (1961): Undersøgelse af træarts- og aldersindflydelsen på grundvandstanden i skovtræbevoksninger på Bregentved. *Det. Fortsl. Forsøgsvæsen i Danmark*, 27: 233-480
- Holstener-Jørgensen, H. (1967): Influences of forest management and drainage on groundwater fluctuations. In: *Forest Hydrology*. Sopper, W.E. & H.W. Lull (Hrsg.), Pergamon Press, Oxford, S. 325-333
- Huber, B. (1932): Beobachtung und Messung pflanzlicher Saftströme. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 50: 89-109
- Huber, B. (1956): Die Gefäßleitung. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. W. Ruhland (Hrsg.), Vol. II, Springer-Verlag, Berlin, S. 541-582
- Hupfeld, M., G. Berendes & F. Lehnardt (1997): Buchenrotkern und Zielstärkennutzung. *Allg. Forstztg.*, 52: 1024-1027
- Jackson, G.E. & J. Grace (1996): Field measurements of xylem cavitation: are acoustic emissions useful? *J. Exp. Bot.*, 47: 1643-1650
- Jarbeau J.A., F.W. Ewers, S.D. Davis (1995): The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. *Plant Cell Environ.* 18: 189-196
- Jones, H.G. & R.A. Sutherland (1991): Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ.*, 14: 607-612
- Kaufmann, M.R. & F.M. Kelliher (1991): Measuring transpiration rates. In: *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*. J.P. Lassoie & T.M. Hinckley (Hrsg.) CRC Press, Boca Raton, S. 117-140
- Keller, W. (1994): Standörtliche Inhomogenität von ertragskundlichen Versuchsflächen - eine Ursache von Fehlschlüssen? *Dt. Verband Forstl. Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde. Jahrestagung 1994, Tagungsbericht*: 153-159.
- Kelliher, F.M., B.M.M. Köstner, D.Y. Hollinger, J.N. Byers, J.E. Hunt, T.M. McSeveny, R. Meserth, P.L. Weir & E.-D. Schulze (1992): Evaporation, xylem sap flow, and tree transpiration in a New Zealand broad-leaved forest. *Agr. For. Met.*, 62: 53-73

- Kerstiens, G. (1996): Cuticular water permeability and its physiological significance. *J. Exp. Bot.*, 47: 1813-1832
- Koide, R.T., R.H. Robichaux, S.R. Morse & C.M. Smith (1989). Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. In: *Plant Physiological Ecology*. Pearcy, R.W., J. Ehleringer, H.A. Mooney & P.W. Rundel (Hrsg.), Chapman & Hall, London, S. 161-183
- Körner, C. (1994): Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the globe. In: *Ecophysiology of Photosynthesis, Ecological Studies*, Vol. 100, E.-D. Schulze & M.M. Caldwell (Hrsg.), Springer-Verlag, Berlin, 576 S.
- Körner, C., J. Perterer, C. Altrichter, A. Meusburger, S. Slovik & M Zöschg (1995): Ein einfaches empirisches Model zur Berechnung der jährlichen Schadgasaufnahme von Fichten- und Kiefernadeln. *Allg. Forst- Jagdztg.*, 166: 1-9
- Köstner, B., P. Biron, R. Siegwolf & A. Granier (1996): Estimates of water vapor flux and canopy conductance of scots pine at the tree level utilizing different xylem sap flow methods. *Theor. Appl. Climatol.*, 53: 105-113
- Köstner, B., E.M. Falge, M. Alsheimer, R. Geyer & J.D. Tenhunen (1998a): Estimating tree-canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. *Ann. Sci. For.*, 55: 125-139
- Köstner, B., A. Granier & J. Cermak (1998b): Sapflow measurements in forest stands: methods and uncertainties. *Ann. Sci. For.*, 55: 13-27
- Kowalik, P., M. Borghetti, L. Borselli, F. Magnani, G. Sanesi & R. Tognetti (1997): Diurnal water relations of beech (*Fagus sylvatica* L.) trees in the mountains of Italy. *Agr. For. Met.*, 84: 11-23
- Kramer, H. (1988): *Waldwachstumslehre - Ökologische und anthropogene Einflüsse auf das Wachstum des Waldes, seine Massen- und Wertleistung und die Bestandessicherheit*. Unter Mitarbeit von H.-A. Gussone & R. Schober. Verlag Paul Parey, Hamburg
- Kramer, H. & A. Akça (1987): *Leitfaden für Dendrometrie und Bestandesinventur*. 2. Aufl., J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 287 S.
- Kramer, P.J. (1932): The absorption of water by root systems of plants. *Am. J. Bot.*, 19: 148-164
- Kramer, P.J. (1983): *Water Relations of Plants*. Academic Press, New York, 489 S.
- Kramer, P.J. & J.S. Boyer (1995): *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, San Diego, 495 S.
- Kutschera, L. (1997): Bewurzelung von Pflanzen in den verschiedenen Lebensräumen. 5. Bd. der Wurzelatlas-Reihe. Publ. d. Botan. AG O.Ö. Landesmuseum Linz, Stapfia 49
- Ladefoged, K. (1952): The periodicity of wood formation. *Dan. Biol. Skr.*, 7: 1-98

- Ladefoged, K. (1963): Transpiration of forest trees in closed stands. *Physiol. Plant.*, 16: 378-414
- Landsberg, J.J., T.W. Blanchard & B. Warritt (1976): Studies on the movement of water through apple trees. *J. Exp. Bot.*, 27: 579-596
- Lichtenthaler, H.K. (1971): Die unterschiedliche Synthese der lipophilen Plastidenchinone in Sonnen- und Schattenblättern von *Fagus sylvatica* L.. *Z. Naturforsch.*, 26b:832-842
- Lichtenthaler, H.K. (1981): Adaptation of leaves and chloroplasts to high quanta fluence rates. In: *Photosynthesis VI*, G. Akoyunoglou (Hrsg.), Balaban Internat. Science Service, Philadelphia, S. 273-287
- Lichtenthaler, H.K., C. Buschmann, M. Döll, H.-J. Fietz, T. Bach, U. Kozel, D. Meier & U. Rahmsdorf (1981): Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Res.*, 2: 115-141
- Lichtenthaler, H.K. & C. Buschmann (1984): Das Waldsterben aus botanischer Sicht. Verlauf, Ursachen und Maßnahmen. G. Braun, Karlsruhe, 88 S.
- Liese, W. (1979): Dendrochronologische Grundlagen. *Allg. Forstztg.*, 49: 1344-1345
- Lindroth, A. (1985): Canopy conductance of coniferous forests related to climate. *Water Resour. Res.*, 21: 297-304
- Løfting, E.C.L. (1959): Danmarks ædelgranproblem. *Det forstl. Forsøgsvæsen i Danmark*, 26: 1-
- Lo Gullo, M.A. & S. Salleo (1992): Water storage in the wood and xylem cavitation in 1-year-old twigs of *Populus deltoides* Bartr.. *Plant Cell Environ.*, 15: 431-438
- Lo Gullo, M.A., S. Salleo, E.C. Piaceri & R. Rosso (1995): Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. *Plant Cell Environ.*, 18: 661-669
- Lohammar, T., S. Larsson, S. Linder & S.O. Falk (1980): FAST - Simulation models of gaseous exchange in Scots pine. Structure and function of northern coniferous forests - an ecosystem study. *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 32: 505-523
- Lösch, R. (1999): Plant water relations. In: *Progress in Botany*. Esser, K., J.W. Kadereit, U. Lüttge & M. Runge (Hrsg.), Vol. 60, Springer-Verlag, Berlin, S. 193-233
- Loustau, D. & A. Granier (1993): Environmental control of water flux through Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). In: *Water Transport in Plants under Climatic Stress*. Borghetti, M., J. Grace & A. Raschi (Hrsg.). Proc. Int. Workshop, Vallombrosa, Firenze, Italy, 29.-31.05.1990, Cambridge University Press, S. 205-218
- Loustau, D., J.-C. Domec & A. Bosc (1998): Interpreting the variation in xylem sap flux density within the trunk of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. *Ann. Sci. For.*, 55: 29-46
- Lu, P. & A. Granier (1992): Comparison of xylem sap flow of spruces in open-top chambers at Edelmanshof - air pollution and drought effects. In: *Projekt Europäisches*

- Forschungszentrum für Maßnahmen zur Luftreinhaltung (PEF). Horsch, F. et al. (Hrsg.). KfK-PEF, 94: 165-177
- Lu, P., P. Biron, N. Bréda & A. Granier (1995): Water relations of adult norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) under soil drought in the Vosges mountains: water potential, stomatal conductance and transpiration. *Ann. Sci. For.*, 52: 117-129
- Magnani, F. & M. Borghetti (1995): Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant Cell Environ.*, 18: 689-696
- Magnani, F., S. Leonardi, R. Tognetti, J. Grace & M. Borghetti (1998): Modelling the surface conductance of a broad-leaf canopy: effects of partial decoupling from the atmosphere. *Plant Cell Environ.*, 21: 867-879
- Makowka, I., Stickan, W. & M. Worbes (1991): Jahrringbreitenmessung an Buchen (*Fagus sylvatica* L.) im Solling; Analyse des Klimaeinflusses auf den jährlichen Holzzuwachs. *Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. Univ. Gött.*, Reihe B, Bd.18
- McDonald, A.J.S. & W.J. Davies (1996): Keeping in touch - responses of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply. *Adv. Bot. Res.*, 22: 229-300
- Milburn, J.A. (1996): Sap ascent in vascular plants: challengers to the cohesion theory ignore the significance of immature xylem and the recycling of Münch water. *Ann. Bot.*, 78: 399-407
- Milburn, J.A. & R.P.C. Johnson (1966): The conduction of sap. II. Detection of vibrations produced by sap cavitation in *Ricinus* xylem. *Planta*, 69: 43-52
- Mitscherlich, G. (1981): *Wald, Wachstum und Umwelt*. Bd. 2. *Waldklima und Wasserhaushalt*. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 402 S.
- Monteith, J.L. (1965): Evaporation and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 19: 205-234
- Monteith, J.L. (1975): *Vegetation and the Atmosphere*, Vol. 1, Academic Press, London, 278 S.
- Müller, D. 1943. Hvorfor springer Eg og Ask saa sent ud? Forskellen mellem ring- og spredtporede Løvtræer. *Dansk Skovforen. Tidsskr.*, 28:158-166
- Murphy, R. & J.A.C. Smith (1994): A critical comparison of the pressure-probe and pressure-chamber techniques for estimating leaf-cell turgor pressure in *Kalanchoe daigremontiana*. *Plant Cell Environ.*, 17: 15-29
- Niederhofer, M. (1991): *Multivariate Analyse forstlicher Standortdaten*. Mitt. Abt. forstl. Biometrie Univ. Freiburg, 91/2
- Nobel, P.S. (1983): *Biophysical Plant Physiology and Ecology*. Freeman & Company, San Francisco, 608 S.
- Nobel, P.S. (1999): *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. 2. Aufl., Academic Press, San Diego, 474 S.
- O'Brien, T.P. & M.E. McCully (1981): *The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods*. Termarcaphi, Melbourne, 357 S.

- Oertli, J.J. (1993): Der Saftaufstieg in Bäumen. Vierteljahrsschr. Nat.forsch. Ges. Zür., 138: 169-190
- Oren, R., N. Phillips, G. Katul, B.E. Ewers & D.E. Pataki (1998): Scaling xylem sap flux and soil water balance and calculating variance: a method for partitioning water flux in forests. Ann. Sci. For., 55: 191-216
- Pallardy, S.G. (1989): Hydraulic architecture and conductivity: an overview. In: Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water Shortage. Kreeb, K.H., H. Richter & T.M. Hinckley (Hrsg.), SPB Academic Publishing bv, Den Haag, S. 3-19
- Passioura, J.B. (1980): The meaning of matric potential. J. Exp. Bot., 31: 1161-1169
- Passioura, J.B. (1991): An impasse in plant water relations? Bot. Acta, 104: 405-411
- Pataki, D.E., R. Oren & N. Phillips (1998): Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reduction in leaf area. J. Exp. Bot., 49: 871-878
- Pazourek, J. & O. Votrubová (1997): Atlas of Plant Anatomy. Series in Natural History 3, Peres Publishers, Prag, 85 S.
- Penman, H.L. (1948): Natural evaporation from open water, bare soil and grass. Proc. R. Soc. London (A), 193: 120-145
- Penman, H.L. (1953): The physical basis of irrigation control. In: P.M. Syngé (Hrsg.), Rep. 13th Int. Horticult. Congr. 1952, Vol. II., R. Hort. Soc. London, S. 913-924
- Pérez-Soba, M. & L.J.M. van der Eerden (1993): Nitrogen uptake in needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) when exposed to gaseous ammonia and ammonium fertilizer in the soils. Plant Soil, 153: 231-242
- Peters, R. (1997): Beech Forests. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 169 S.
- Pfadenhauer, J. (1993): Vegetationsökologie - Ein Skriptum. IHW-Verlag, Eching, 301 S.
- Phillips, N., R. Oren & R. Zimmermann (1996): Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species. Plant Cell Environ., 19: 983-990
- Pockman, W.T., J.S. Sperry & J.W. O'Leary (1995): Sustained and significant negative water pressure in xylem. Nature, 378: 715-716
- Polster, H. (1950): Die physiologischen Grundlagen der Stoffherzeugung im Walde: Untersuchungen über Assimilation, Respiration und Transpiration unserer Hauptholzarten. Bayer. Landwirtschaftsverl., München, 96 S.
- Raschi, A., R. Tognetti, H.-W. Ridder & C. Béres (1995): Water in the stems of sessile oak (*Quercus petraea*) assessed by computer tomography with concurrent measurements of sap velocity and ultrasound emission. Plant Cell Environ., 18: 545-554
- Raven, J.A. (1984): Physiological correlates of the morphology of early vascular plants. Bot. J. Linnean Soc., 88: 105-126
- REKLIP (o.J.): Immissionskarten - Gemessene Konzentrationsverteilung von Luftverunreinigungen. Regio-Klima-Projekt, Arbeitsgruppe „Luftqualität“

- Renner, O. (1912): Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. 2. Über Wurzeltätigkeit. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 30: 642-648
- Rennenberg, H., S. Schneider & P. Weber (1996): Analysis of uptake and allocation of nitrogen and sulphur compounds by trees in the field. J. Exp. Bot., 47: 1491-1498
- Richter, H. (1997): Water relations of plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters. J. Exp. Bot., 48: 1-7
- Rinderle, U. (1990): Chlorophyllfluoreszenz- und Gaswechseluntersuchungen an Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) und Buchen (*Fagus sylvatica* L.) im Jahresverlauf. Karlsru. Beitr. Pflanzenphysiol., 19: 1-188
- Roberts, J. (1983): Forest transpiration: a conservative hydrological process? J. Hydrol., 66: 133-141
- Roberts, J. & P.T.W. Rosier (1994): Comparative estimates of transpiration of ash and beech forest at a chalk site in southern Britain. J. Hydr., 162: 229-245
- Röhrig, E. (1966): Mischbestände aus Edellaubbaumarten und Buche. Forst- Holzwirt, 3: 59-64
- Romberger, J.A., Z. Hejnowicz & J.F. Hill (1993): Plant Structure: Function and Development. Springer-Verlag, Berlin, 524 S.
- Rost, F.W.D. (1995): Fluorescence Microscopy. Vol. II, Cambridge University Press, 457 S.
- Roth, A. (1996): Water transport in xylem conduits with ring thickenings. Plant Cell Environ., 19: 622-629
- Roth, A., V. Mosbrugger & H.J. Neugebauer (1994): Efficiency and evolution of water transport systems in higher plants: a modeling approach. I. The earliest land plants. Phil. Trans. R. Soc. London (B), 345:137-152
- Rundell, P.W. & W.M. Jarrell (1989): Water in the environment. In: Plant Physiological Ecology. Pearcy, R.W., J. Ehleringer, H.A. Mooney & P.W. Rundel (eds.), Chapman & Hall, London, S. 29-56
- Rust, S., D. Lüttschwager & F. Hüttl (1995): Transpiration and hydraulic conductivity in three Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands with different air pollution histories. Water, Air Soil Poll., 85: 1677-1682
- Rzeznik, Z. & W. Nebe (1987): Wachstum und Ernährung von Buchen-Provenienzen. Beitr. Forstwirtsch., 21: 106-111
- Sachs, L. (1997): Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. Springer-Verlag, Berlin, 8. Aufl., 881 S.
- Sachse, H. (1967): Über das Wasser/ Gas-Verhältnis im Holzporenraum lebender Bäume im Hinblick auf die Kernbildung. Holz Roh Werk., 25: 291-303

- Sakuratani, T. (1987): Studies on evapotranspiration from crops (2). Separate estimation of transpiration and evapotranspiration from a soybean field without water shortage. *J. Agr. Met.*, 42: 309-317
- Sass, U. & D. Eckstein (1995): The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. *Trees*, 9: 247-252
- Saxe, H. (1986): Stomatal-dependent and stomatal-independent uptake of NO_x. *New Phytol.*, 103: 199-205
- Schachtschabel, P., H.-P. Blume, G. Brümmer, K.H. Hartge & U. Schwertmann (1998): *Lehrbuch der Bodenkunde*. Enke Verlag, Stuttgart, 14. Aufl., 494 S.
- Schnock, G. (1971): Le bilan de l'eau dans l'écosystème d'une forêt – Application à une chênaie mélangée de haute Belgique. Conf. UNESCO, Paris, 1969, Productivité des écosystèmes forestiers. Actes Colloq., Brüssel, S. 41-47
- Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.D. Bradstreet & E.A. Hemmingsen (1965): Sap pressure in vascular plants - negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148: 339-346
- Schubert, A. (1939): Untersuchungen über den Transpirationsstrom der Nadelhölzer und den Wasserbedarf von Fichte und Lärche. *Tharandter Forstl Jahrb.*, 90: 821-
- Schulte, P.J., A.C. Gibson & P.S. Nobel (1989): Water flow in vessels with simple or compound perforation plates. *Ann. Bot.*, 64: 171-178
- Schulz, H. (1957): Der Anteil der einzelnen Zellarten an dem Holz der Rotbuche. *Holz Roh Werk.*, 15: 113-118
- Schulze, E.-D. (1970): Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora*, 159: 177-232
- Schulze, E.-D. (1994): The regulation of plant transpiration: interactions of feedforward, feedback, and futile cycles. In: *Flux Control in Biological Systems. From Enzymes to Populations and Ecosystems*. E.-D. Schulze (Hrsg.), Academic Press, San Diego, S. 203-235
- Schulze, E.-D., J. Cermak, R. Matyssek, M. Penka, R. Zimmermann, F. Vasicek, W. Gries & J. Kucera (1985): Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees - a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia*, 66: 475-483
- Schutzgemeinschaft Deutscher Wald (Hrsg.) (o.J.): *Die Buche*. Bundesverband e.V. SDW, Bonn
- Schweingruber, F.H. (1990): *Anatomie europäischer Hölzer*. Paul Haupt, Bern, 800 S.
- Slovik, S., A. Siegmund, H.-W. Führer & U. Heber (1996): Stomatal uptake of SO₂, NO_x and O₃ by spruce crowns (*Picea abies*) and canopy damage in Central Europe. *New Phytol.*, 132: 661-676
- Smith, A.W. (1994): Xylem transport and the negative pressures sustainable by water. *Ann. Bot.*, 74: 647-651

- Smith, D.M. & S.J. Allen (1996): Measurement of sap flow in plant stems. *J. Exp. Bot.*, 47: 1833-1844
- Smith, W.K. & D.Y. Hollinger (1991): Measuring stomatal behavior. In: *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*. J.P. Lassoie & T.M. Hinckley (Hrsg.) CRC Press, Boca Raton, S. 141-174
- Spelsberg, G. (1994): Zum Höhenwachstum der Fichte in Nordrhein-Westfalen. *Allg. Forst- Jagdztg.*, 165: 77-79
- Sperry, J.S. (1993): Winter embolism and spring recovery in *Betula cordifolia*, *Fagus grandifolia*, *Abies balsamea* and *Picea rubens*. In: *Water Transport in Plants under Climatic Stress*. Borghetti, M., J. Grace & A. Raschi (Hrsg.). Proc. Int. Workshop, Vallombrosa, Firenze, Italy, 29.-31.5.1990. Cambridge University Press, S. 174-180
- Sperry, J.S. (1995): Limitations on stem water transport and their consequences. In: *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. B.L. Gartner (Hrsg.), Academic Press, San Diego, S. 105-124
- Sperry, J.S., J.R. Donnelly & M.T. Tyree (1988): Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). *Am. J. Bot.*, 75: 1212-1218
- Sperry, J.S. & M.T. Tyree (1990): Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell Environ.*, 13: 427-436
- Sperry, J.S., A. Perry & J.E.M. Sullivan (1991): Pit membrane degradation and air-embolism formation in ageing xylem vessels of *Populus tremuloides* Michx.. *J. Exp. Bot.*, 42: 1399-1406
- Sperry, J.S., K.L. Nichols, J.E.M. Sullivan & S.E. Eastlack (1994): Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology*, 75: 1736-1752
- Sperry, J.S., N.Z. Saliendra, W.T. Pockman, H. Cochard, P. Cruiziat, S.D. Davis, F.W. Ewers & M.T. Tyree (1996): New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant Cell Environ.*, 19: 427-436
- Spurr, A.R. (1969): A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastructure Res.*, 26: 31-43
- Stedle, E. (1995): Trees under tension. *Nature*, 378: 663-664
- Stewart, C.M. (1967): Moisture content of living trees. *Nature*, 214: 138-140
- Stober, F. (1993): Untersuchungen zur Laser-induzierten Blau-, Grün- und Rotfluoreszenz an Pflanzen unter Einsatz eines optischen Vielkanalanalysator (OMA III). *Karlsru. Beitr. Pflanzenphysiol.*, 25: 1-201
- Taiz, L. & E. Zeiger (1998): *Plant Physiology*. 2. Aufl., Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts, 792 S.
- Teixeira Filho, J., C. Damesin, S. Rambal & R. Joffre (1998): Retrieving leaf conductance from sap flows in a mixed Mediterranean woodland: a scaling exercise. *Ann. Sci. For.*, 55: 173-190

- Tenhunen, J., R. Valentini, B. Köstner, R. Zimmermann & A. Granier (1998): Variation in forest gas exchange at landscape to continental scale. *Ann. Sci. For.*, 55: 1-11
- Teramura, A.H., M. Tevini & W. Iwanzik (1983): Effects of ultraviolet-B irradiation on plants during mild water stress. I. Effects on diurnal stomatal resistance. *Physiol. Plant.*, 57: 175-180
- Theissen, R. (unveröffentlicht): Vermessungskunde. Scriptum der Arbeitsgruppe Geodäsie, Ruhr-Universität Bochum, 25 S.
- Thoene, B., P. Schröder, H. Papan, A. Egger & H. Rennenberg (1991): Absorption of atmospheric NO₂ by spruce (*Picea abies* L. Karst.) trees. I. NO₂ influx and its correlation with nitrate reduction. *New Phytol*, 117: 575-585
- Thom, A.S. (1975): Momentum, mass and heat exchange of plant communities. In: *Vegetation and the Atmosphere*. Monteith, J.L. (Hrsg.), Vol. 1, Academic Press, London, S. 57-109
- Thompson, D.S., S. Wilkinson, M.A. Bacon & W.J. Davies (1997): Multiple signals and mechanisms that regulate leaf growth and stomatal behaviour during water deficit. *Physiol. Plant.*, 100: 303-313
- Tognetti, R. & M. Borghetti (1994): Formation and seasonal occurrence of xylem embolism in *Alnus cordata*. *Tree Physiol.*, 14: 241-250
- Tognetti, R., J.D. Johnson & M. Michelozzi (1995): The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from two Italian populations to drought and recovery. *Trees*, 9: 348-354
- Tognetti, R., A. Raschi, C. Béres, A. Fenyvesi & H.-W. Ridder (1996): Comparison of sap flow, cavitation and water status of *Quercus petraea* and *Quercus cerris* trees with special reference to computer tomography. *Plant Cell Environ.*, 19: 928-938
- Tomos, A.D. & R.A. Leigh (1999): The pressure probe: a versatile tool in plant cell physiology. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 50: 447-472
- Topp, G.C., J.L. Davis & A.P. Annan (1980): Electromagnetic determination of soil water content. *Water Resour. Res.*, 16: 574-582
- Tyree, M.T. (1997): The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. *J. Exp. Bot.*, 48: 1753-1766
- Tyree, M.T. (1999): Water relations and hydraulic architecture. In: *Handbook of Functional Plant Ecology*. Pugnaire, F.I. & F. Valladares (Hrsg.), Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, S. 221-268
- Tyree, M.T. & H.T. Hammel (1972): The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.*, 23: 266-282
- Tyree, M.T. & M.A. Dixon (1983): Cavitation events in *Thuja occidentalis* L.? *Plant Physiol.*, 72: 1094-1099

- Tyree, M.T. & J.S. Sperry (1988): Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiol.*, 88: 574-580
- Tyree, M.T. & F.W. Ewers (1991): The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.*, 119: 345-360
- Tyree, M.T., D.A. Snyderman, T.R. Wilmot & J.-L. Machado (1991): Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morotoni*): data, models and a comparison to two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiol.*, 96: 1105-1113
- Tyree, M.T., J. Alexander & J.-L. Macchado (1992): Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiol.*, 10: 411-415
- Tyree, M.T., K.J. Kolb, S.B. Rood & S. Patino (1994): Vulnerability to drought-induced cavitation of riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem? *Tree Physiol.*, 14: 455-466
- Tyree, M.T., S. Patino, J. Bennink & J. Alexander (1995): Dynamic measurement of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. *J. Exp. Bot.*, 46: 83-94
- Tyree, M.T., S. Salleo, A. Nardini, M.A. Lo Gullo & R. Mosca (1999): Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm? *Plant Physiol.*, 120: 11-21
- Valancogne, C., S. Dayau, A. Granier, M. Cohen & M.I. Ferreira Gama (1996): Comparison between Granier's and heat balance methods for measuring sap flow in fruit trees. In: 3rd Workshop on Measuring Sap Flow in Intact Plants, Sitges (Barcelona), Spain, 10.-11.10.96
- VDI (1985): Meteorologische Messungen für Fragen der Luftreinhaltung, Anhang A1: Definition von Feuchtemaßen. VDI 3786 Blatt 4, VDI-Verlag GmbH, Düsseldorf, 4 S.
- Vertessy, R.A., R.G. Benyon, S.K. O'Sullivan & P.R. Gribben (1995): Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiol.*, 15: 559-567
- Waring, R.H., H.L. Gholz, C.C. Grier & M.L. Plummer (1977): Evaluating stem conducting tissue as an estimator of leaf area in four woody angiosperms. *Can. J. Bot.*, 55: 1474-1477
- Waring, R.H. & J.M. Roberts (1979): Estimating water flux through stems of Scots pine with tritiated water and phosphorous-32. *J. Exp. Bot.*, 30: 459-471
- Wartinger, A., H. Heilmeier, W. Hartung & E.-D. Schulze (1990): Daily and seasonal courses of leaf conductance and abscisic acid in the xylem sap of almond trees (*Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb) under desert conditions. *New Phytol.*, 116: 581-587

- Wedler, M., B. Heindl, S. Hahn, B. Köstner, Ch. Bernhofer & J.D. Tenhunen (1996): Model-based estimates of water loss from "patches" of the understorey mosaic of the Harthelm Scots pine plantation. *Theor. Appl. Climatol.*, 53: 135-144
- Werk, K.S., R. Oren, E.-D. Schulze, R. Zimmermann & J. Meyer (1988): Performance of two *Picea abies* (L.) stands at different stages of decline. III. Canopy transpiration of green trees. *Oecologia*, 76: 519-524
- Wiebel, M. & G. Reister (1974): Erläuterungen zu den Standortskarten des nördlichen Einzelwuchsbezirks Pfingzgau in den Forstbezirken Bretten, Karlsruhe, Huchenfeld, Maulbronn
- von Willert, D.J., R. Matyssek & W. Herppich (1995): Experimentelle Pflanzenökologie - Grundlagen und Anwendungen. G. Thieme Verlag, 344 S.
- Yang, S. & M.T. Tyree (1994): Hydraulic architecture of *Acer saccharum* and *Acer rubrum* - comparison of branches to whole trees and the contribution of leaves to hydraulic resistance. *J. Exp. Bot.*, 45: 179-186
- Zhang, J. & W.J. Davies (1990): Changes in the concentration of ABA in the xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance. *Plant Cell Environ.*, 13: 277-285
- Zimmermann, M.H. (1983): Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer-Verlag, Berlin, 143 S.
- Zimmermann, R., E.-D. Schulze, T. Türk & A. Mahr (1989): Water relations of two *Picea abies* (L.) Karst. stands and its diurnal and annual course of transpiration studied on individual trees. *Int. Kongreß Waldschadensforschung: Wissensstand und Perspektiven*. Friedrichshafen am Bodensee, 2.-6.10.1989, Poster Kurzfassungen, S. 2
- Zimmermann, U., F.C. Meinzer, R. Benkert, J.J. Zhu, H. Schneider, G. Goldstein, E. Kuchenbrod & A. Haase (1994): Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory? *Plant Cell Environ.*, 17: 1169-1181
- Zöhrer, F. (1980): Forstinventur - Ein Leitfaden für Studium und Praxis. Pareys Studentexte 26, Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, 207 S.

8. ANHANG

8.1. Anwendung der Saftflußdaten zur Ermittlung der Aufnahme atmosphärischer Spurengase

Für die forstökologische Bewertung von Luftschadstoffen ist die Quantifizierung der Aufnahmeraten der Blätter von elementarer Bedeutung. Erst die tatsächliche Aufnahmerate atmosphärischer Spurengase bestimmt die effektive Belastung der Pflanzen (KÖRNER et al. 1995). In den letzten Jahren wurden von verschiedenen Arbeitsgruppen Modelle zur Berechnung der Schadgas- oder allgemeiner Spurengasaufnahme von Bäumen bzw. Blättern aus der Atmosphäre vorgestellt. Eingangsgrößen des Koniferen-Modells SINK von KÖRNER et al. (1995) sind die Lufttemperatur, die Strahlung (PPFD, photosynthetische Photonenflußdichte), das Wasserdampfdefizit der Luft, die Konzentration eines Spurengases in der Atmosphäre und die stomatäre Leitfähigkeit für Wasser.

Da die stomatäre Leitfähigkeit für Wasser in direktem Zusammenhang zur Transpirationsrate und zum Saftfluß steht, kann die Spurengasaufnahme auch mit Hilfe von Saftflußdaten modelliert werden (RENNENBERG et al. 1996). Als Zielgrößen kommen von der Pflanze nachweisbar aufgenommene gasförmige Stickstoffverbindungen (NO: SAXE 1986, NO₂: THOENE et al. 1991, NH₃: PÉREZ-SOBA & VAN DER EERDEN 1993), Schwefelverbindungen (SO₂: BRUNOLD et al. 1983, H₂S DE KOK et al. 1989) und Ozon (O₃: FREDERICKSEN et al. 1996) in Frage. Der Einsatz von Saftflußmessungen bietet den Vorteil der gleichzeitigen Erfassung des Wasserhaushaltes des Baumes bzw. Bestandes und schließt so eine Lücke in der Analyse der Stoffflüsse. Von einer Berechnung für die untersuchten Standorte wurde abgesehen, da keine Spurengasmessungen vor Ort durchgeführt wurden und die Übertragung der Messungen anderer Standorte mit zu großen Unsicherheiten verbunden wäre. Die den Untersuchungsstandorten nächstgelegenen Meßstationen der Landesanstalt für Umweltschutz (LfU) sind in Bruchsal und am Durlacher Tor in Karlsruhe. Zur Übertragung auf die Standorte Lehrwald und Universität hätten die Meßwerte mit einem „geschätzten“ Korrekturfaktor zur Anpassung an den jeweiligen Standort versehen werden müssen (D. AHRENS, LfU, persönliche Mitteilung).

Der Fluß eines Spurengases $J(x)$ in eine Pflanze kann nach RENNENBERG et al. (1996) aus der folgenden Gleichung abgeschätzt werden:

$$J(x) = c_x \cdot \frac{J(H_2O)}{\Delta H_2O} \cdot \sqrt{\frac{MW(H_2O)}{MW(x)}} \quad [29]$$

- $J(x)$ = Fluß eines Spurengases x in eine Pflanze ($\mu\text{g h}^{-1}$)
 c_x = Spurengaskonzentration im Kronenraum/ in Blattnähe ($\mu\text{g m}^{-3}$)
 $J(H_2O)$ = Transpirationsrate, Saftflußrate ($\text{m}^3 \text{h}^{-1}$)
 ΔH_2O = $[H_2O]_i - [H_2O]_a$, dimensionslose Molenbruchdifferenz zwischen der Wasserdampfkonzentration im Blattinneren und der umgebenden Luft (mmol mol^{-1}). Wenn die Blattemperatur ungefähr gleich der

Lufttemperatur ist, entspricht ΔH_2O dem Quotienten aus dem Dampfdruckdefizit und dem Luftdruck (mPa Pa^{-1}). Für die stomatäre Atemhöhle wird eine rH von ungefähr 100% angenommen (NOBEL 1983).

$\sqrt{\frac{MW(H_2O)}{MW(x)}}$ = dimensionsloser Korrekturfaktor, der der langsameren Diffusionsrate von Spurengasen im Vergleich zu Wasser Rechnung trägt (SLOVIK et al. 1996). Für $\text{NO}_2 = 0,626 \text{ mol mol}^{-1}$, für $\text{NO} = 0,775 \text{ mol mol}^{-1}$.

Im Gegensatz zu Ozon, wo eine irreversible Aufnahme durch die Stomata die Regel zu sein scheint, sind die Gegebenheiten bei NO_x und NH_3 nicht strikt determinierbar. Die Möglichkeit eines bidirektionalen Flusses und die Existenz eines Speichers für aus der Atmosphäre aufgenommenen Stickstoff wird derzeit noch diskutiert (CAPE 1998).

Die Modellierung der Spurengasaufnahme ist besonders hinsichtlich der anthropogen bedingten, unkontrollierten Stickstoffeintragsraten von Bedeutung. Oft sind gerade die N-limitierten Regionen und Waldökosysteme davon betroffen (DICKSON 1989), so daß ein erhöhter Zuwachs der Bäume die Folge ist. Die einseitige Erhöhung nur eines Nährstoffes kann jedoch u.U. auch zu Nährstoff-Ungleichgewichten in den betroffenen Waldbeständen führen (CAPE 1998).

Die Ergebnisse des trinationalen Programmes REKLIP (Regio-Klima-Projekt in Deutschland, Frankreich und der Schweiz) haben zwar eine leichte Verbesserung der NO_2 -Belastung in der Region gezeigt, eindeutige Rückschlüsse auf eine generelle Trendwende können jedoch nicht gezogen werden. Die von Jahr zu Jahr schwankenden Witterungseinflüsse lassen derartige Aussagen bislang nicht zu. Bis Ende der 80er Jahre stiegen die NO_2 -Konzentrationen in den Ballungsräumen (Karlsruhe, Straßburg, Colmar, Mulhouse und Basel) an. 1988 waren es etwa $45 \mu\text{g m}^{-3}$, um ab Anfang der 90er Jahre auf etwa $40 \mu\text{g m}^{-3}$ im Jahresmittel abzusinken. Einen deutlichen Rückgang zeigt dagegen die SO_2 -Belastung. Die SO_2 -Konzentrationen sind in den Ballungsgebieten nur noch geringfügig höher als in den Höhenlagen. Während in den Ballungsräumen 1984 noch ein Jahresmittel von 40 bis $60 \mu\text{g m}^{-3}$ meßbar war, lagen die Werte für 1995 fast überwiegend unter $10 \mu\text{g m}^{-3}$. Ursachen des starken Rückgangs der SO_2 -Belastung sind verschiedene Maßnahmen, wie die Einführung von Abgasentschwefelungsanlagen, Umstellung auf Fernwärme und schwefelfreies Erdgas, sowie auch der verstärkte Einsatz der Kernenergie zur Stromerzeugung (REKLIP IMMISSIONSKARTEN, o.J.). Zur Stoffdeposition schreibt das Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten im Waldzustandsbericht 1998 (BMELF 1998): „An Versuchsflächen in Wäldern haben sich in den letzten Jahren die Sulfateinträge deutlich verringert. Auch die Säureinträge gingen leicht zurück. Die Stickstoffeinträge zeigen während der letzten 10 Jahre eine gleichbleibende bis leicht steigende Tendenz. Die Einträge überschreiten aber immer noch das Maß dessen, was die Wälder langfristig verkraften können.“

8.2. Definition des Wasserpotentials

Das Wasserpotential Ψ einer Lösung kann in drei Komponenten gegliedert werden (NOBEL 1999):

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g \quad [30]$$

Die Terme Ψ_s , Ψ_p , und Ψ_g beschreiben den Einfluß der Lösung (Konzentration), des Druckes und der Schwerkraft auf die freie Energie von Wasser. Thermodynamisch ist das Wasserpotential ein quantitativer Ausdruck für die freie Energie (chemisches Potential) des Wassers. Freie Energie ist die Fähigkeit, Arbeit zu verrichten. Stoffwechselprozesse werden durch den Eintrag freier Energie in die Pflanze angetrieben. Die von der Sonne bereitgestellte Energie wird von der Pflanze photosynthetisch fixiert (bzw. zwischengespeichert) und bei Bedarf eingesetzt, so z.B. bei biochemischen Reaktionen (TAIZ & ZEIGER 1998). Das Wasserpotential ist definiert als (KOIDE et al. 1989):

$$\Psi = (\mu_w - \mu_w^*) / \bar{V}_w \quad [31]$$

μ_w = chemisches Potential (freie Energie pro Mol) von Wasser bei konstanter Temperatur und konstantem Druck

μ_w^* = chemisches Potential von reinem Wasser bei gleicher Temperatur und atmosphärischem Druck

\bar{V}_w = partielles Molalvolumen von Wasser

Der Bezugspunkt zur Definition des Wasserpotentials ist reines flüssiges Wasser bei Standarddruck und -temperatur. Das bedeutet Ψ ist proportional zu der Arbeit, die benötigt wird, um 1 mol reines Wasser bei Standarddruck und -temperatur zu einem anderen Ort gleicher Temperatur zu bewegen. In den meisten Fällen ist das Ψ innerhalb der Pflanzenzelle negativ, da reines Wasser ein höheres Potential als das Zellwasser hat. Entsprechend der obigen Gleichung ist das Wasserpotential die Summe der aus dem Konzentrations- und Druckgradienten entlang einer Membran resultierenden Kraft. Der Wasserpotentialgradient zwischen zwei Systemen ist die Antriebskraft für den Wassertransport (TAIZ & ZEIGER 1998).

Der Ausdruck Ψ_s ist das Lösungs- oder osmotische Potential und beschreibt den Einfluß von gelösten Stoffen auf das Wasserpotential. Bei Lösung eines Stoffes wird das Ψ durch die Verdünnung des Wassers erniedrigt. Der Einfluß hängt allein von der Stoffzahl und nicht von der Natur des gelösten Stoffes ab. Für nicht-dissozierende Stoffe kann Ψ_s durch das VAN'T HOFF'sche Gesetz geschätzt werden:

$$\Psi_s = -R \cdot T \cdot c \quad [32]$$

R = universelle Gaskonstante (8,314 J mol⁻¹ K⁻¹)

T = Temperatur (K)

c = Konzentration (Osmolalität in mol □⁻¹)

Durch das negative Vorzeichen wird verdeutlicht, daß gelöste Stoffe das Ψ erniedrigen (RICHTER 1997). Oft wird das osmotische Potential Ψ_s auch durch π , den osmotischen

Druck ersetzt. Wichtig ist hierbei zu beachten, daß der osmotische Druck stets positiv und das osmotische Potential stets negativ ist (RICHTER 1997, TAIZ & ZEIGER 1998):

$$\Psi_s = -\pi \quad [33]$$

Ψ_p ist der hydrostatische Druck der Lösung (auch Druckpotential). Positive Drücke erhöhen das Ψ , negative erniedrigen es (NOBEL 1999). In Pflanzenzellen ist Ψ_p der Turgordruck, er beschreibt den positiven hydrostatischen Druck des Zellsaftes. Im Xylem wird Ψ_p negativ, da das Wasser unter einer Spannung steht. Es ist wichtig, sich stets des Bezugs auf Wasser im Standardzustand bewußt zu sein. Ψ_p ist dann per Definition gleich Null, auch wenn der absolute Druck dem atmosphärischen Druck (1 atm = 0,1 MPa) entspricht.

Die Schwerkraft (Gravitation) bewegt Wasser nach unten in Abhängigkeit von der Höhe des Wassers über einer Referenzhöhe (h), der Dichte des Wassers (ρ) und der Erdbeschleunigung (g):

$$\Psi_g = \rho \cdot g \cdot h \quad [34]$$

und $\rho g h = 0,01 \text{ MPa m}^{-1}$. Daraus folgt, bei einem Höhenunterschied von 10 m ändert sich das Wasserpotential um 0,1 MPa. Auf Zellebene kann Ψ_g vernachlässigt werden, da die vertikalen Dimensionen sehr klein sind (TAIZ & ZEIGER 1998). Gleichung [30] wird somit reduziert zu:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p \quad [35]$$

Zusätzlich zu den bereits genannten Komponenten des Wasserpotentials wird bei Betrachtung von trockenen Böden, Samen oder Zellwänden oft das Matrixpotential Ψ_m mit angeführt. Es beschreibt die Reduzierung der freien Energie des Wassers, wenn es als dünne Oberfläche (1-2 Moleküle dick) an einer Oberfläche haftet (TAIZ & ZEIGER 1998). Theoretisch werden diese Effekte bereits in Ψ_s und Ψ_p berücksichtigt (PASSIOURA 1980, NOBEL 1999), eine Trennung ist jedoch oftmals nicht möglich, so daß sie zusammengefaßt als „neue“ Größe Matrixpotential bezeichnet werden. In hydrierten Zellen oder Zellwänden ist Ψ_m entweder vernachlässigbar oder aber bereits in Ψ_p enthalten (TAIZ & ZEIGER 1998).

8.3. Theoretischer Hintergrund der Bodenfeuchtemessung

Für diese Untersuchung wurde das TRIME-Verfahren (*time-domain reflectometry* mit intelligenten Mikromodul-Elementen; IMKO Mikromodultechnik GmbH, Ettlingen) eingesetzt. Das TRIME-Verfahren basiert auf der sog. *time-domain reflectometry* Methode, kurz TDR, und wurde speziell für die Materialfeuchtemessung abgewandelt. Die TDR-Methode ist eine relativ junge Methode zur Bestimmung der volumetrischen Bodenfeuchte (Verhältnis zwischen dem in der Probe befindlichen Wasservolumen und dem Gesamtvolumen der Probe) im Feld (z.B. DALTON et al. 1984, DASBERG & DALTON 1985). Sie ermöglicht eine schnelle und nicht destruktive Messung bei leichter Handhabung. Gemessen wird die Zeit, die eine durch einen Spannungspuls induzierte elektromagnetische Welle benötigt, um eine Strecke im Boden zurückzulegen (TOPP et al. 1980). Physikalische Grundlage ist die unterschiedliche Ausbreitungsgeschwindigkeit der elektromagnetischen Welle im Bodenmaterial. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit hängt - unter gewissen Voraussetzungen - nur von der Dielektrizitätszahl ϵ_r ab.

$$c = \frac{c_0}{\sqrt{\epsilon_r \cdot \mu_r}} \quad [36]$$

c = Laufzeit der elektromagnetischen Welle

c_0 = Lichtgeschwindigkeit im Vakuum

ϵ_r = relative Dielektrizitätszahl

μ_r = magnetische Permeabilität

Im Vakuum läuft die elektromagnetische Welle mit Lichtgeschwindigkeit c_0 . Da in nicht magnetischen Materialien die magnetische Permeabilität $\mu_r = 1$ gesetzt werden kann, ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit c nur noch von der relativen Dielektrizitätszahl ϵ_r abhängig. Um ϵ_r zu bestimmen, muß also die Ausbreitungsgeschwindigkeit gemessen werden.

Die Dielektrizitätszahl ist proportional zu der Dauer, die ein Spannungspuls benötigt, um eine bekannte Strecke im Boden zu passieren (TOPP et al. 1980). TOPP et al. (1980) haben schließlich eine empirische Beziehung zwischen der Dielektrizitätszahl des Bodens und dem Bodenwassergehalt aufgestellt. Aufgrund der gegenüber dem Boden hohen Dielektrizitätszahl von Wasser kann auf den Wassergehalt geschlossen werden ($\epsilon_{\text{Wasser}} = 80,37$ bei 20 °C, $\epsilon_{\text{Boden/poröses Material}} < 5$) (FUNDINGER et al. 1995). Im Gegensatz zur TDR erfolgt die Zeitmessung beim TRIME-Verfahren direkt, d.h. die Zeitmessung wird nicht indirekt über Spannungsmessungen realisiert (FUNDINGER et al. 1995).

Der große Vorteil der TDR-Methode ist (1) das relativ große untersuchte Bodenvolumen, (2) die Möglichkeit der Langzeitmessung, (3) der relativ geringe Kalibrierungsbedarf durch die für verschiedene Böden gültige zugrundeliegende Beziehung und (4) die Möglichkeit, die Bodensalinität und den Wassergehalt abzuschätzen (RUNDEL & JARRELL 1989).

8.4. Herleitung der Saftflußschätzfunktion

Die von Microcal Origin errechnete Exponentialfunktion lautet:

$$y = y_0 - v_{20} \cdot e^{-\frac{(x-x_0)}{t_1}}$$

$y = v(r)$, Saftflußgeschwindigkeit v als Funktion des Radius [dm h⁻¹]

$y_0 = 0,12$

$v_{20} =$ Saftflußgeschwindigkeit in 0-20 mm Entfernung vom Kambium [dm h⁻¹]

$x =$ Entfernung vom Kambium bis zum innersten Sensors [dm]

$x_0 = 0,10$

$t_1 = 0,39$

Die folgende Herleitung erfolgte mit der Unterstützung von Herrn R. BECKER (Institut für Wasserwirtschaft und Kulturtechnik).

Ersetzen von x durch den entsprechenden Radius:

$$x = R - r$$

$r =$ Radius bis zum Ende des innersten Sensors [dm]

$R =$ Radius des Stammes in Sensorhöhe [dm]

$$v(r) = y_0 + v_{20} \cdot e^{-\frac{(R-r-x_0)}{t_1}} = y_0 + v_{20} \cdot e^{-\frac{-R+r+x_0}{t_1}} = y_0 + v_{20} \cdot e^{-\frac{(R-x_0)}{t_1}} \cdot e^{\frac{r}{t_1}}$$

Integration und Rotation des Integrals um das Stammzentrum ergibt den Saftfluß Q :

$$Q_{f(v_{20})} = \int_0^{2\pi} \int_{R_i}^R v(r) r dr d\varphi$$

$$Q_{f(v_{20})} = \int_0^{2\pi} d\varphi \int_{R_i}^R v(r) r dr = 2\pi \int_{R_i}^R v(r) r dr$$

Einsetzen von $v(r)$:

$$\begin{aligned} Q_{f(v_{20})} &= 2\pi \int_{R_i}^R \left(y_0 + v_{20} \cdot e^{-\frac{(R-x_0)}{t_1}} \cdot e^{\frac{r}{t_1}} \right) \cdot r dr \\ &= 2\pi \underbrace{\int_{R_i}^R y_0 \cdot r dr}_{Q_1} + 2\pi \underbrace{\int_{R_i}^R v_{20} \cdot e^{-\frac{(R-x_0)}{t_1}} \cdot e^{\frac{r}{t_1}} \cdot r dr}_{Q_2} \\ &\quad (1) \qquad \qquad \qquad (2) \end{aligned}$$

$$(1) Q_1 = 2\pi \cdot y_0 \cdot \frac{r^2}{2} \Big|_{R_i}^R = \pi \cdot y_0 \cdot (R^2 - R_i^2) = \pi \cdot (R^2 - R_i^2) y_0$$

Anmerkung: $(\pi R^2 y_0)$ beschreibt die Fläche des gesamten Stammquerschnitts, während $(\pi R_i^2 y_0)$ die Fläche des von den Sensoren erfassten, äußeren Stammteils ermittelt.

$$(2) Q_2 = 2\pi \int_{R_i}^R v_{20} \cdot e^{-\frac{(R-x_0)}{t_1}} \cdot \frac{r}{t_1} \cdot e^{\frac{r}{t_1}} \cdot r \, dr = 2\pi \cdot v_{20} \cdot e^{-\frac{(R-x_0)}{t_1}} \cdot \underbrace{\int_{R_i}^R \frac{r}{t_1} \cdot r \, dr}_{(3)}$$

Partielle Integration von (3):

$$\begin{aligned} (3) \int_{R_i}^R \frac{r}{t_1} \cdot r \, dr &= t_1 \cdot e^{\frac{r}{t_1}} \cdot r \Big|_{R_i}^R - \int_{R_i}^R t_1 \cdot e^{\frac{r}{t_1}} \cdot dr \\ &= t_1 \cdot e^{\frac{r}{t_1}} \cdot r \Big|_{R_i}^R - t_1^2 \cdot e^{\frac{r}{t_1}} \Big|_{R_i}^R \\ &= t_1 \cdot e^{\frac{r}{t_1}} \cdot (r - t_1) \Big|_{R_i}^R \\ &= t_1 \cdot e^{\frac{R}{t_1}} \cdot (R - t_1) - t_1 \cdot e^{\frac{R_i}{t_1}} \cdot (R_i - t_1) \end{aligned}$$

Zusammenführen:

$$Q_{f(v_{20})} = \pi \cdot (R^2 - R_i^2) \cdot y_0 + 2\pi \cdot v_{20} \cdot t_1 \cdot e^{-\frac{(R-x_0)}{t_1}} \cdot \left[e^{\frac{R}{t_1}} \cdot (R - t_1) - e^{\frac{R_i}{t_1}} \cdot (R_i - t_1) \right]$$

8.5. Tabellen

Tabelle 30. Klimatische Meßwerte der Wetterstation Karlsruhe-West des DWD für 1997.

Monat 1997	T _{max} (°C)	T _{mit} (°C)	T _{min} (°C)	N _{Mon} (mm)	S _{Tag} (h)	S _{Mon} (h)	rH (%)	Bew	L _{NN} (hPa)	u (m s ⁻¹)
Januar	0,2	-2,1	-4,3	20	1,2	38	88	6,5	1024	5,0
Februar	10,5	6,0	2,2	134	3,3	92	76	5,9	1023	10,5
März	14,1	8,8	4,8	40	4,0	125	77	5,2	1025	8,0
April	15,6	9,5	3,4	26	7,5	226	59	4,2	1020	8,3
Mai	21,2	15,3	9,4	57	8,1	250	67	4,5	1016	8,1
Juni	22,9	17,7	13,1	142	5,7	172	72	5,9	1011	8,3
Juli	25,3	19,2	14,1	103	7,4	229	74	5,3	1018	6,8
August	29,5	22,2	16,3	52	8,8	272	68	3,8	1016	6,6
September	24,5	16,3	10,2	12	8,8	263	70	3,5	1022	6,0
Oktober	15,0	9,7	6,0	64	4,0	125	77	5,4	1019	7,2
November	9,2	5,8	2,8	66	2,8	83	85	5,5	1011	7,3
Dezember	6,1	3,9	1,7	74	0,6	18	87	6,8	1015	8,0

Legende:

Der DWD führt seine Messungen stets um 7:30, 14:30 und 21:30 Uhr MEZ durch. Lufttemperatur (T) und relative Luftfeuchte (rH) werden in 2 m Höhe, die Windgeschwindigkeit (u) wird in 48 m Höhe gemessen. Die einzelnen Werte der Tabelle errechnen sich wie folgt:

T_{max} = 21:30 Vortag bis 21:30 Meßtag

T_{mit} = (7:30 + 14:30 + 2 · 21:30)/4

T_{min} = 21:30 Vortag bis 21:30 Meßtag

N_{Mon}, S_{Mon} = Monatssumme Niederschlag bzw. Sonnenscheindauer

S_{Tag} = Tagessumme

rH, u, L = (7:30 + 14:30 + 21:30)/3

Bew = Bewölkungsgrad < 1,6 heiter; > 6,4 trüb

Tabelle 31. Klimatische Meßwerte der Wetterstation Karlsruhe-West des DWD für 1998.

Monat 1998	T _{max} (°C)	T _{mit} (°C)	T _{min} (°C)	N _{Mon} (mm)	S _{Tag} (h)	S _{Mon} (h)	rH (%)	Bew	L _{NN} (hPa)	u (m s ⁻¹)
Januar	7,0	3,7	1,0	62	1,9	59	80	6,0	1019	8,8
Februar	10,8	5,2	0,3	22	5,2	145	75	4,5	1027	7,3
März	12,3	7,8	3,8	34	4,4	136	67	5,7	1023	8,4
April	15,8	10,7	6,7	94	3,9	116	75	6,4	1006	9,4
Mai	22,4	16,7	10,6	29	8,0	249	63	4,6	1016	7,6
Juni	24,6	19,0	14,3	72	7,4	222	69	5,8	1017	7,2
Juli	24,3	19,2	14,7	51	4,8	150	69	5,9	1015	8,2
August	27,1	20,3	13,9	23	8,7	271	61	4,1	1018	6,3
September	20,3	15,4	11,8	74	4,0	119	79	6,0	1012	8,1
Oktober	14,3	11,0	8,3	133	1,4	43	84	6,8	1015	9,5
November	6,2	3,5	1,0	59	1,9	58	83	6,2	1020	7,9
Dezember	5,6	3,2	0,9	25	1,3	39	85	6,4	1023	8,1

Legende:

Der DWD führt seine Messungen stets um 7:30, 14:30 und 21:30 Uhr MEZ durch. Lufttemperatur (T) und relative Luftfeuchte (rH) werden in 2 m Höhe, die Windgeschwindigkeit (u) wird in 48 m Höhe gemessen. Die einzelnen Werte der Tabelle errechnen sich wie folgt:

T_{max} = 21:30 Vortag bis 21:30 Meßtag

T_{mit} = (7:30 + 14:30 + 2 · 21:30)/4

T_{min} = 21:30 Vortag bis 21:30 Meßtag

N_{Mon}, S_{Mon} = Monatssumme Niederschlag bzw. Sonnenscheindauer

S_{Tag} = Tagessumme

rH, u, L = (7:30 + 14:30 + 21:30)/3

Bew = Bewölkungsgrad < 1,6 heiter; > 6,4 trüb

Tabelle 32. Abweichung des Monatsmittels der Lufttemperatur und des Niederschlags vom langjährigen Mittel (30jähriges Mittel, 1951-1980) in den einzelnen Monaten der Jahre 1997 und 1998. Angegeben sind die Absolutwerte der monatlichen Abweichungen der Tagesmitteltemperatur (ΔT_{mit}) und der monatlichen Niederschlagssumme (ΔN_{Mon}) vom jeweiligen langjährigen Mittel.

Monat	Temperatur			Niederschlag		
	langjähriges Mittel (°C)	1997 $\square T_{\text{mit}}$ (°C)	1998 $\square T_{\text{mit}}$ (°C)	langjähriges Mittel (mm)	1997 $\square N_{\text{Mon}}$ (mm)	1998 $\square N_{\text{Mon}}$ (mm)
Januar	1,2	-3,3	2,5	57,0	-36,7	4,6
Februar	2,5	3,5	2,7	54,0	79,5	-32,4
März	6,0	2,8	1,8	53,0	-12,8	-18,9
April	9,9	-0,4	0,8	61,0	-35,4	33,2
Mai	14,3	1,0	2,4	79,0	-21,6	-50,0
Juni	17,5	0,2	1,5	86,5	55,2	-15,1
Juli	19,6	-0,4	-0,4	70,0	33,3	-18,7
August	18,8	3,4	1,5	66,0	-14,5	-43,2
September	15,4	0,9	0,0	53,0	-41,4	21,0
Oktober	10,4	-0,7	0,6	58,3	5,8	74,2
November	5,3	0,5	-1,8	65,0	0,5	-6,1
Dezember	2,2	1,7	1,0	67,0	6,6	-42,4

Tabelle 33. Ergebnis der Färbung des Splintholzes der Buchen am Standort Lehrwald mit Phloxine B. Für jeden Baum ist das Färbeergebnis in den jüngsten 10 cm des Holzes angegeben (+ = gefärbt, — = ungefärbt). Die Jahrringzählung beginnt mit dem im Jahr 1998 gebildeten Jahrring am Kambium. Die Bohrkern wurden in ca. 10 cm Höhe oberhalb der Injektionsstelle (ca. 30 cm über dem Boden) entnommen.

Jahrring	Buche 1	Buche 2	Buche 3	Buche 4
1998	+	—	—	+
1997	—	—	—	+
1996	+	—	—	—
1995	+	—	—	+
1994	—	—	—	—
1993	—	—	—	—
1992	—	—	—	+
1991	—	—	—	+
1990	—	—	—	—
1989	—	—	—	—
1988	+	—	—	+
1987	—	—	—	+
1986	—	—	—	+
1985	—	—	—	+
1984	—	—	—	+
1983	—	—	—	+
1982	—	—	—	—
1981	—	—	—	—
1980	—	—	—	—
1979	—	—	—	—
1978	—	—	—	—
1977	—	—	—	—
1976	—	—	—	—
1975	—	—	—	—
1974	—	—	—	—
1973	—	—	—	—
1972	—	—	—	—
1971	—	—	—	—
1970	—	—	—	—
1969	—	—	—	—
1968	—	—	—	—
1967	—	—	—	—
1966	—	—	—	—
1965	—	—	—	—

Tabelle 34. Radialer Zuwachs der einzelnen Jahrringe der fünf untersuchten Buchen innerhalb der jüngsten 10 cm des Splintholzes. Die Bohrkerne im Lehrwald (Buche 1-4) wurden Ende August 1998 entnommen, der Bohrkern von Buche 5 stammt bereits aus dem Frühling 1997.

Jahrring	Zuwachs in mm				
	Buche 1	Buche 2	Buche 3	Buche 4	Buche 5
1998	1,5	1,7	4,3	2,4	
1997	4,8	3,9	4,5	3,9	
1996	10,9	2,0	3,6	3,6	9,0
1995	7,6	1,9	3,0	3,8	7,7
1994	5,8	1,6	3,7	4,6	8,9
1993	6,1	1,6	3,7	4,2	6,9
1992	4,5	1,1	2,9	3,0	4,4
1991	2,0	1,8	3,8	3,1	5,4
1990	4,4	2,1	3,5	2,9	8,1
1989	4,7	1,6	3,1	3,1	6,4
1988	3,0	3,5	5,3	4,1	8,3
1987	2,0	4,7	5,3	5,6	14,3
1986	4,7	4,6	4,2	4,7	8,1
1985	4,4	6,4	5,1	4,4	10,0
1984	5,4	6,0	5,3	3,0	9,5
1983	5,9	3,6	5,0	2,5	
1982	5,2	3,1	3,3	2,4	
1981	5,6	2,6	0,8	4,4	
1980	4,6	2,3	5,4	5,2	
1979	6,2	1,9	6,0	6,2	
1978		1,9	4,6	5,6	
1977		1,9	5,5	4,4	
1976		1,6	5,7	3,7	
1975		3,1	3,5	5,0	
1974		3,1		4,6	
1973		2,5			
1972		4,3			
1971		4,2			
1970		6,1			
1969		4,8			
1968		4,3			
1967		4,4			
1966		5,2			
1965		5,1			
me \square sd	5,0 \square 2,1	3,2 \square 1,5	4,2 \square 1,2	4,0 \square 1,1	8,2 \square 2,4

Tabelle 35. Zusammenstellung verschiedener physiologischer und anatomischer Angaben zur Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.).

<u>Netto-Primärproduktion:</u>		
Gesamt (ohne Feinwurzeln)	11,13 t C ha ⁻¹ a ⁻¹	ELLENBERG et al. 1986
Holzzuwachs	2,1 t C ha ⁻¹	SCHULZE 1970
Blattbiomasse	1,9 t C ha ⁻¹	"
Laubmasse	2,27 kg Baum ⁻¹	MITSCHERLICH 1981
Biomasse	17,3 t ha ⁻¹ a ⁻¹	"
Produktivität (Biomasse/ □ Wasser)	2,9 g □ ⁻¹	"
Transpirationskoeffizient (□ Wasser/kg Trockensubstanz)	180	ELLENBERG et al. 1986
Evapotranspiration (ET)	2810 t H ₂ O ha ⁻¹ a ⁻¹	"
Wasserverbrauch (28 Jahre, 12 m hoch)	1,88-4,01 mm (pro Kronengrundfläche) 1,91-4,06 mm (pro Stammzahl) 0,6-1,5 mm Tag ⁻¹	LADEFOGED 1963
Transpiration der Krone auf g Trockengewicht (Tw) bezogen	1,67 g gTw ⁻¹ a ⁻¹	MITSCHERLICH 1981
Transpiration pro Baum	3791 □ a ⁻¹ Baum ⁻¹	
Transpiration des Bestandes	599 mm	
<u>Jahres CO₂-Bilanz:</u>		
<u>Sonnenblatt:</u> auf Trockengewicht bzw. auf Blattfläche bezogen	9855,1 mg CO ₂ gTw ⁻¹ 4150,5 mg CO ₂ dm ⁻²	SCHULZE 1970
<u>Schattenblatt:</u> auf Trockengewicht bzw. auf Blattfläche bezogen	9227,8 mg CO ₂ gTw ⁻¹ 1729,3 mg CO ₂ dm ⁻² (58% weniger als Sonnenblatt)	"
Jährliche CO ₂ -Aufnahme des Bestandes	8,6 t C ha ⁻¹ – 20% (Atmung Blätter, Knospen)	"
<u>Anatomie</u>		
Tangentialer Porendurchmesser	30-50 µm	BOSSHARD 1974a
Mittlerer Gefäßdurchmesser	16-80 µm	BOSSHARD 1974b
Gefäßdurchmesser (tangential)	23,4 µm	HACKE & SAUTER 1995
Gefäßlänge	27-30 cm, 90% <12 cm	
Gefäßdichte	294,3 mm ⁻²	
Gefäßlänge	5(?) m (<i>F. grandifolia</i>)	ROMBERGER et al. 1993

Fortsetzung **Tabelle 35**

Anteil wasserleitender Splint	Meist bleiben nur die äußersten 10-20 Jahrringe aktiv	MÜLLER 1943, LADEFOGED 1952, BOSSHARD 1974a
Mittlere Jahrringbreite	2 mm	PETERS 1997
<u>Gefäßvernetzung:</u>	(min/mittel/max)	
Radiale Verschiebung auf 10 mm (meist vom Mark zum Kambium)	64/218/420 μm	BOSSHARD & KUCERA 1973
Tangentiale Verschiebung auf 10 mm (gegen Uhrzeigersinn)	280/402/594 μm	"
Horizontale Verschiebung auf 10 mm (Summe radial und tangential)	306/466/659 μm	"
<u>Kernformen:</u>	79% aller Querschnittsflächen sind verkernt. Die Kernbildung ist hoch signifikant abhängig vom Brusthöhendurchmesser.	HUPFELD et al. 1997
Gesunder, einfacher oder mosaikartig zusammengesetzter, rötlich-brauner Rotkern	35% aller Bäume 129 Jahre: 30,8% 170 Jahre 90,5% Zunahme der Kernbildung mit Wasserversorgung nicht absicherbar.	"
Splint-/Kernholz	In der Regel gleichfarbig, unter besonderen physiologischen Bedingungen Kernholz rotbraun (Rotkern); Holzart mit fakultativem Farbkernholz.	BOSSHARD 1974b
<u>Physiologie:</u>		
Mittägliche Transpirationsgeschwindigkeit	1,1 m h^{-1}	HUBER 1932
Maximale Saftflußgeschwindigkeit	0,2 m h^{-1}	HEIMANN & STICKAN 1993
	0,2-0,8 m h^{-1}	MAGNANI et al. 1998
Maximale stomatäre Leitfähigkeit	180 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	KÖRNER 1994
Gesamter Widerstand des Xylems	60 $\text{MPa m}^2 \text{s}^{-1}$	KOWALIK et al. 1997
Grenzwert für Embolien im Xylem	-1,9 MPa (<i>F. sylvatica</i> L. f. <i>pupurea</i> (Ait.) Schneid.)	HACKE & SAUTER 1995
Kambiumaktivität	3 Zellen/Tag in einer radialen Reihe Holzzellen (im Mai)	ESCHRICH 1997

Fortsetzung *Tabelle 35*

Beginn des Phloemtransports	Messung der Stärkeneubildung in Rinde: nicht vor Mitte April (variiert mit Höhe über NN).	ESCHRICH 1997
Sonnen-/Schattenblätter	Sonnenblätter: geringere Fläche, geringerer Wassergehalt, größere Dicke, höheres Trockengewicht, höhere Stomatadichte, höheres Chlorophyll a/b-Verhältnis. Unterschiede etablieren sich bereits wenige Wochen nach Beginn der Vegetationsperiode	LICHTENTHALER 1971, 1981 LICHTENTHALER et al. 1981
Lichtsättigung (Sonnen-/Schattenblätter)	30-40 bzw. 6-7 klux (bei alten und jungen Blättern etwa die Hälfte) im Sommer 20-35 bzw. 6-15 klux	SCHULZE 1970 LICHTENTHALER et al. 1981
Lichtkompensationspunkt (Sonnen-/Schattenblätter)	300-800 bzw. 100-400 lux	"
Temperaturoptimum (90-100% der maximalen CO ₂ Aufnahme)	10-30 °C (ausgewachsene Licht- und Schattenblätter) 14-24 °C (alte und junge Blätter)	SCHULZE 1970
Hitze-Kompensationspunkt im Sommer	42 °C	"
Erste Hitzeschäden	44 °C	"
Wasserdampfdefizit (D)	Reagiert sehr empfindlich, wobei die Stomata der Sonnenblätter sensibler reagieren.	"
Entwicklung der Blätter	In erster Linie durch hohe Temperaturen: beschleunigte Knospenentwicklung und Entfaltung junger Blätter aber auch Blattfall und Alterung im Herbst. Photosynthetische Kapazität wird im Sommer nicht beeinflusst.	"

Tabelle 36. Mittlere (1. Zeile jedes Tages) und *maximale* (2. Zeile jedes Tages) Saftflußgeschwindigkeit v (dm h⁻¹) aller untersuchten Buchen in allen vier Splintholzbereichen für einige ausgewählte Tage in der Vegetationsperiode 1998 (Meteorologische Meßwerte in **Tabelle 37**). Für Juli und August liegen aufgrund eines technischen Defekts keine Meßwerte für Buche #5 vor. Technische Probleme sind auch verantwortlich für die fehlenden v_{80} -Meßwerte bei Buche #4 am 2. Mai und bei Buche #5 am 2., 12. und 13. Mai.

	#1				#2				#3				#4				#5			
	v_{20}	v_{40}	v_{60}	v_{80}	v_{20}	v_{40}	v_{60}	v_{80}	v_{20}	v_{40}	v_{60}	v_{80}	v_{20}	v_{40}	v_{60}	v_{80}	v_{20}	v_{40}	v_{60}	v_{80}
2.5	0,07	0,05	0,06	0,02	0,10	0,06	0,03	0,02	0,03	0,07	0,04	0,01	0,09	0,12	0,08		0,37	0,35	0,32	
	0,18	0,14	0,08	0,08	0,37	0,22	0,12	0,08	0,14	0,26	0,16	0,03	0,34	0,43	0,33		1,38	1,34	1,21	
12.5	0,70	0,59	0,11	0,46	0,87	0,61	0,42	0,36	0,72	0,55	0,54	0,07	0,67	0,74	0,61	0,45	0,86	1,18	1,15	
	1,52	1,26	0,22	1,00	1,90	1,25	0,92	0,83	1,86	1,18	1,21	0,18	1,22	1,30	1,10	0,89	2,08	2,21	2,43	
13.5	0,59	0,49	0,06	0,42	0,89	0,60	0,43	0,36	0,76	0,55	0,51	0,09	0,62	0,67	0,55	0,42	0,77	1,16	1,15	
	1,42	1,20	0,20	0,96	1,94	1,29	0,96	0,89	1,91	1,21	1,19	0,18	1,15	1,21	1,03	0,88	1,91	2,22	2,49	
9.6	0,10	0,11	0,03	0,19	0,55	0,48	0,42	0,32	0,57	0,65	0,66	0,02	0,56	0,66	0,52	0,43	0,43	1,16	1,16	0,60
	1,05	0,89	0,28	0,82	1,41	1,13	0,90	0,73	1,44	1,27	1,41	0,11	1,20	1,40	1,12	0,99	1,39	2,41	2,56	1,35
11.6	0,17	0,14	0,02	0,14	0,38	0,26	0,19	0,16	0,24	0,31	0,30	0,14	0,25	0,30	0,22	0,18	0,49	0,63	0,62	0,34
	0,70	0,57	0,05	0,51	1,31	0,79	0,65	0,55	0,97	0,96	1,03	0,33	0,74	0,86	0,68	0,59	1,83	2,26	2,73	1,46
21.6	0,58	0,40	0,07	0,34	0,86	0,58	0,48	0,38	0,62	0,54	0,61	0,07	0,69	0,71	0,56	0,44	0,68	1,16	1,02	0,67
	1,36	0,92	0,18	0,76	1,75	1,10	0,98	0,80	1,51	0,99	1,15	0,13	1,26	1,28	0,97	0,84	1,72	2,15	2,10	1,45
8.7	0,08	0,04	0,01	0,04	0,14	0,07	0,05	0,05	0,04	0,10	0,08	0,01	0,08	0,09	0,07	0,06				
	0,59	0,31	0,02	0,28	0,73	0,36	0,28	0,25	0,29	0,46	0,44	0,04	0,53	0,59	0,51	0,40				
13.7	0,71	0,22	0,04	0,16	0,69	0,31	0,34	0,25	0,37	0,34	0,34	0,05	0,50	0,42	0,41	0,23				
	1,90	0,67	0,10	0,44	1,58	0,71	0,81	0,64	1,03	0,75	0,83	0,12	1,16	1,03	1,00	0,60				
11.8	0,63	0,26	0,05	0,21	0,82	0,30	0,41	0,31	0,47	0,23	0,29	0,06	0,49	0,31	0,38	0,23				
	1,46	0,61	0,15	0,52	1,71	0,55	0,85	0,65	1,05	0,41	0,60	0,14	0,91	0,58	0,68	0,43				
22.9	0,27	0,06	0,02	0,09	0,33	0,08	0,12	0,15	0,29	0,49	0,36	0,04	0,20	0,09	0,16	0,15	0,46	0,55	0,51	0,95
	0,89	0,24	0,07	0,35	0,97	0,19	0,39	0,45	0,96	1,10	0,79	0,10	0,58	0,26	0,41	0,34	1,30	1,48	1,64	1,95

Tabelle 37. Meteorologische Meßwerte für einige ausgewählte Tage in der Vegetationsperiode 1998. Angaben für Niederschlag, PAR und Sonne sind Tagessummen, für D_{\max} Tagesmaxima, alle anderen Werte sind Tagesmittel. Quelle: DWD (EldoNet für PAR). Bewölkungsgrad (0-8): heiter < 1,6; trüb > 6,4.

Datum	Temperatur (°C)	Niederschlag (mm)	PAR (MJ m ⁻²)	D_{\max} (kPa)	D_{mit} (kPa)	rH (%)	Sonne (h)	Bewölkung	Wind (m s ⁻¹)	Luftdruck (hPa)
2.5	11,7	0,1	2,5	0,28	0,15	91	-	8,0	8,2	1009,9
12.5	23,2	-	11,8	3,58	1,52	49	13,4	2,0	5,0	1017,4
13.5	24,3	-	9,9	3,43	1,53	51	12,0	4,7	8,2	1018,7
9.6	20,0	-	8,5	1,44	0,76	66	2,2	6,3	7,0	1015,2
11.6	17,9	13,5	7,7	1,06	0,33	83	1,6	6,3	7,5	1006,8
21.6	26,4	-	13,5	2,85	1,38	61	14,3	2,7	6,9	1018,8
8.7	13,6	0,1	2,7	0,8	0,46	72	1,2	7,0	8,8	1014,9
13.7	18,2	9,1	7,3	2,27	0,94	68	4,9	6,0	13,9	1009,3
11.8	28,6	-	10,7	5,44	2,37	47	13,3	1,0	4,9	1016,7
22.9	13,0	-	4,6	1,21	0,65	73	5,2	3,3	7,7	1024,0

8.6. Abbildungen

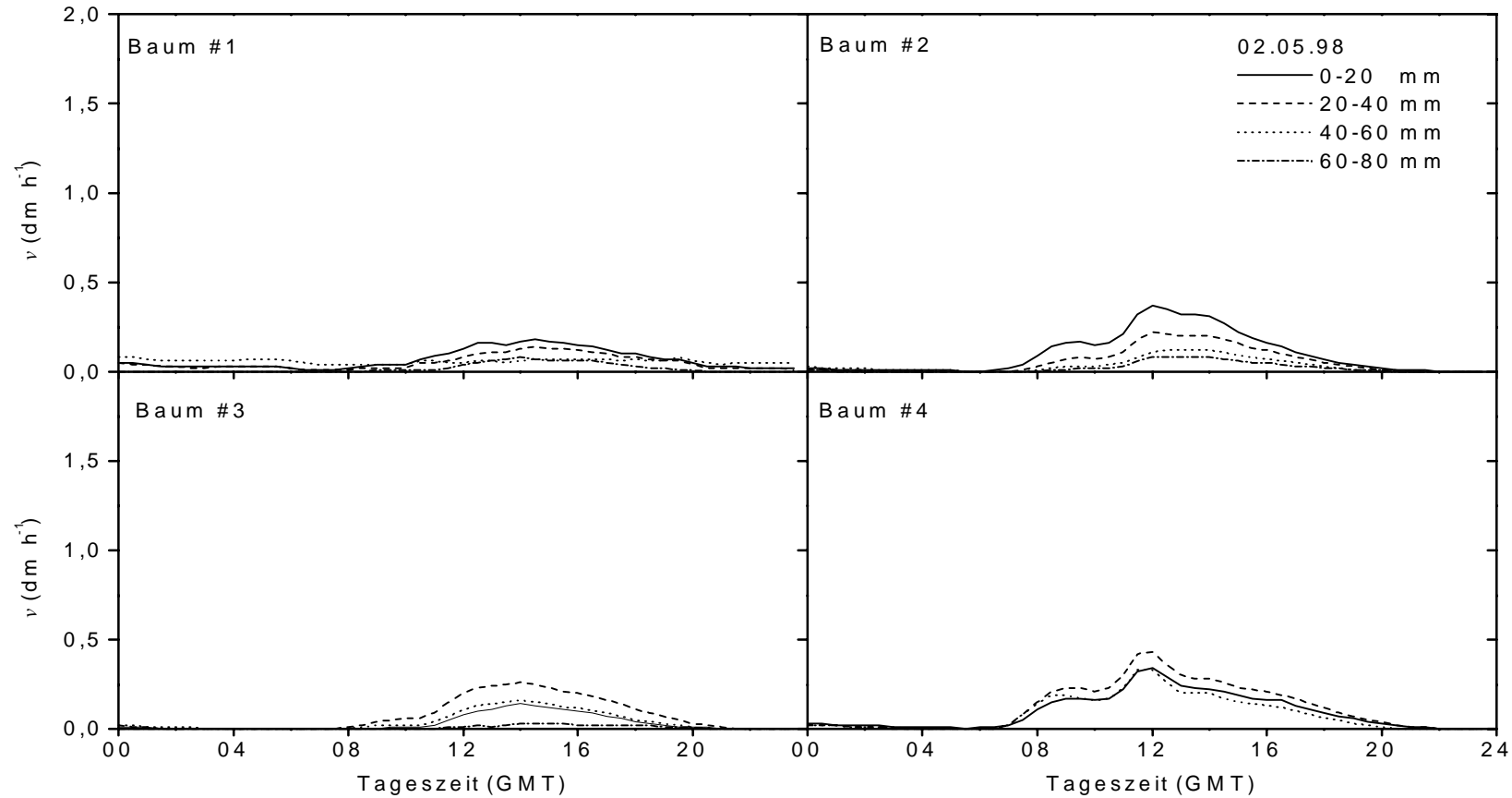


Abbildung 66. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der vier Buchen im Lehrwald am 2.05.98, einem kühlen und strahlungsarmen Tag. Im Vergleich zum 8. Juli ist es stark bewölkt. Die Luftfeuchtigkeit ist extrem hoch.

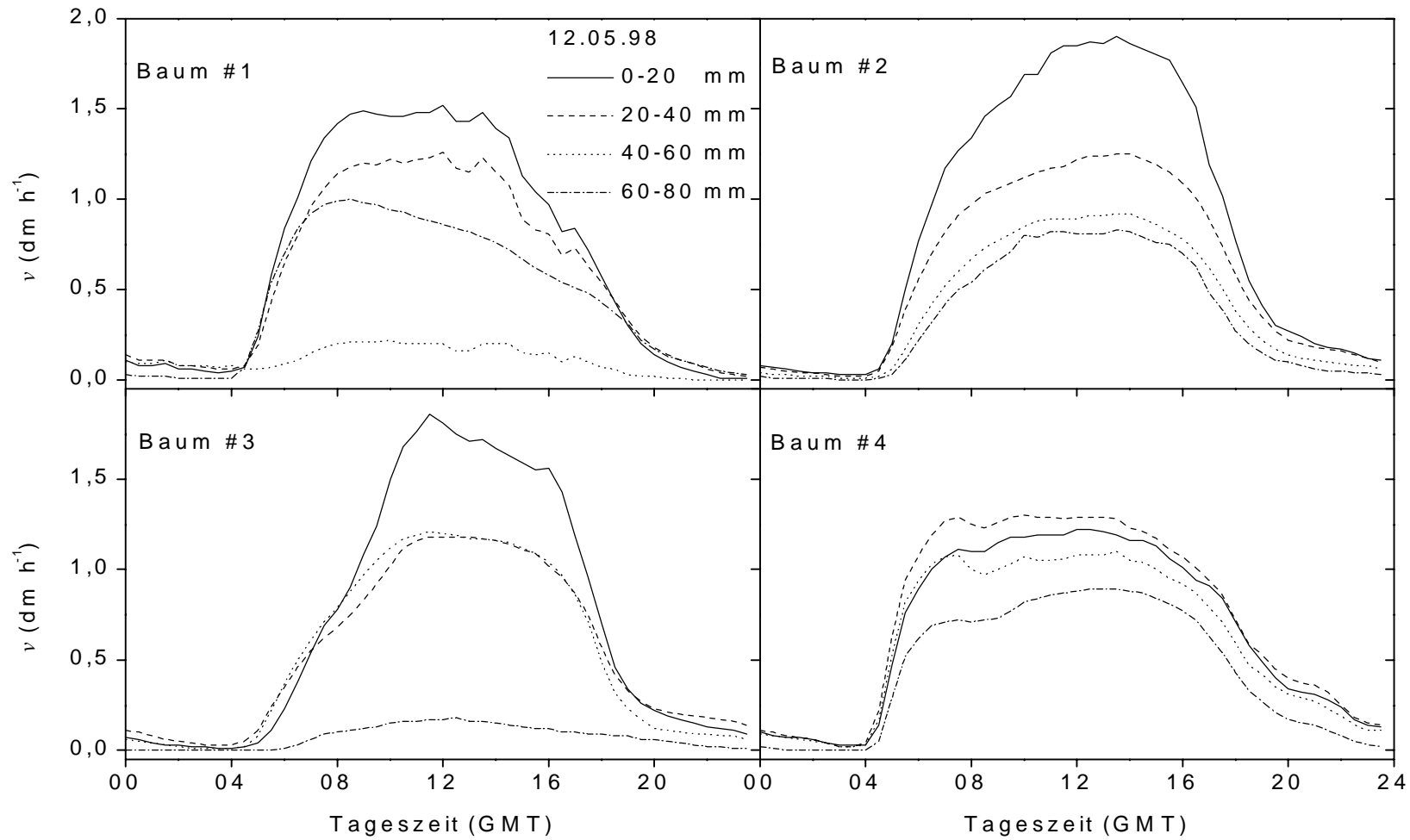


Abbildung 67. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der vier Buchen im Lehrwald am 12.05.98, einem warmen, trockenen und sonnigen Tag.

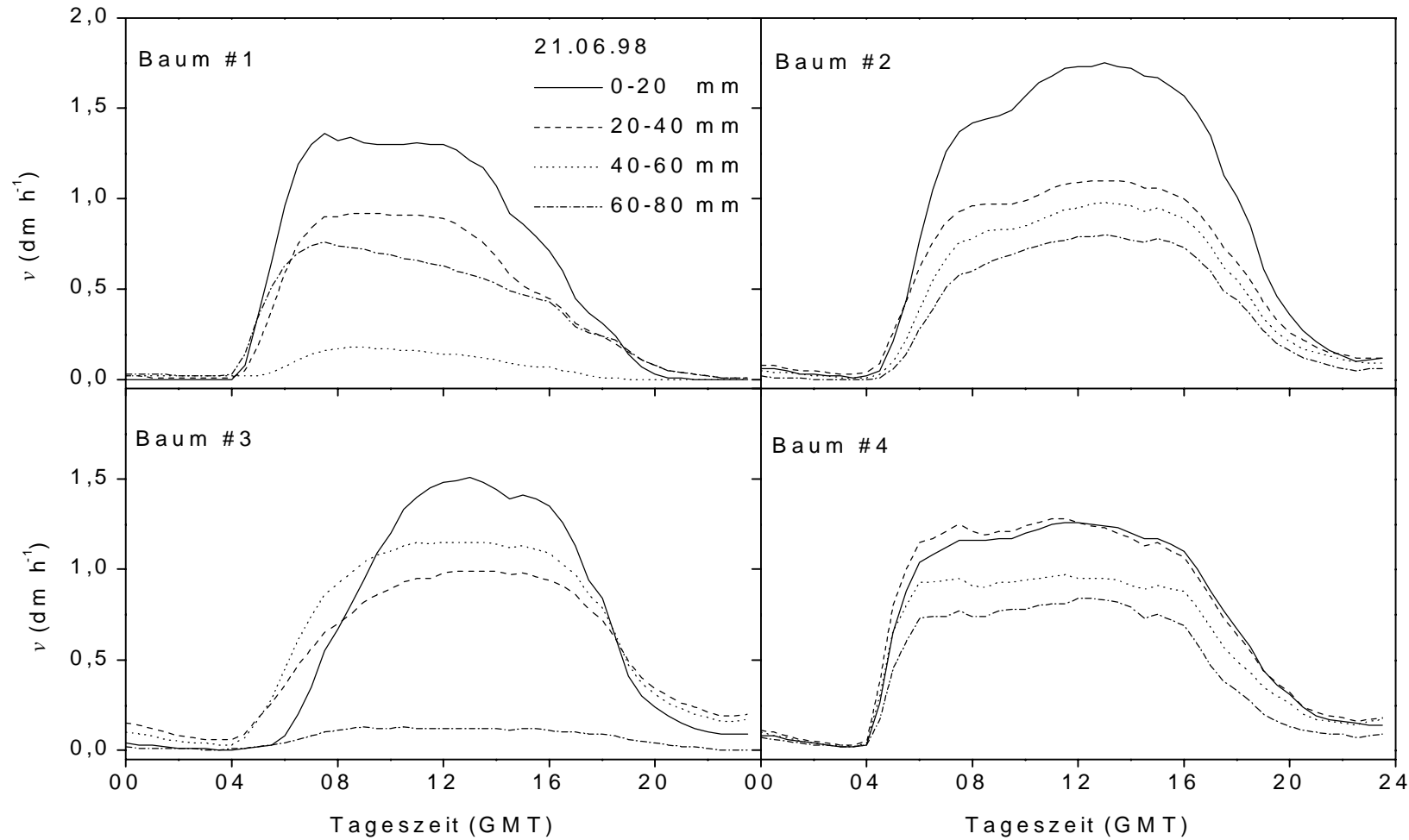


Abbildung 68. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der vier Buchen im Lehrwald am 21.06.98, einem warmen, trockenen und sonnigen Tag. Im Vergleich zum 12. Mai ist D etwas niedriger.

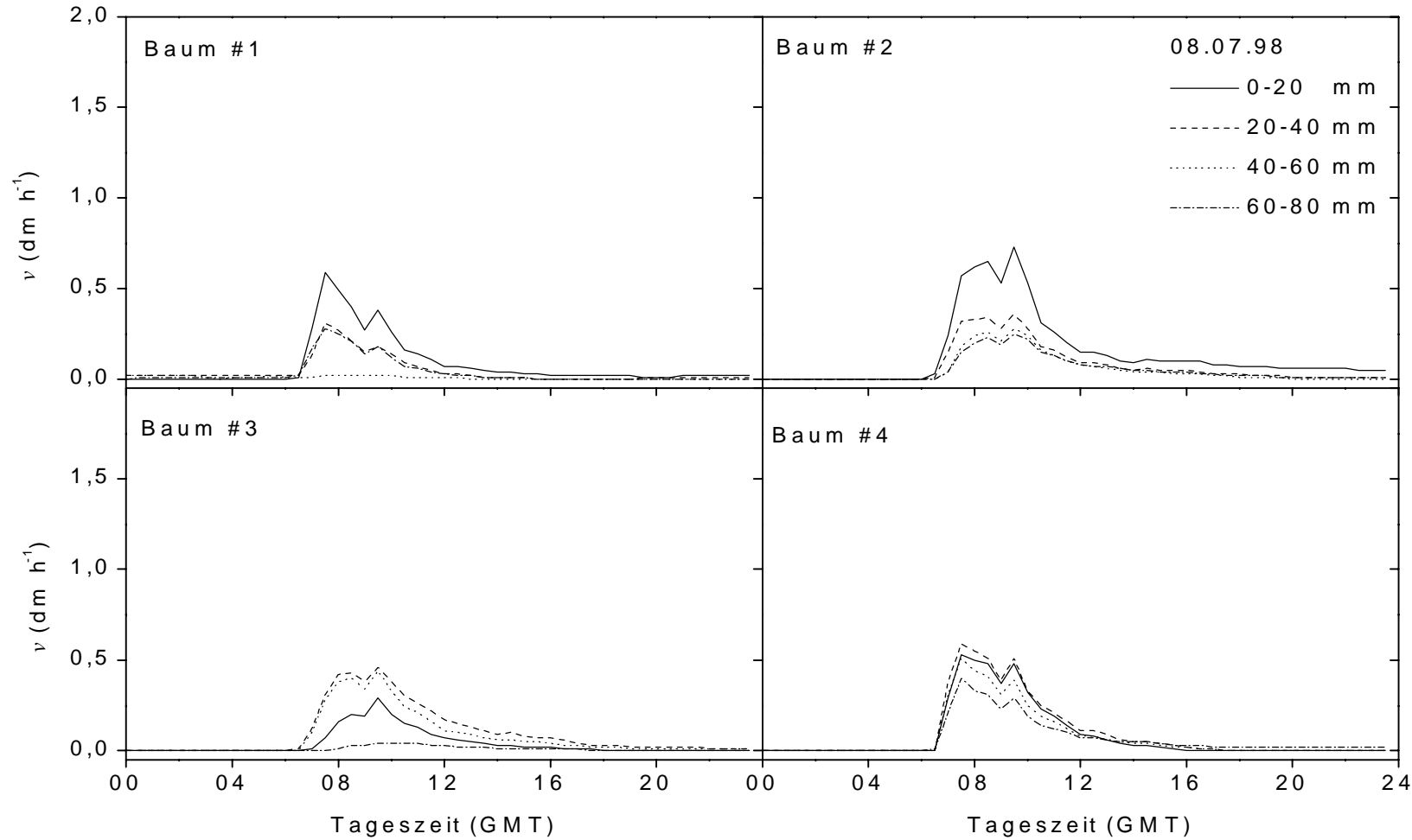


Abbildung 69. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der vier Buchen im Lehrwald am 8.07.98, einem kühlen, und strahlungsarmen Tag. Bewölkung und leichter Niederschlag mindern die Transpiration.

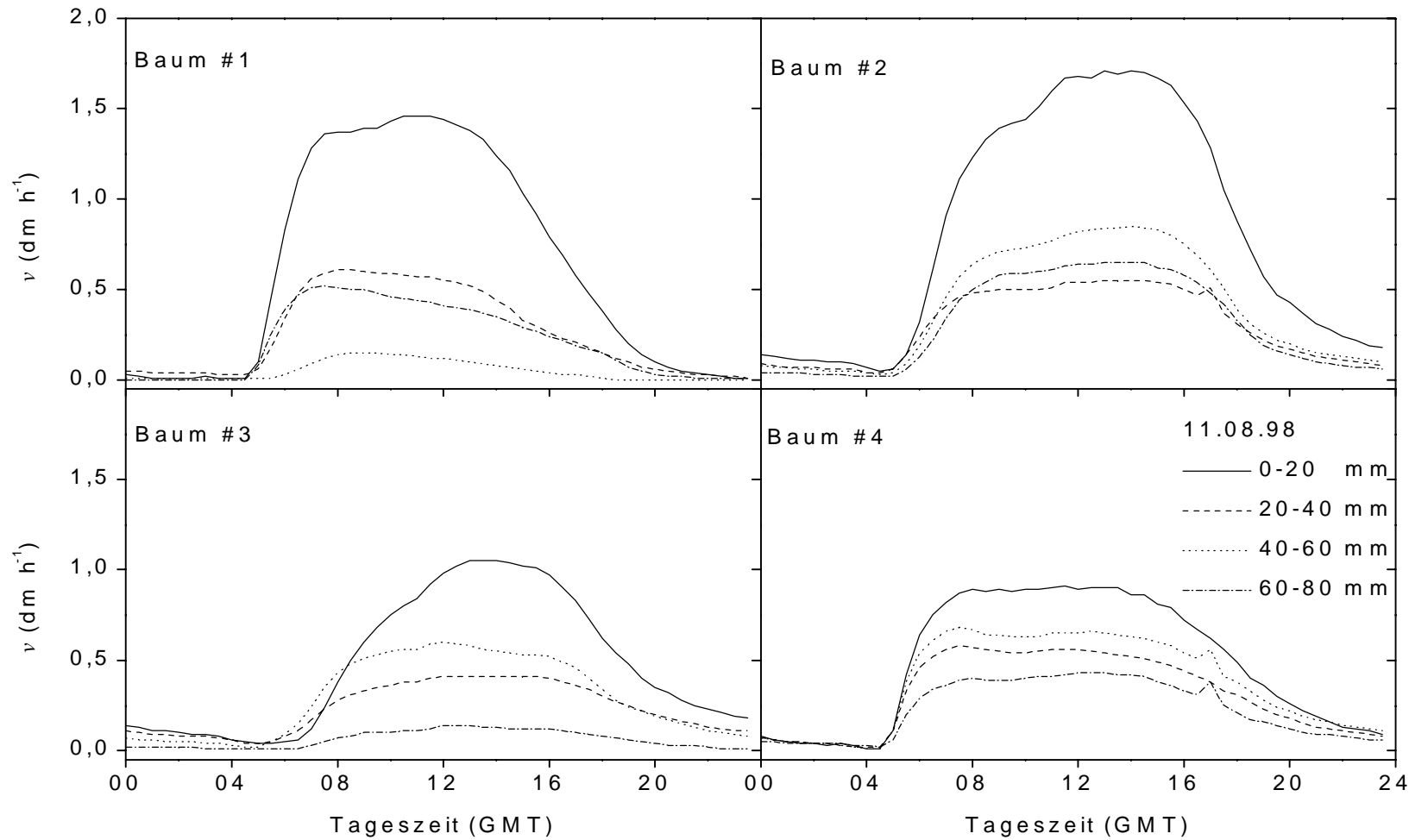


Abbildung 70. Tagesgang der Saftflußgeschwindigkeit der vier Buchen im Lehrwald am 11.08.98, einem heißen, trockenen und sonnigen Tag. D ist an diesem Tag extrem hoch.

