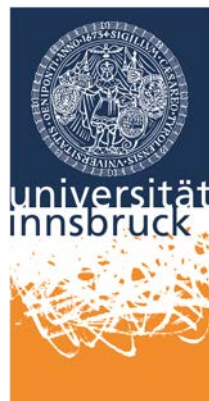


StartClim2011.C

Auswirkungen von Bodentrockenheit auf die Transpiration österreichischer Baumarten



Universität Innsbruck

Projektleitung

Assoz. Prof. Dr. Georg Wohlfahrt

Univ. Prof. Dr. Stefan Mayr

Projektmitarbeiter

MMag. Christoph Irschick

Sabrina Obwegeser

MSc. Petra Schattanek

Teresa Weber

Dorian Hammerl

Regina Penz

Diese Publikation sollte folgendermaßen zitiert werden:

Wohlfahrt, G., Mayr, S. (2012): Auswirkungen von Bodentrockenheit auf die Transpiration österreichischer Baumarten. Endbericht von StartClim2011.C in StartClim2011: Anpassung an den Klimawandel - Themenfeld Wald, Auftraggeber: BMLFUW, BMWF, ÖBF

Innsbruck, im September 2012

StartClim2011.C

Teilprojekt von StartClim2011

Projektleitung von StartClim2011:

Universität für Bodenkultur, Department für Wasser – Atmosphäre – Umwelt

Institut für Meteorologie, Peter Jordan-Straße 82, 1190 Wien

URL: <http://www.austroclim.at/startclim/>

StartClim2011 wurde aus Mitteln des BMLFUW, des BMWFund der ÖBf gefördert.

Inhaltsverzeichnis

Kurzfassung	5
C-1 Einleitung	6
C-2 Methodik	8
C-2.1 Meta-Analyse	8
C-2.2 Austrocknungsexperiment	10
<i>C-2.2.1 Material</i>	<i>10</i>
<i>C-2.2.2 Methoden</i>	<i>11</i>
C-3 Ergebnisse	14
C-3.1 Meta-Analyse	14
C-3.2 Austrocknungsexperiment	16
<i>C-3.2.1 Wasserpotential und Stomatäre Leitfähigkeit</i>	<i>16</i>
<i>C-3.2.2 Embolien</i>	<i>23</i>
<i>C-3.2.3 Blattwurf, Trockenstress-Schäden, Biomasse</i>	<i>24</i>
C-4 Diskussion und Schlussfolgerungen	27
Literaturverzeichnis	29
Abbildungs- und Tabellenverzeichnis	31

Kurzfassung

Durch Änderungen der Spaltöffnungsweite können Pflanzen die Transpiration während Phasen von Bodentrockenheit regulieren, um das Risiko von Austrocknung und damit einhergehenden Schäden an Pflanzengeweben zu vermeiden. Dieser Regulationsmechanismus beeinflusst über die Photosynthese den Zuwachs und damit den forstlichen Ertrag, das bodennahe Klima und den Wasserhaushalt von Ökosystemen und Landschaften. In StartClim2011.C wurde untersucht, wie sich verschiedene Baumarten Europas in ihrer Reaktion auf Bodentrockenheit unterscheiden. Dazu wurde einerseits eine Literatursuche der zu diesem Thema vorhandenen Publikationen, andererseits ein Austrocknungsexperiment mit eingetopften Jungbäumen durchgeführt. Die Literatursuche zeigte, dass trotz großer Anzahl von Veröffentlichungen zu diesem Thema, nur ein geringer Anteil der Publikationen (ca. 20%) auswertbare Daten enthält. Dem entsprechend gibt es nur für eine geringe Zahl von Baumarten und für eine noch geringere Anzahl von Pflanzenwasserhaushaltsparametern genügend Daten, um fundierte Aussagen zu den Reaktionen unterschiedlicher Baumarten auf Bodentrockenheit zu machen. Das Austrocknungsexperiment belegte, dass Nadelbäume vorsichtiger auf Bodentrockenheit reagieren als Laubbäume und bereits bei beginnendem Wasserstress die Spaltöffnungsweite regulieren. Dadurch erleiden sie unter anderem weniger Embolien als Laubbäume. Für eine umfassende Beurteilung des Transpirationsverhaltens der untersuchten Arten bedarf es jedoch noch weiterer Analysen, die auch Intensität und Dauer von Trockenphasen in Abhängigkeit vom Bodenvolumen, aus dem die Bäume über ihr Wurzelsystem Wasser beziehen können, sowie Untersuchungen an erwachsenen Bäumen an ihrem natürlichen Standort beinhalten.

Abstract

During periods of low soil water availability, plants are able to regulate transpiration through changes in stomatal conductance in order to prevent desiccation and related damage to plant tissues. This regulatory mechanism affects photosynthesis and thus growth and timber yield, the near-surface climatic conditions and the water balance of ecosystems and landscapes. Within the frame of StartClim2011.C it was investigated how different European tree species differ in their reaction to soil drying. To this end a literature search was conducted for publications on this topic and a soil drying experiment was realised with potted young trees. The literature search showed that, despite a large number of publications on this topic, only a small number of these (< 20%) contained data in a form that could be used. As a consequence, usable data were available only for a small number of tree species and an even smaller number of plant water parameters which precluded firm conclusions about the reactions of different tree species to soil water availability. The drought experiment showed that coniferous tree species reacted more cautiously to soil drying than deciduous tree species and down-regulated stomatal conductance already at the onset of water stress. As a consequence, coniferous tree species were less susceptible to embolism as compared to deciduous tree species. Future studies should include analysis on the intensity and duration of droughts in dependence on the soil volume from which tree roots are able to extract water, as well as studies on adult trees in their natural environment.

Einleitung

In der sog. „greater Alpine region“ zeigt die Analyse einer 200-jährigen Zeitreihe von Niederschlagsdaten (Brunetti et al., 2006), dass es in diesem Zeitraum zu einem Anstieg des Jahresniederschlags in der nördlichen- und einem signifikanten Rückgang in den südlichen Teilen der Europäischen Zentralalpen gekommen ist. In beiden Regionen ist eine Verschiebung der Niederschläge von Sommer und Herbst zu Winter und Frühling zu beobachten. Während regionale Klimaszenarien noch äußerst unsicher in Bezug auf die Größenordnung der zu erwartenden Änderungen sind (Smiatek et al., 2009), stimmt jedoch ein Großteil der Modelle darin überein, dass sich der Trend zu sommerlicher Trockenheit in der Zukunft fortsetzen und weiter nach Norden verschieben wird (Rotach et al., 1997; Smiatek et al., 2009). Hinzu kommt, dass etwaige erhöhte Niederschläge während des Winters durch die Temperaturzunahme vermehrt in flüssiger Form fallen und es daher auch zu Veränderungen in der Menge und dem Zeitpunkt der Verfügbarkeit von Schmelzwasser kommt.

Es kann also davon ausgegangen werden, dass es zukünftig in Österreich während der Vegetationsperiode (d.h. Periode, in der Bäume wachsen, sich fortpflanzen und insgesamt biologisch am aktivsten sind) zu häufigeren, länger andauernden und/oder intensiveren Phasen von Trockenheit kommen wird. Ein prominentes Beispiel dafür ist die kombinierte Hitze/Trockenheit im Sommer 2003, welche massive Auswirkungen auf Bäume und Wälder in großen Teilen Europas hatte (Ciais et al., 2005; Gartner et al., 2009; Granier et al., 2007).

Ob und wie Bäume und Pflanzen im Allgemeinen auf Bodentrockenheit reagieren, hängt - neben einer Reihe von standörtlichen Faktoren - von ihrem Wasserbilanztyp (Larcher, 2001) ab: Sogenannte hydrostabile Arten sind bezüglich ihrer Wasserbilanz auf Sicherheit bedacht und reagieren bereits auf geringfügige Reduktionen des Blattwasserpotentials (Verfügbarkeit des Wassers im Blatt) mit Schließen der Spaltöffnungen, um weiteren Wasserverlust zu vermeiden. Im Gegensatz dazu riskieren sog. hydrolabile Arten größere Wasserverluste bevor die Spaltöffnungsweite reduziert wird. Die Reaktion der Spaltöffnungen auf zunehmende Bodentrockenheit und damit die Regulation der Transpiration hat eine Reihe von Auswirkungen:

Erstens für die Bäume selbst, da durch die Schließung der Spaltöffnung Trockenschäden vermieden werden. In dieser Hinsicht ist die konservativere Strategie von hydrostabilen Wasserbilanztypen jenen von hydrolabilen überlegen. Andererseits ist die Kohlendioxidassimilation und in weiterer Folge das Wachstum bei verengten Spaltöffnungen eingeschränkt, was hydrolabilen Wasserbilanztypen, vor allem bei nicht allzu extremer Bodentrockenheit, Vorteile verschaffen kann (Brilli et al., 2011). Diese Aspekte sind für den forstlichen Ertrag von Relevanz. Es können sich dadurch über längere Sicht aber auch Verschiebungen der Artenzusammensetzung und Biodiversität ergeben.

Ein zweiter Aspekt betrifft die Energiebilanz von Wäldern und das bodennahe Klima. Zur Verdunstung von Wasser wird Energie benötigt und die Transpiration führt daher zu einer Kühlung (Larcher, 2001). Eine rasche Reduktion der Transpiration in Phasen von Trockenheit, welche häufig (in Form sog. Hitzewellen) mit erhöhten Temperaturen gekoppelt sind, führt daher zu einer positiven Rückkoppelung, d.h. hydrostabile Baumarten geben während kombinierten Phasen von Trockenheit und Hitze vermehrt Energie als fühlbare Wärme ab was zu einer zusätzlichen Erwärmung führt (Teuling et al., 2010). Daraus ergeben sich Implikationen für gesellschaftlich relevante Themen wie die erhöhte Mortalität während Hitzewellen.

Drittens beeinflusst das unterschiedliche stomatäre Regulationsverhalten von hydrostabilen und -labilen Baumarten die Wasserbilanz des Ökosystems Wald. Vereinfacht ausgedrückt wird Niederschlag entweder verdunstet oder speist den Abfluss (Wieser et

al., 2008). In Phasen geringer Niederschläge trägt das Offenhalten der Spaltöffnungen (d.h. hohe Transpirationsraten) durch hydrolabile Pflanzenarten daher zu einem Rückgang des Abflusses bei. Dadurch können Fernwirkungen für tiefer gelegene Regionen, deren Fließgewässer vom Abfluss aus Österreich bzw. den Alpen (Viviroli et al., 2007) gespeist werden, entstehen, was der Fragestellung eine weitere, geopolitische Dimension verleiht.

Während baumartenspezifische Unterschiede in der Reaktion auf Bodentrockenheit vor allem aus ertragswirtschaftlicher Sicht untersucht wurden (teilweise auch im Rahmen früherer StartClim Projekte), fehlt bisher eine Betrachtung der Auswirkungen auf die Wasserbilanz von Bäumen, welche es erlaubt über den reinen Ertragsaspekt hinaus die oben genannten gesellschaftlichen und geopolitischen Implikationen zu quantifizieren.

Das übergeordnete Ziel des beantragten Projektes ist es daher die Datenlage und – konsistenz zur Reaktion österreichischer Baumarten auf Bodentrockenheit zu verbessern und damit wichtige Entscheidungsgrundlagen, unter Berücksichtigung der oben genannten Aspekte, für forstliche Maßnahmen betreffend der Baumartenzusammensetzung zu liefern. Im Detail ist es das Ziel des Projektes, Unterschiede in der Reaktion verschiedener Baumarten auf Bodentrockenheit und die damit einhergehenden funktionellen und strukturellen Pflanzenmerkmale zu quantifizieren. Dabei wird die Hypothese getestet, dass es inter-spezifische Unterschiede in der Reaktion auf Bodentrockenheit gibt und dass diese sich auf funktionelle und strukturelle Pflanzenmerkmale zurückführen lassen.

Zur Erreichung dieser Zielsetzung wurden zwei Strategien verfolgt: Erstens wurde eine Meta-Analyse der relevanten wissenschaftlichen Literatur durchgeführt. Ziel dieser Strategie war es, die bestehende, umfangreiche Literatur zu dieser Thematik synthetisch auszuwerten. Der Nachteil dieses Ansatzes ist eine eingeschränkte Vergleichbarkeit der Daten auf Grund unterschiedlicher Untersuchungsmethoden, Versuchsbedingungen und anderer Faktoren, welche die Ergebnisse beeinflussen. Daher wurden in einem zweiten Ansatz im Rahmen eines sog. „common garden“-Experiments eine Reihe von in Österreich vorkommenden Baumarten und solchen von denen man annimmt, dass diese mittelfristig in Österreich häufiger auftreten bzw. einwandern werden, in einem Trockenexperiment unter gleichen Umweltbedingungen und mittels konsistenter Methodik auf ihr Spaltöffnungsverhalten während zunehmender Bodentrockenheit getestet.

Methodik

C-1.1 Meta-Analyse

Die Meta-Analyse beruht auf einer Literaturrecherche im „Web of Knowledge“ (www.webofknowledge.com). Dazu wurde basierend auf Baumartenlisten Mitteleuropas und des mediterranen Raums, sowie Expertenwissen eine Liste von 118 Baumarten (Tab. C-1) erstellt. Nach deren lateinischen Artnamen (verknüpft mit einem logischen OR) wurde in Kombination (wiederum verknüpft mit OR) mit folgenden Pflanzenwasserhaushaltsbegriffen gesucht: „water relations“, „hydraulic*“, „transpiration“, „evapotranspiration“, „leaf conductance“, „stomata* conductance“, „stomata* resistance“, „cuticular conductance“, „cuticular resistance“, „hydraulic conductivity“, „sap flow“. Für die gefundenen Publikationen wurden die entsprechenden Zitationen im RIS-Format (als elektronischer Anhang verfügbar) und die Artikel selbst im PDF-Format gespeichert.

Tab. C-1: Lateinische Namen der Baumarten, nach denen in der Literaturrecherche gesucht wurde.

Artname	Artname	Artname	Artname
Abies alba	Cornus mas	Pinus cembra	Quercus lusitanica
Abies borisii-regis	Corylus avellana	Pinus halepensis	Quercus macrolepis
Abies cephalonica	Crataegus laciniata	Pinus heldreichii	Quercus occidentalis
Abies concolor	Cupressus sempervirens	Pinus leucodermis	Quercus petraea
Abies nebrodensis	Erica arborea	Pinus nigra	Quercus pseudosuber
Abies nordmannia	Eucalyptus camaldulensis	Pinus peuce	Quercus pubescens
Abies pinsapo	Eucalyptus globulus	Pinus pinaster	Quercus pyrenaica
Acer campestre	Fagus sylvatica	Pinus pinea	Quercus robur
Acer cappadocicum	Fraxinus angustifolia	Pinus strobus	Quercus rubra
Acer monspessulanum	Fraxinus excelsior	Pinus sylvestris	Quercus suber
Acer platanoides	Fraxinus ornus	Pinus uncinata	Robinia pseudacacia
Acer pseudoplatanus	Ilex aquifolium	Platanus orientalis	Salix alba
Aesculus hippocastanum	Juglans regia	Populus alba	Salix caprea
Alnus alnobetula	Juniperus communis	Populus americana	Salix fragilis
Alnus cordata	Juniperus drupacea	Populus nigra	Salix purpurea
Alnus glutinosa	Juniperus macrocarpa	Populus tremula	Salix x rubens
Alnus incana	Juniperus oxycedrus	Prunus amygdalus	Sorbus aria
Arbutus unedo	Juniperus phoenicea	Prunus avium	Sorbus aucuparia
Betula pendula	Juniperus thurifera	Prunus lusitanica	Sorbus domestica
Betula pubescens	Laburnum anagyroides	Prunus mahaleb	Sorbus torminalis
Buxus sempervirens	Larix decidua	Prunus padus	Tamarix africana
Carpinus betulus	Laurus nobilis	Pseudotsuga menziesii	Tamarix gallica
Carpinus orientalis	Malus sylvestris	Pyrus pyraeaster	Taxus baccata
Castanea sativa	Morus alba	Pyrus spinosa	Tetraclinis articulata
Cedrus brevifolia	Morus nigra	Quercus aegilops	Tilia cordata
Cedrus atlantica	Olea europaea	Quercus cerris	Tilia platyphyllos
Celtis australis	Picea abies	Quercus coccifera	Tsuga canadensis
Ceratonia siliqua	Picea omorika	Quercus frainetto	Ulmus glabra
Cercis siliquastrum	Picea pungens	Quercus ilex	Ulmus laevis
	Pinus brutia		Ulmus minor

Im nächsten Schritt wurden die Publikationen gesichtet und darin enthaltene Werte von Schlüsselgrößen des Wasserhaushalts in eine ACCESS-Datenbank (als digitaler Anhang verfügbar) eingetragen. Folgende Variablen fanden Eingang in die Datenbank (Tab. C-2):

Tab. C-2: Variablen, die in die Datenbank aufgenommen wurden.

Eintrag	Bemerkung bzw. Einheiten	Anzahl
EinzeldatenID	Nummer des Datensatzes	358
Lateinischer Gattungsname		
Lateinischer Artname		
Studie	Nummer der Studie	212
Standort	Ortsname wo die Studie durchgeführt wurde	
Ebene	Blatt, Baum, Bestand oder ähnliches	
Alter	der untersuchten Baumarten	
Methodik	Bezeichnung der verwendeten Methodik	
Erhöhtes CO ₂	Ja oder Nein	
Allgemeine Informationen	Zusatzinformationen; beispielsweise ob Einheiten umgerechnet wurden	
Gemessene maximale stomatare Leitfähigkeit	mmol m ⁻² s ⁻¹	145
Geschätzte maximale stomatare Leitfähigkeit	mmol m ⁻² s ⁻²	7
Maximale stomatare Leitfähigkeit bis -1 MPa	mmol m ⁻² s ⁻³	21
Maximale stomatare Leitfähigkeit bis -2 MPa	mmol m ⁻² s ⁻⁴	25
Maximale stomatare Leitfähigkeit bis -5 MPa	mmol m ⁻² s ⁻⁵	21
Pre-dawn Wasserpotential feuchte Bedingungen	MPa	110
Mittagswasserpotential feuchte Bedingungen	MPa	83
Pre-dawn Wasserpotential trockene Bedingungen	MPa	119
Mittagswasserpotential trockene Bedingungen	MPa	105
Vormittag stomatare Leitfähigkeit bei feuchten Bedingungen	mmol m ⁻² s ⁻⁵	2
Nachmittag stomatare Leitfähigkeit bei feuchten Bedingungen	mmol m ⁻² s ⁻⁵	6
Vormittag stomatare Leitfähigkeit bei trockenen Bedingungen	mmol m ⁻² s ⁻⁵	2
Nachmittag stomatare Leitfähigkeit bei trockenen Bedingungen	mmol m ⁻² s ⁻⁵	15
Maximale stomatare Leitfähigkeit bei trockenen Bedingungen	mmol m ⁻² s ⁻⁵	12
Maximale stomatare Leitfähigkeit bei feuchten Bedingungen	mmol m ⁻² s ⁻⁵	11
Maximale Bestandstranspiration	mmol m ⁻² s ⁻⁵	4
Maximale Saftflussdichte	bezogen auf Gefäßfläche	11
Turgorverlustpunkt feucht	MPa	11
Osmotisches Potential bei vollem Turgor (trocken)	MPa	40
Osmotisches Potential bei 0 Turgor (trocken)	MPa	28
Predawn Wasserpotential ab dem stomatare Leitfähigkeit abnimmt	MPa	22
(Maximale) stomatare Leitfähigkeit bei Feldkapazität	mmol m ⁻² s ⁻⁵	0
(Maximale) stomatare Leitfähigkeit bei halber Feldkapazität	mmol m ⁻² s ⁻⁵	0
Psi50	MPa	41
Cuticuläre Leitfähigkeit	mmol m ⁻² s ⁻⁵	8
Maximale Blatttranspirationsrate	mmol m ⁻² s ⁻⁵	31
Maximale Blatttranspirationsrate bei trockene Bedingungen	mmol m ⁻² s ⁻⁵	40
Maximale Blatttranspirationsrate bei feuchte Bedingungen	mmol m ⁻² s ⁻⁵	37
Wasserpotential bei 0 Turgor	MPa	8
Wasserpotential bei vollem Turgor	MPa	3
Blattpotential ab dem Stomata völlig geschlossen sind	MPa	14
Maximale spezifische hydraulische Leitfähigkeit		27
Xylemwasserpotential ab dem stomatare Leitfähigkeit abnimmt		1
Maximale Transpirationsrate bis -1 MPa Xylemwasserpotential	mmol m ⁻² s ⁻⁵	3
Maximale Transpirationsrate bis -2 MPa Xylemwasserpotential	mmol m ⁻² s ⁻⁵	3
Maximale Transpirationsrate bis -5 MPa Xylemwasserpotential	mmol m ⁻² s ⁻⁵	2
Xylemwasserpotential ab dem Transpirationsrate abnimmt	MPa	3
Maximale spezifische Blattleitfähigkeit		31
Maximale Blattleitfähigkeit		9
Spezifische hydraulische Leitfähigkeit bei Trockenheit		3
Spezifische Blattleitfähigkeit bei Trockenheit		2
Blattleitfähigkeit bei Trockenheit		7
Cuticuläre Transpirationsrate	mmol m ⁻² s ⁻⁵	0
Osmotisches Potential bei 0 Turgor (feuchte Bedingungen)	MPa	38
Osmotisches Potential bei vollem Turgor (feuchte Bedingungen)	MPa	28
Turgorverlustpunkt trockene Bedingungen		0
Maximale Saftflussdichte	bezogen auf Blattfläche	3
Maximale Saftflussdichte	bezogen auf Bodenoberfläche	1
Bodenwasserpotential feuchte Bedingungen	MPa	7
Bodenwasserpotential trockene Bedingungen	MPa	7
Relativer Wassergehalt trockene Bedingungen	%	3
Relativer Wassergehalt feuchte Bedingungen	%	4

Zu jeder Studie wurden auch noch folgende Meta-Daten aufgenommen (Tab. C-3):

Tab. C-3: Meta-Daten, die in die Datenbank aufgenommen wurden.

Eintrag	Bemerkung bzw. Einheiten
StandortID	Nummer des Datensatzes
Standortname	
Land	
Region	
Länge	dezimal
Breite	dezimal
müNN	m
Jahresdurchschnittstemperatur	°C
Jahresniederschlag	mm
pH	
Bodentyp	
Feldkapazität	MPa oder %
maximale Saugspannung	MPa
maximaler Wassergehalt	%
minimale Saugspannung	MPa
minimaler Wassergehalt	%
Allgemeine Bodenbeschreibung	
Allgemeines	

Nachdem die Eingabe der Daten in die Datenbank abgeschlossen war, wurden diese statistisch ausgewertet (SPSS Version 19). Dabei wurden (pro Art) Mittelwerte und Standardabweichungen berechnet und verschiedenen Clusteranalysen durchgeführt.

C-1.2 Austrocknungsexperiment

C-1.2.1 Material

Das Austrocknungsexperiment wurde an folgenden Arten durchgeführt:

Nadelbäume:	<i>Abies alba</i> (Weißtanne)	5-jährig, Größe 40/60
	<i>Larix decidua</i> (Lärche)	3-4-jährig, Größe 60/80
	<i>Picea abies</i> (Fichte)	5-jährig, Größe 40/60
	<i>Pinus cembra</i> (Zirbe)	5-jährig, Größe 40/60
	<i>Pinus sylvestris</i> (Weißkiefer)	3-jährig, Größe 20/40
	<i>Pinus uncinata</i> (Spirke)	6-jährig, Größe 40/60
Laubbäume:	<i>Acer pseudoplatanus</i> (Bergahorn)	3-jährig, Größe 80/100
	<i>Castanea sativa</i> (Edelkastanie)	2-jährig, Größe 60/80

<i>Fagus sylvatica</i> (Rotbuche)	3-jährig, Größe 60/80
<i>Fraxinus excelsior</i> (Esche)	3-jährig, Größe 40/60
<i>Quercus robur</i> (Stieleiche)	4-jährig, Größe 80/100
<i>Quercus rubra</i> (Roteiche)	3-jährig, Größe 80/100

Im folgenden Text werden zur Vereinfachung die Bezeichnungen Tanne, Föhre, Kastanie und Buche verwendet.

Es handelte sich um getopfte Pflanzen (Tb13 Container), die von den Landesforstgärten Tirol zur Verfügung gestellt wurden. Die Pflanzen wurden im Mai 2012 im Forstgarten Bad Häring ausgewählt und im Juni in den Botanischen Garten, Innsbruck überstellt. Dort wurden die Pflanzen auf einem mit Wurzelfolie abgedeckten Schotterbeet aufgestellt und - nach Installation diverser Messsysteme (siehe unten) - ein Folientunnel über den Pflanzen errichtet.

Es wurden je 30 Pflanzen pro Art für folgende Messungen verwendet:

Kontinuierliche Messungen	3 Stück
Periodische Messungen (Trockenheits-gestresst und Kontrolle), Leitfähigkeitsverlust (Höhepunkt Trockenperiode und nach Wiederbewässerung)	18 Stück
Leitfähigkeitsverlust vor Trockenperiode	4 Stück
Verwundbarkeitskurven	5 Stück

C-1.2.2 Methoden

Nach Installation des Folientunnels wurden die Pflanzen der Kontrollgruppe täglich gegossen, während die restlichen Pflanzen bis zum Erreichen eines Wasserpotentials von ca. -50 bar ausgetrocknet wurden. Anschließend wurden auch diese Pflanzen wieder regelmäßig bewässert. Während der Austrocknungs- und Erholungsphase wurden die folgenden Messungen durchgeführt:

Kontinuierliche Messungen

Es wurden Systeme für kontinuierliche Messungen im Bereich des Folientunnels vor Start des Experimentes installiert. Eine **Klimastation** (CR10X datalogger Campbell, England) lieferte Messungen über Lufttemperatur und -feuchte (RFT-2, UMS, München, Deutschland), Windgeschwindigkeit (Windsonic, Gill, England) sowie fotosynthetisch aktive Strahlung (BF3H, Delta-T, England) im Folientunnel. Weiters wurden in die Töpfe ausgewählter Pflanzen Bodensaugspannungs-Sensoren (Gypsum blocks, Delmhorst, USA) sowie Temperatursensoren (TCAV, Campbell, England) installiert.

An je einer Pflanze der Kontrollgruppe und der für die Austrocknung vorgesehenen Gruppe von zwei Koniferen (Lärche, Föhre) und drei Laubholzarten (Esche, Buche, Ahorn) wurden **Saftflusssensoren** (Sap flow measurement system mit baby sensors, EMS, Tschechien) montiert. Dazu wurden Bohrungen im Bereich der Stammbasis gesetzt, die Sensoren eingesetzt und mittels Temperaturschild ummantelt. Diese Folie wurde mit Isolierband befestigt und oben zusätzlich mit Baumwachs abgedichtet.

Periodische Messungen

In wöchentlichen Intervallen wurde das **Wasserpotential** vor Sonnenaufgang (predawn-Potential) und zu Mittag gemessen. Dazu wurden einzelne Blätter (bei Laubbäumen), Nadelbüschel (bei *Pinus*-Arten) oder Endtriebe (bei den restlichen Koniferen) mit einer Rasierklinge abgetrennt und in die Scholander-Apparatur (Pressure Chamber Model 1000, PMS Instruments, USA) eingedichtet. Bei dieser Methode wird die Pflanzenprobe in einer Druckkammer unter steigenden Druck gesetzt, während mit einer Lupe die, aus der Kammer ragende Schnittstelle beobachtet wird. Durch den Druck in der Kammer wird der (aufgrund der Saugspannung in die Pflanzenprobe gezogene) Wasserfaden wieder zur Schnittstelle gedrückt. Bei Erscheinen der Wasserfront entspricht der angelegte Außendruck exakt dem Wasserpotential der Probe. Das Wasserpotential ist ein Maß für den Trockenstress, dem eine Pflanze ausgesetzt ist.

Ebenfalls wöchentlich wurde die (maximale) **stomatäre Leitfähigkeit** der Blätter bzw. Nadeln zu Mittag gemessen. Dazu wurde ein Porometer der Firma Decagon, USA (Leaf Porometer SC-1) verwendet. Bei diesem steady state Porometer wird eine offene Kammer an die Probe angeklemt und der sich aufbauende Wasserdampfgradient in zwei definierten Abständen von der Probe innerhalb der Kammer gemessen. Aus den Luftfeuchtwerten und Temperaturen wird der Diffusionswiderstand bzw. die Leitfähigkeit des Blattes ermittelt. Diese ist maximal, wenn die Stomata geöffnet sind - deshalb wurden die Messungen jeweils zu Mittag von Schönwettertagen durchgeführt.

Dreimal pro Woche wurde an ausgewählten Pflanzen jeder Art (Kontrollgruppe und für Austrocknung vorgesehene Gruppe) zudem der volumetrische **Bodenwassergehalt** bestimmt (WET-1, Eijkelkamp Agrisearch Equipment BV Giesbeek, The Netherlands) sowie die Töpfe inkl. Pflanze zur Bestimmung der **Evapotranspiration** gewogen.

Zu Beginn des Experiments, am Höhepunkt der Austrocknung und am Ende des Experiments wurde der **Leitfähigkeitsverlust** im Stamm von je drei Pflanzen jeder Art bestimmt. Dazu wurden die Pflanzen unter Wasser abgeschnitten und aus dem Stamm Proben mit einer Länge von 2 bis ca. 15 cm (in Abhängigkeit von der hydraulischen Leitfähigkeit) präpariert. Die Proben wurden entrindet und in ein System zur Messung der hydraulischen Leitfähigkeit (Xyl'Em, Bronkhorst, Frankreich) eingedichtet, die anfängliche hydraulische Leitfähigkeit bestimmt, und anschließend mit moderatem Überdruck (<1 bar) für ca. 10-15 min gespült. Nach dem Spülvorgang erfolgte eine weitere Messung der Leitfähigkeit. Spülung und anschließende Messung der Leitfähigkeit wurde so lange wiederholt, bis kein weiterer Anstieg in der Leitfähigkeit erkennbar war. Aus der anfänglichen- und maximalen Leitfähigkeit wurde der Leitfähigkeitsverlust errechnet, dieser ist ein Maß für die im Leitsystem vorhandenen Embolien (Sperry et al., 1988).

Weitere Messungen

Für alle Arten wurden an 3-5 Pflanzen "**Verwundbarkeitskurven**" mit der Cavitron-Technik (Beikircher et al., 2010; Cochard, 2002) erstellt. Dazu wurden die Stämme von Pflanzen (Kontrollgruppe, nicht Trockenheits-gestresst) unter Wasser abgeschnitten und auf eine Länge von 30 cm (unter Wasser) zurück geschnitten. Die Proben wurden anschließend an den Enden entrindet und in einem speziellen Zentrifugenrotor in zwei Photometerküvetten eingedichtet. Diese Küvetten können während der Rotation befüllt werden und gewährleisten durch unterschiedliche Flüssigkeitsniveaus (verursacht durch seitliche Bohrung mit unterschiedlichem Abstand zur Drehachse) einen Fluss durch die Probe. Der Fluss kann durch die Veränderung des Meniskus in den Küvetten mittels einer Kamera verfolgt und gemessen werden. Unter Berücksichtigung von Probenlänge und -durchmesser und der Druckdifferenz (abhängig von der Rotationsgeschwindigkeit) kann daraus die hydraulische Leitfähigkeit der Probe errechnet werden. Diese ist bei steigenden Drehzahlen anfänglich konstant, nimmt bei Erreichen kritischer Wasserpotentiale durch die Bildung von Embolien jedoch ab. Die Schwellenwerte für die Entste-

hung von Embolien sind wichtige artspezifische Kennwerte für die "hydraulische Sicherheit" von Arten (Pammenter and Van der Willigen, 1998). Das Wasserpotential bei einem Leitfähigkeitsverlust von 50% gilt als wichtigster Kennwert zum Vergleich von Arten.

Nach Abschluss des Austrocknungsexperimentes wurden je drei Pflanzen der Kontrollgruppe und Trockenheits-gestressten bzw. wiederbewässerten Gruppe jeder Art geerntet. Die **Biomasse** wurde getrennt (lebende und tote Blätter, Achsen, Wurzel) und deren Trockengewicht bestimmt.

Ergebnisse

C-1.3 Meta-Analyse

Die Literatursuche nach den 118 Baumarten in Kombination mit den gesuchten Wasserhaushaltsbegriffen ergab >1800 Treffer, d.h. Publikationen in denen zumindest ein Begriff für mindestens eine Baumart vorkam. Dies reduzierte sich nach Durchsicht aller Publikationen auf 212 Publikationen mit auswertbaren Ergebnissen, d.h. für die gesuchten Begriffe konnten tatsächlich die entsprechenden Werte extrahiert werden. In sehr vielen Fällen wurden die gesuchten Parameter zwar gemessen, aber in einer Art und Weise präsentiert (beispielsweise in Form statistischer Analysen) die es verunmöglichte, diese Parameter zu extrahieren. Daraus ergaben sich 358 Einträge in die Datenbank, d.h. es gab durchaus eine Reihe von Publikationen in denen mehr als eine Baumart untersucht wurde.

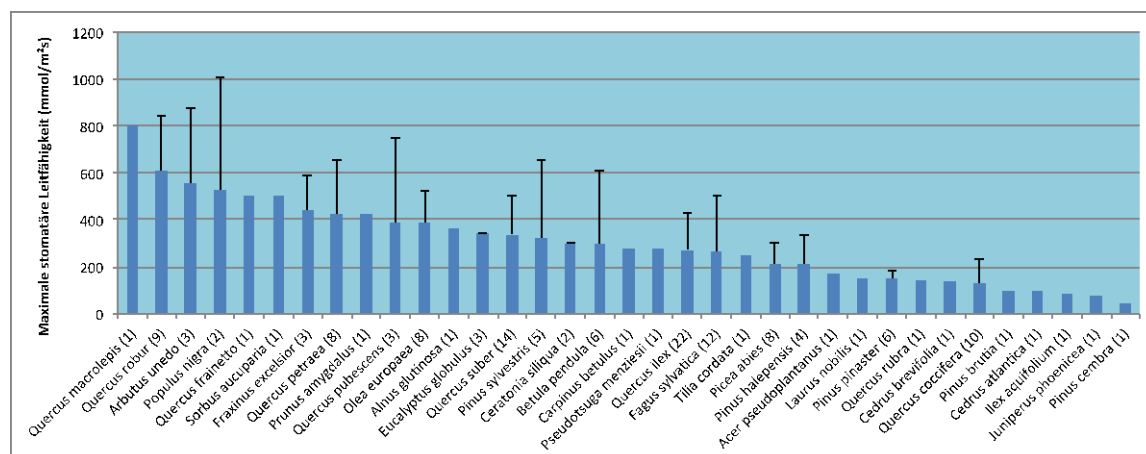


Abb. C-1: Aus der Datenbank extrahierte, maximale stomatare Blattleitfähigkeiten. Wo möglich wurden pro Art Mittelwert und Standardabweichung berechnet - die Zahlen in Klammern nach dem Artnamen geben die entsprechende Stichprobengröße an.

Von den 120 gesuchten Baumarten beinhaltet die Datenbank Einträge für 58 Baumarten. Die meisten Einträge ergaben sich für die Gattung *Quercus* (Eichen), wobei allein die Stecheiche (*Quercus ilex*) auf 46 Einträge kam. Gefolgt wurde diese von Buche (*Fagus sylvatica*). Die restlichen Baumarten hatten weniger als 20 Einträge, und 20 Arten kamen auf nur einen Eintrag.

Die maximale stomatare Leitfähigkeit war der Parameter mit den meisten (145) Einträgen (Abb. C-1), gefolgt von predawn und Mittagswasserpotentialen (83-119 Einträge). Für sieben Parameter gab es zwischen 30-50 Einträge, für 13 Parameter zwischen 10-29 Einträgen und für 27 Parameter gab es weniger als 10 Einträge (Tab. C-2).

Als problematisch erwiesen sich Analysen mit Schnittmengen von Parametern, d.h. die Anzahl an Studien bei denen mehrere Parameter gemessen wurden. So reduziert sich die Anzahl von Einträgen in der Datenbank in denen die maximale stomatare Leitfähigkeit und predawn oder Mittagswasserpotentialen gemessen wurden auf 35-42 Einträge. Diese Limitierung reduzierte die Aussagekraft der in der Folge durchgeführten Analysen drastisch.

Zur Identifizierung von Gemeinsamkeiten bzw. Unterschieden zwischen Baumarten in der Reaktion auf Trockenheit wurde eine hierarchische Clusteranalyse mit den Variablen maximale stomatäre Leitfähigkeit und Mittagswasserpotential durchgeführt (Abb. C-2 und C-3). Während einige Baumarten den gleichen Gruppen (Clustern) zugeordnet wurden (beispielsweise *Pinus pinaster* (See-Kiefer) in Cluster #3), so ist offensichtlich dass über die Artidentität hinaus andere Faktoren die Zuordnung beeinflussten. So wurde *Olea europea* (Olive) sowohl in Cluster #1 und #5 zugeordnet, d.h. in Gruppen die laut Clusteranalyse als am unähnlichsten angesehen werden müssen.

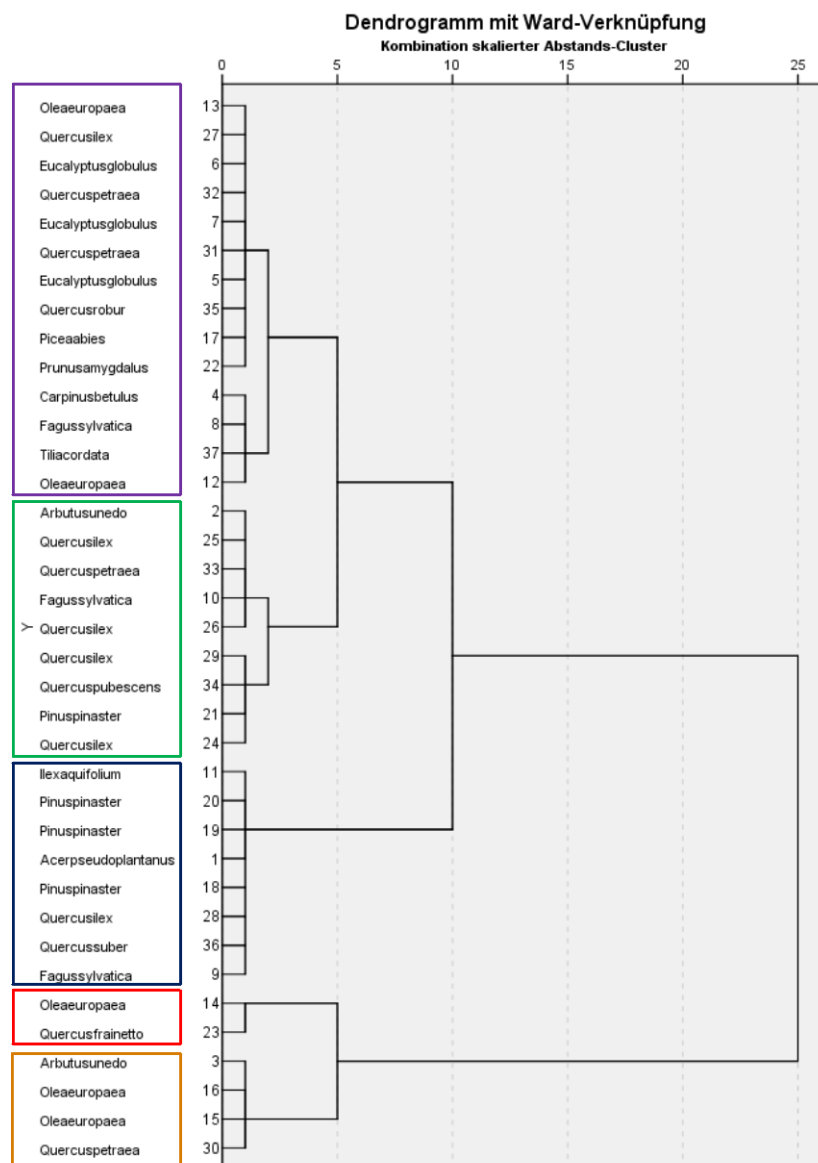


Abb. C-2: Ergebnisse der Clusteranalyse mit maximaler stomatärer Blattleitfähigkeit und Mittagswasserpotential als untersuchte Variablen. Die Zuordnung der Arten zu den fünf Clustern ist farblich hervorgehoben.

Dies wird dahingehend interpretiert, dass Faktoren wie Alter der untersuchten Individuen, klimatische und Standortsbedingungen, Untersuchungsmethoden, usw. das artspezifische Verhalten überlagern und es so zu keiner klaren Zuordnung nach Baumarten kommt.

Trotz dieses ernüchternden Ergebnisses wurde in weiterer Folge versucht, artspezifische Unterschiede in der Antwort auf Trockenheit aus der Datenbank zu extrahieren. Dazu wurden Daten von 10 Baumarten genutzt deren stomatäre Leitfähigkeit bei unterschiedlichen Wasserpotentialen (von ungestresst bis stark trockengestresst) untersucht (Abb. C-4). Wie zu erwarten zeigte sich, dass die stomatäre Leitfähigkeit mit zunehmend negativerem Blattwasserpotential (d.h. zunehmendem Wasserstress) abnahm (da es sich beim Blattwasserpotential um einen Unterdruck handelt wird dieser in negativen Druckeinheiten angegeben). Während die geringe Anzahl an untersuchten Pflanzenarten und die geringe Stichprobenanzahl pro Art keine weiterreichenden Schlussfolgerungen zulassen, ist es im Zusammenhang mit dem weiter unten beschriebenen Austrocknungsexperiment bemerkenswert dass die einzige untersuchte Nadelbaumart (*Pinus pinaster*, See-Kiefer) die bei weitem vorsichtigste Strategie zeigt und bereits bei leichtem/mittleren Wasserstress die stomatäre Leitfähigkeit drastisch reduzierte.

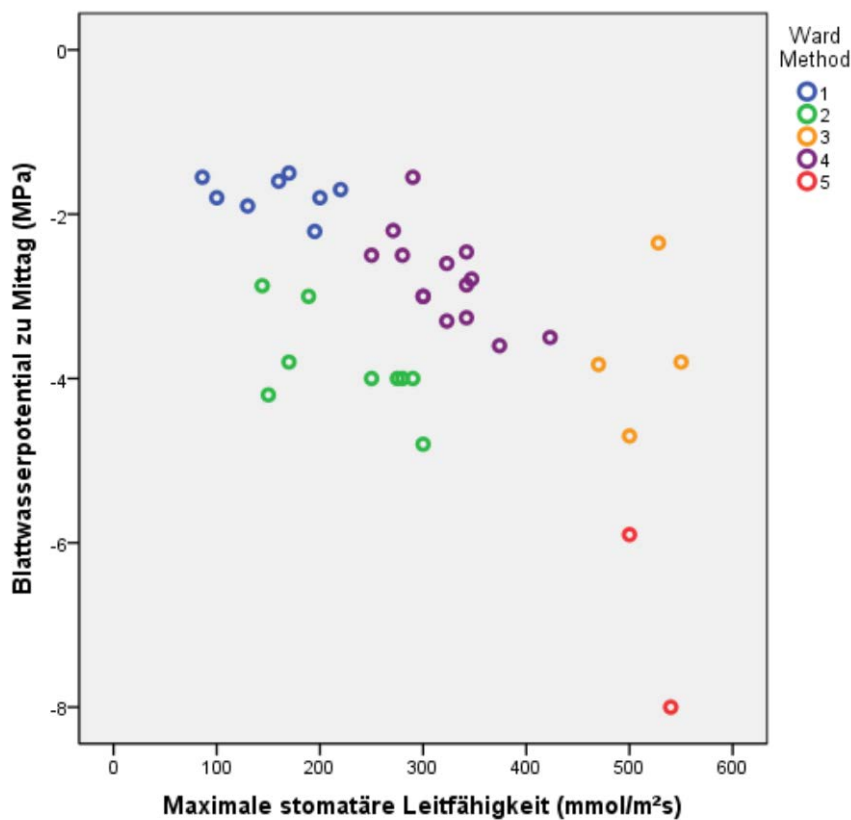


Abb. C-3: Beziehung zwischen maximaler stomatärer Blattleitfähigkeit und Mittagsblattwasserpotential. Die Zuordnung der Arten zu den fünf Clustern ist farblich hervorgehoben.

C-1.4 Austrocknungsexperiment

C-1.4.1 Wasserpotential und Stomatäre Leitfähigkeit

Bei den Pflanzen der Kontrollgruppen wurden während des gesamten Experiments predawn-Potentiale nahe 0 bar gemessen, während die Mittagspotentiale - in Abhängigkeit von der Transpirationsrate und den hydraulischen Widerständen im Leitsystem - unterschiedlich stark abfielen. In Abbildung C-5 ist dies am Beispiel von Spirke und Tanne ersichtlich.

Durch die relativ hohen Temperaturen im Folientunnel und die geringe Topfgröße kam es bei den meisten Arten zu einer relativ raschen Absenkung des Wasserpotentials bei Austrocknung. Die Unterschiede zwischen predawn und Mittagspotential verringerten sich aufgrund fehlender Transpiration (siehe unten). Bei manchen Arten erfolgte nach einer anfänglichen, deutlichen Absenkung des Potentials ein nur mehr moderater Abfall in den folgenden Tagen (siehe z.B. Spirke in Abbildung C-5). Bei anderen Arten sank das Potential binnen weniger Tage so stark ab, dass eine Messung mit der Scholander Apparatur nicht mehr möglich war (siehe z.B. Tanne in Abbildung C-5).

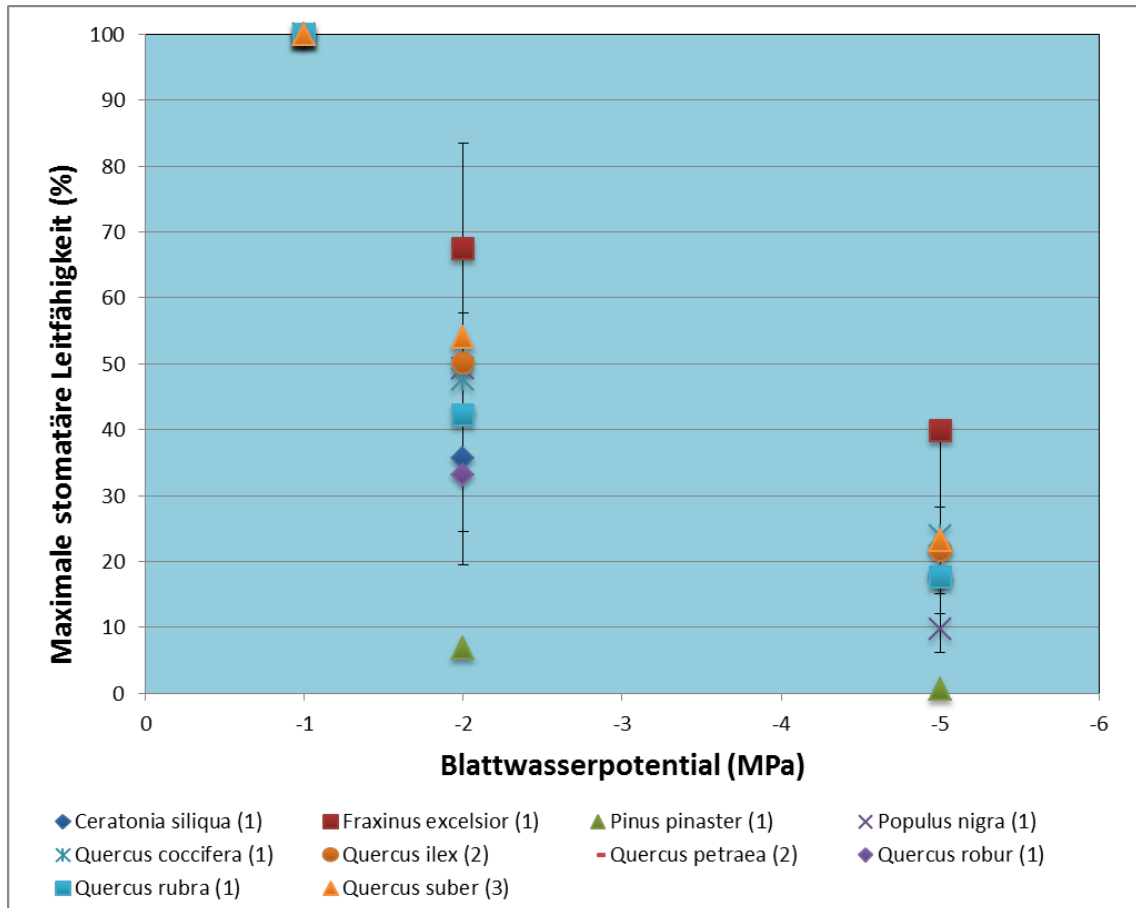


Abb. C-4: Stomatäre Blattleitfähigkeit als Funktion des Blattwasserpotentials (Trockenstress steigt an je negativer Blattwasserpotential). Wo möglich wurden pro Art Mittelwert und Standardabweichung berechnet - die Zahlen in Klammern nach dem Artnamen geben die entsprechende Stichprobengröße an.

Die artspezifischen Unterschiede im Verlauf des Wasserpotentials lassen sich im Wesentlichen durch Unterschiede in der stomatären Leitfähigkeit erklären: eine hohe maximale stomatäre Leitfähigkeit und Spaltenschluss bei tiefen Wasserpotentialen führen zu einer schnellen Absenkung der Potentiale. Ist die Leitfähigkeit gering und werden die Spalten rasch geschlossen, kann das Potential in moderaten Bereichen gehalten werden. Wesentlichen Einfluss haben aber auch die Blattfläche und - sobald die Stomata geschlossen werden - der cuticuläre Widerstand.

Abbildung C-6 zeigt, dass die Spirke sehr rasch mit Spaltenschluss auf den einsetzenden Trockenstress reagiert, während die Tanne noch über längere Zeit messbare stomatäre Leitfähigkeiten zeigt. Dies ist die Ursache für deren dramatischen Abfall im Wasserpotential (Abb. C-5). Bei den Kontrollpflanzen ergab sich über den Beobachtungszeitraum kein signifikanter Unterschied in der mittleren stomatären Leitfähigkeit, auffallend sind jedoch die großen Standardabweichungen innerhalb der Messtermine. Dies spiegelt die Variation in der Transpiration zwischen verschiedenen Blättern aber auch inner-

halb von Blättern wieder, die etwa durch unterschiedliche Lichtexposition oder Reaktion auf blattinterne Ungleichgewichte im Wasserpotential verursacht werden.

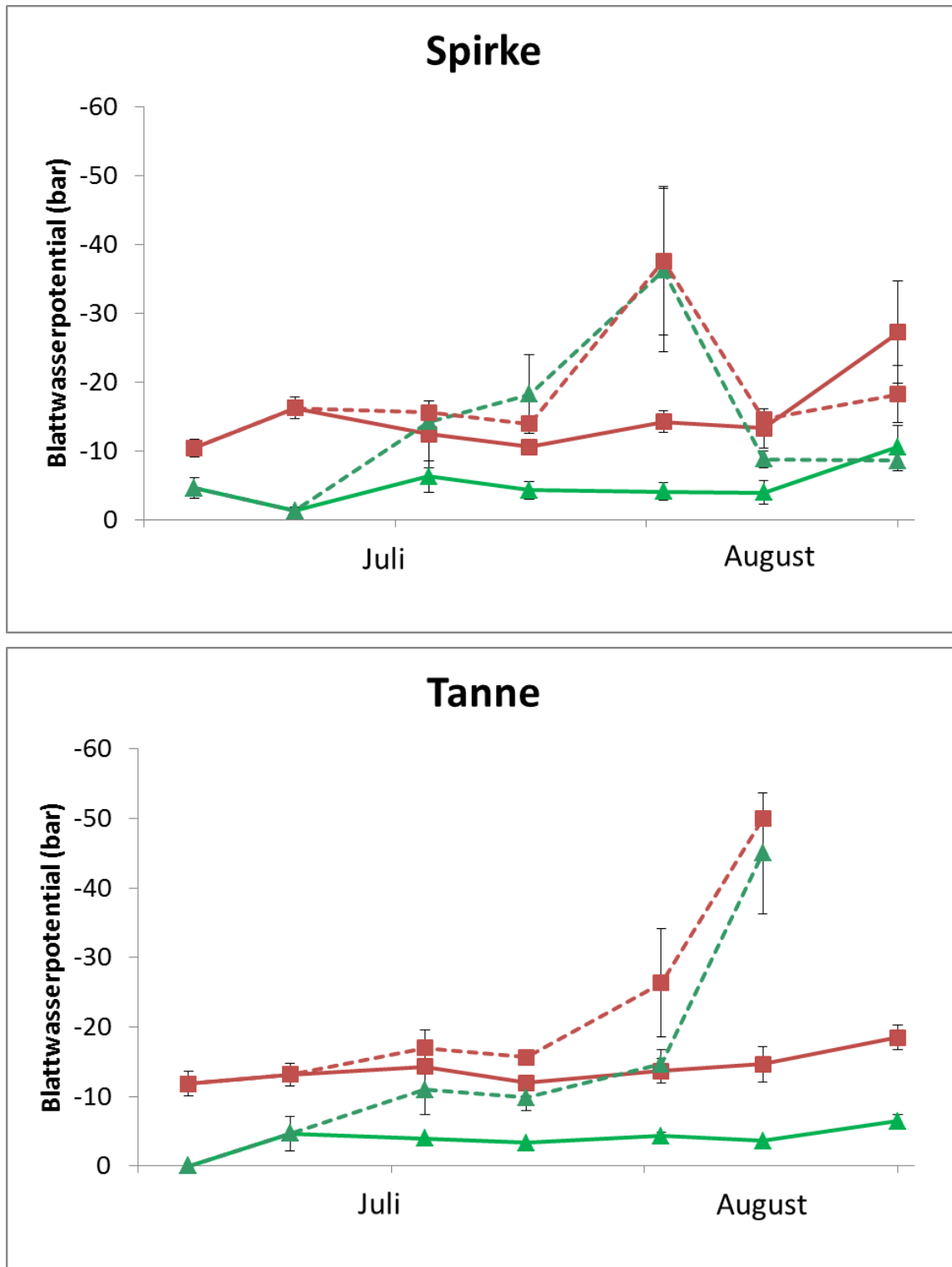


Abb. C-5: Blattwasserpotentiale während des Austrocknungs-Experiments bei Spirke (oben) und Tanne (unten). Die Messungen wurden vor Sonnenaufgang (grün) und zu Mittag (rot) an Kontrollpflanzen (durchgezogene Linie) und Trockenheitsgestressten Pflanzen (strichliert) durchgeführt. Die Trockenperiode dauerte vom 3.7.-30.7.2012 (Spirke) und vom 3.7.-6.8.2012 (Tanne). Mittelwerte \pm Standardabweichung.

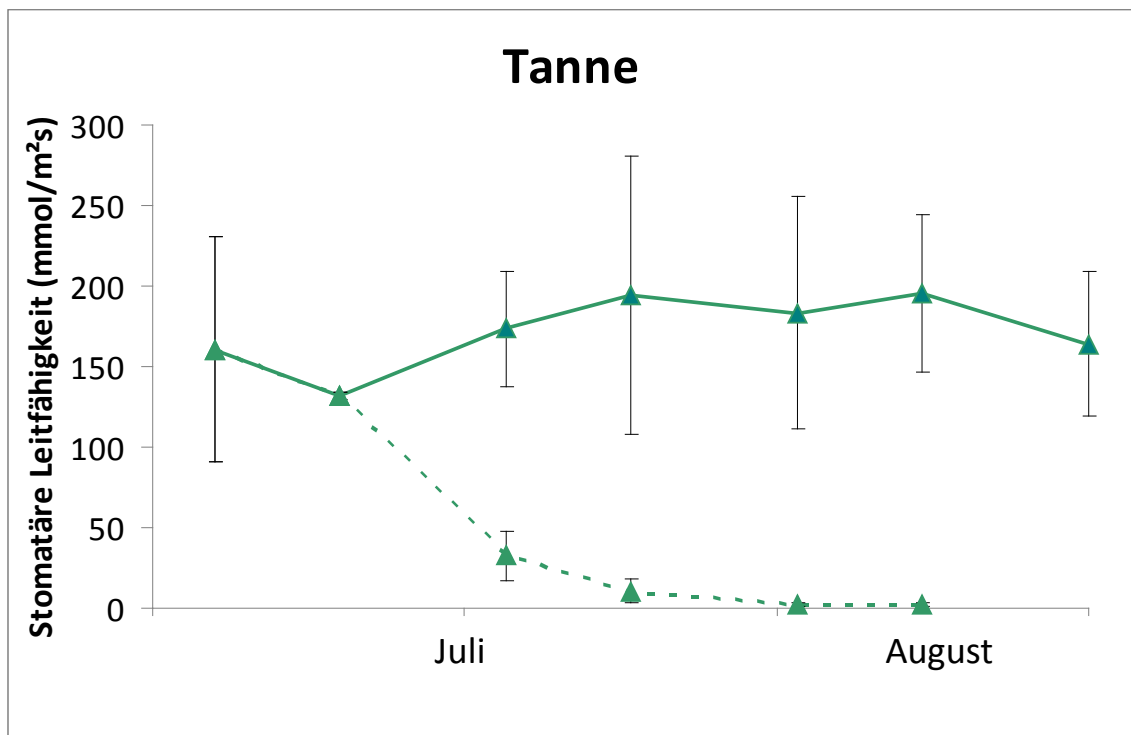
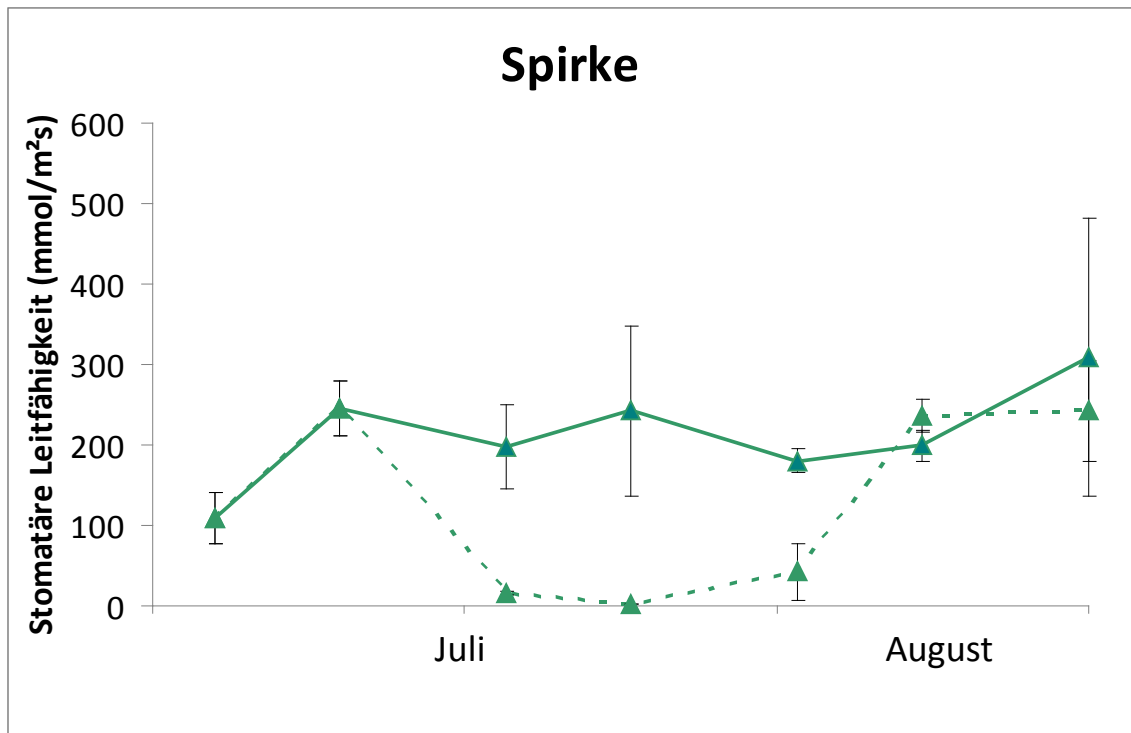


Abb. C-6: Stomatäre Leitfähigkeit während des Austrocknungs-Experiments bei Spirke (oben) und Tanne (unten). Die Messungen zu Mittag an Kontrollpflanzen (durchgezogene Linie) und Trockenheitsgestressten Pflanzen (strichliert) durchgeführt. Die Trockenperiode dauerte vom 3.7.-30.7.2012 (Spirke) und vom 3.7.-6.8.2012 (Tanne). Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Der Zusammenhang zwischen den aufgetretenen Wasserpotentialen und dem Stomataverhalten ist bei einem Auftrag der stomatären Leitfähigkeit gegen die Wasserpotentiale zu Mittag ersichtlich (Abb. C-7 und C-8). Die Nadelbäume zeigen dabei im Wesentlichen einen Spaltenschluss bei weniger negativen Wasserpotentialen als Laubbäume. Der Stomataschluss startet bei den meisten Koniferenarten vor Erreichen von -10 bar, bei -20 bar betrug die Blattleitfähigkeit zumeist bereits weniger als 10% der maximalen stomatären Leitfähigkeit (Abb. C-7). Auffallend in Abbildung C-7 sind jedoch einige Datenpunkte bei -20 bar, die deutlich über der mittleren Kurve liegen. Es handelt sich dabei um Werte, die nach Ende der Trockenheitsperiode, in der Wiederbewässerungsphase, gemessen wurden. Mögliche Ursachen für diese Abweichung sind während der Trockenheit aufgetretene Embolien, welche die hydraulische Leitfähigkeit des Transportsystems verringerten und so zu einem Abfall des Wasserpotentials bei Transpiration führten. Es wäre aber auch denkbar, dass es sich um eine Anpassung der Bäume handelt, die ein längeres Offenhalten der Stomata bei Trockenheit erlaubt.

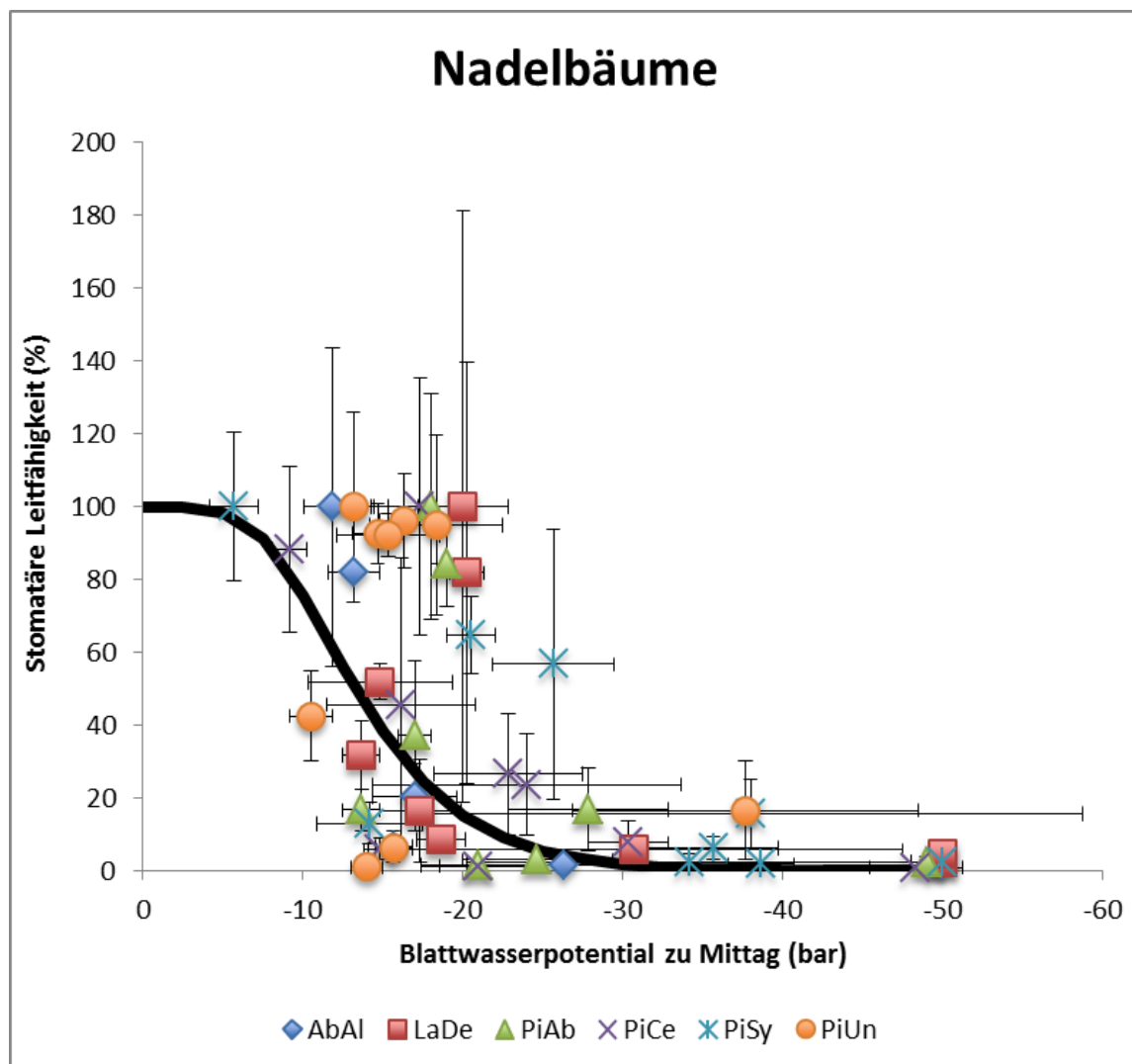


Abb. C-7: Stomatäre Leitfähigkeit versus Trockenstress (Blattwasserpotential zu Mittag) bei Tanne (AbAl), Lärche (LaDe), Fichte (PiAb), Zirbe (PiCe), Föhre (PiSy) und Spirke (PiUn). Es handelt sich um während des Austrocknungsexperimentes gemessene Werte. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

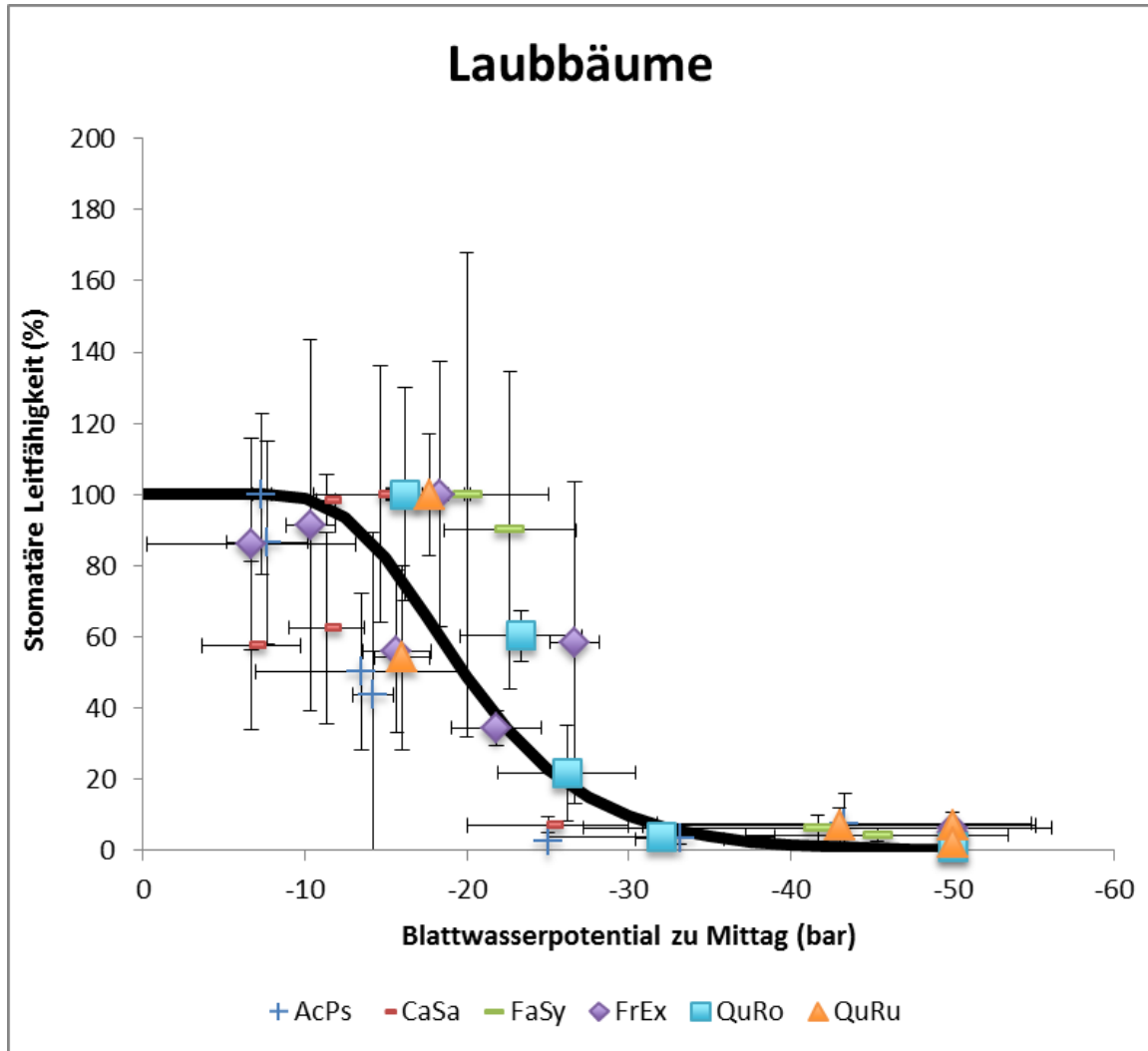


Abb. C-8: Stomatäre Leitfähigkeit versus Trockenstress (Blattwasserpotential zu Mittag) bei Bergahorn (AcPs), Kastanie (CaSa), Buche (FaSy), Esche (FrEx), Stieleiche (QuRo) und Roteiche (QuRu). Es handelt sich um während des Austrocknungsexperimentes gemessene Werte. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Der Spaltenschluss bei Laubbäumen erfolgte bei Wasserpotentialen tiefer als -10 bar, vollständiger Spaltenschluss wurde erst bei -30 bar erreicht. Ein Unterschied zwischen den Werten während der Austrocknung und während der Wiederbewässerung ist kaum zu erkennen (Abb. C-8). Möglicherweise spielt die Möglichkeit einer raschen Reparatur embolierter Leitelemente bei Laubbäumen eine wichtige Rolle.

Als artspezifischen Kennwert für den Wasserpotentialbereich bei Stomataschluss kann das Wasserpotential bei Erreichen von 50% der maximalen stomatären Leitfähigkeit herangezogen werden. Abbildung C-9 zeigt den generell rascheren Spaltenschluss bei Koniferen, aber auch die artspezifischen Unterschiede, insbesondere bei Laubbäumen. Auffallend ist der späte Spaltenschluss bei Buche, die eigentlich als sehr "vorsichtige" Baumart gilt. Möglicherweise ist die Anzahl der Messpunkte für eine exakte Analyse des Stomataverhaltens bei Austrocknung unzureichend. Die Daten müssen deshalb erst durch weitere Messungen überprüft und mit Literaturdaten abgeglichen werden.

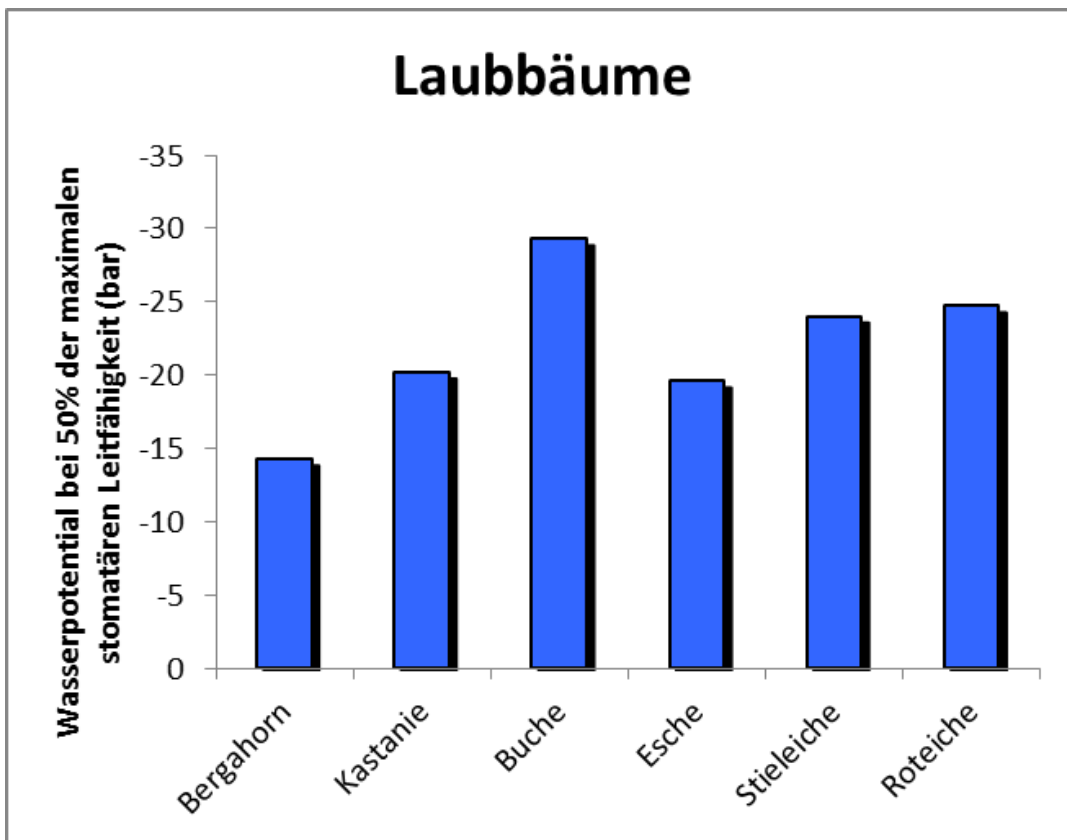
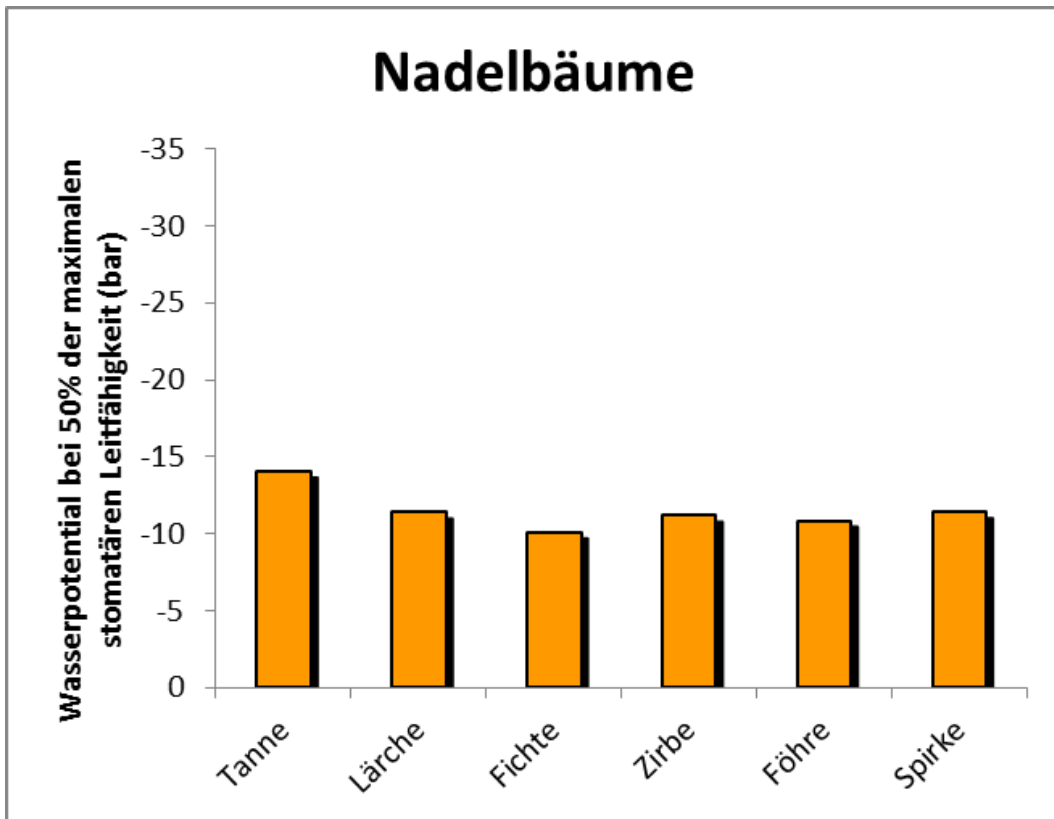


Abb. C-9: Blattwasserpotential bei Erreichen von 50% der maximalen stomatären Leitfähigkeit bei Nadelbäumen (oben) und Laubbäumen (unten).

C-1.4.2 Embolien

Die Messung des Leitfähigkeitsverlustes wurde jeweils an der Hauptachse (Stamm) der Pflanzen durchgeführt, da dessen Dimensionen für die Eindichtung in das verwendete Messgerät am besten geeignet waren. Außerdem konnten so ausreichend lange Proben bei hohen Leitfähigkeiten (ringporige Gehölze) gewonnen werden. Die Leitfähigkeitswerte im Stamm sind ein Maß für die Schäden im Transportsystem der Pflanze, Es ist jedoch anzumerken, dass in anderen Pflanzenteilen (Blatt, Wurzel) unter Umständen noch größere Leitfähigkeitsverluste aufgetreten sein könnten.

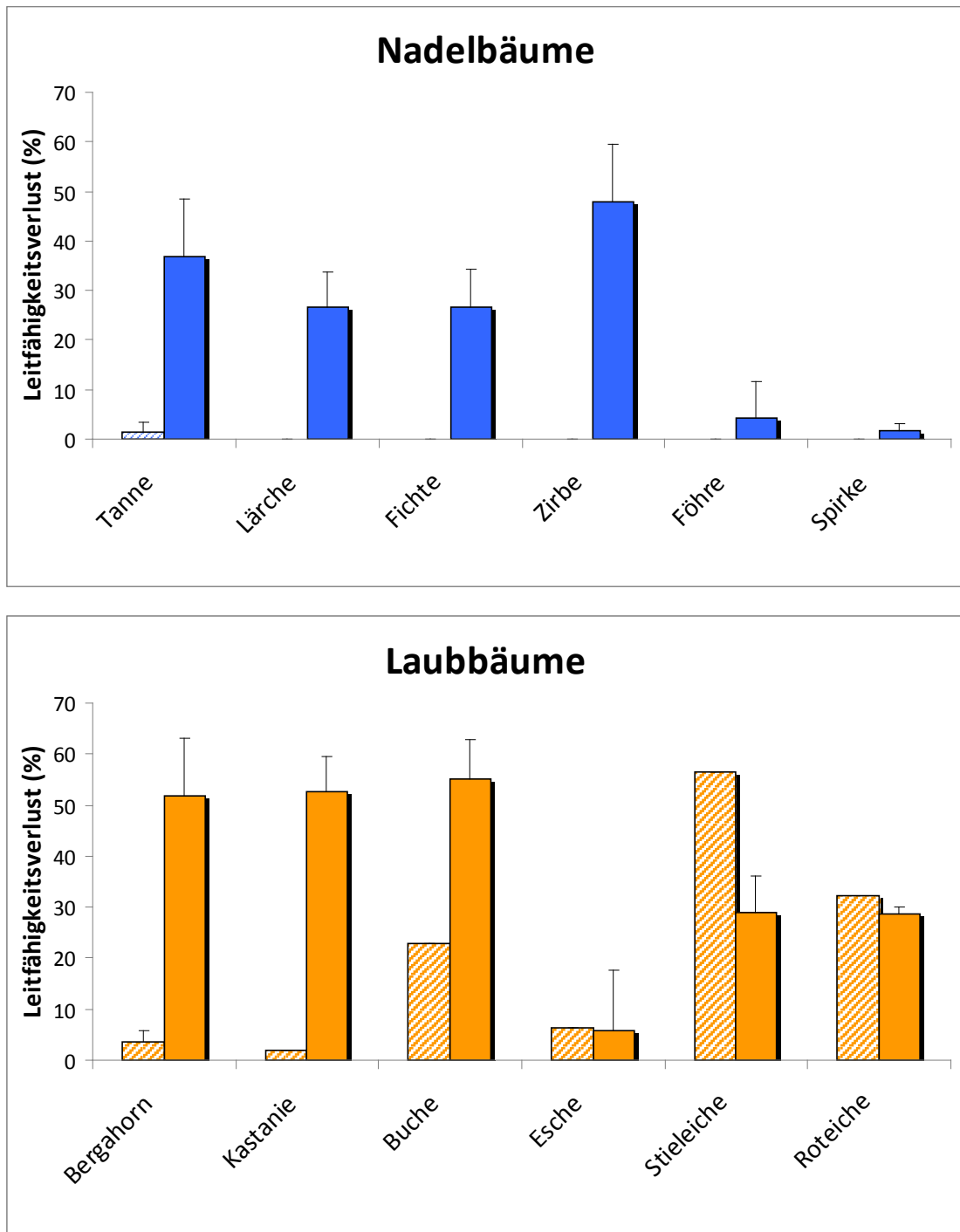


Abb. C-10: Leitfähigkeitsverlust aufgrund von Embolien vor- (schraffiert) und am Ende der Austrocknungsphase (voll) bei Nadelbäumen (oben) und Laubbäumen (unten). Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Die Analyse der hydraulischen Leitfähigkeit der Hauptachse der Versuchspflanzen zeigte bei den Koniferen vor Beginn der Austrocknungsperiode keinerlei Einschränkungen des Wasserleitsystems. Der Leitfähigkeitsverlust (Abb. C-10, Kontrollgruppe) lag bei allen Arten unter 5%. Bei den Laubbholzarten wurden bei Ahorn, Kastanie und Esche ebenfalls nur geringe Leitfähigkeitsverluste festgestellt, hingegen wiesen Buche und Roteiche etwa 30% und die Stieleiche sogar über 50% Leitfähigkeitsverlust auf. Ursache für diese Leitfähigkeitsverluste dürften Embolien sein, die im Fall der ringporigen Eichen auf einen Ausfall der größten - vermutlich nur im Frühjahr wichtigen - weitlumigen Leitetelemente zurückzuführen sein dürften. Warum bei (ebenfalls ringporigen) Kastanie und Esche dieser Effekt nicht auftritt, ist unklar. Bei der Buche könnte ein geringfügiger Trockenstress während der Vorlaufphase des Versuchs zu Embolien geführt haben.

Im Zuge der Austrocknung traten bei vielen Arten massive Leitfähigkeitsverluste auf (Abb. C-10). Bei den Nadelhölzern betrug der Leitfähigkeitsverlust im Schnitt etwa 35%, lediglich Föhre und Spirke zeigten nur geringfügige Beeinträchtigungen. Bei drei Laubbholzarten traten größere Leitfähigkeitsverluste auf - bei Bergahorn, Kastanie und Buche betragen diese durchschnittlich etwa 50%. Bei Esche, Stieleiche und Roteiche konnte kein Unterschied zu den Leitfähigkeitsverlusten vor Beginn der Trockenphase festgestellt werden. Möglicherweise konnten diese Arten durch Blattwurf (siehe unten) die Wasserpotentiale in den zentralen Achsen so moderat halten, dass ein Auftreten von Embolien weitgehend vermieden wurde.

Die Verwundbarkeitsanalysen ermöglichten die Definition artspezifischer Schwellenwerte für das Auftreten von Embolien. Aufgrund der hohen, natürlichen Emboliegrade (Abb. C-10) waren die Messungen an einigen Arten problematisch, es kann jedoch auf Vergleichsdaten aus der Literatur zurückgegriffen werden (z.B. Cochard et al., 1992; 1999).

C-1.4.3 Blattwurf, Trockenstress-Schäden, Biomasse

Während des gesamten Experiments wurden die Pflanzen periodisch fotografiert, um durch die Austrocknung verursachte Schäden zu dokumentieren. Einige Labholzarten reagierten mit raschem Blattabwurf, der weitere Transpirationsverluste verminderte. Nach Start der Wiederbewässerung bildeten diese Arten neue Blätter, vereinzelt wurde jedoch ein Absterben von Pflanzen verzeichnet. Abbildungen C-11 und C-12 zeigten die verschiedenen Pflanzenarten am Höhepunkt der Austrocknung.

Zum Zeitpunkt der Erstellung dieses Berichtes waren die Biomassebestimmungen noch nicht abgeschlossen. Es zeichnet sich jedoch ab, dass bei den Trockenheitsgestressten Pflanzen erhebliche Einbußen im Biomassezuwachs zu verzeichnen waren.

Tanne – *Abies alba*



Lärche - *Larix decidua*



Fichte - *Picea abies*



Zirbe - *Pinus cembra*



Föhre - *Pinus sylvestris*



Spirke - *Pinus uncinata*



Abb. C-11: Auswirkungen des Trockenstresses auf die untersuchten Koniferenarten. Links Trockenheits-gestresste Pflanze, rechts Kontrolle.

Ahorn – *Acer pseudoplatanus*



Kastanie - *Castanea sativa*



Buche - *Fagus sylvatica*



Esche - *Fraxinus excelsior*



Stieleiche - *Quercus robur*



Roteiche - *Quercus rubra*



Abb. C-12: Auswirkungen des Trockenstresses auf die untersuchten Laubholzarten. Links Trockenheits-gestresste Pflanze, rechts Kontrolle.

Diskussion und Schlussfolgerungen

Aus der Meta-Analyse geht hervor, dass zwar - wie angenommen - eine große Zahl von Untersuchungen zu diesem Thema durchgeführt und publiziert wurde (>1800 Treffer in der Literatursuche), aber die Daten häufig in einer Form präsentiert wurden, die nur in weniger als 20% eine Aufnahme in die Datenbank erlaubte. Aus Zeitgründen wurde davon abgesehen, an die „corresponding authors“ dieser Studien direkt heranzutreten. Es ist zudem anzunehmen, dass es in vielen Fällen, besonders bei älteren Studien, schwierig wäre, auf diese Daten zuzugreifen, weil beispielsweise die damit befassten StudentInnen das Labor bereits lange verlassen haben. Hier gibt es sicherlich auf forschungspolitischer Ebene Bedarf, für eine nachhaltige Verfügbarkeit von Daten, deren Erhebung in der Regel aus öffentlichen Mitteln finanziert wurde, zu sorgen. Andererseits bedarf es vielleicht auch der Definition von charakteristischen Maßen, wie es die maximale Photosynthesekapazität im Bereich des CO₂-Gaswechsels darstellt, für den Themenbereich Wasserhaushalt von Pflanzen, deren Nennung in Publikationen ein Muss sein sollte. Aus den Erfahrungen des Austrocknungsexperiments erscheint uns das Wasserpotential, bei dem 50% der maximalen stomatären Leitfähigkeit erreicht wird, als eine besonders wichtige Maßzahl (Abb. C-9).

Als Konsequenz der relativen geringen Anzahl von auswertbaren Studien, waren kaum aussagekräftige und (statistisch) signifikante Erkenntnisse aus der Meta-Analyse zu gewinnen. Dafür verantwortlich war in erster Linie der Umstand, dass nur für eine geringe Anzahl von Baumarten ausreichende Stichprobengrößen (>30) vorhanden waren. Hinzu kam, dass nur wenige Studien die gleichen Parameter und vor allem Parameterkombinationen untersucht haben. Die Kombination dieser beiden Umstände führte dazu, dass Faktoren wie Untersuchungsbedingungen, Alter der Bäume, Untersuchungsmethoden, etc. offensichtlich die gesuchten Effekte der Artidentität überlagerten. Während dies (wie Eingangs erwähnt) ein ernüchterndes Ergebnis dieser Arbeit darstellt, belegt es die Notwendigkeit der gewählten Strategie, die Meta-Analyse mit einem Austrocknungsexperiment, in dem unter den gleichen äußeren Bedingungen mit konsistenter Methodik gearbeitet wurde, zu koppeln..

Das Austrocknungsexperiment zeigt, dass die einzelnen Baumarten in ihrem Transpirationsverhalten sehr unterschiedlich reagieren. Es gibt sehr „vorsichtige“ Arten, die bereits bei einem geringen Abfall der Wasserpotentiale die Spalten schließen. Alle untersuchten Koniferen sind dieser hydrostabilen Strategie (Larcher, 2001) zuzuordnen. Einige Laubholzarten, wie Bergahorn oder Esche, reagieren ebenfalls mit raschem Spaltenschluss auf zunehmendem Trockenstress, andere Laubholzarten sind hingegen als hydrostabil zu bezeichnen: sie riskieren tiefe Wasserpotentiale durch langes Offenhalten der Spalten, können jedoch noch über längere Zeit Photosynthese betreiben. Die Regulation der Spaltöffnungen stellt damit einen zentralen Aspekt des pflanzlichen Wasserhaushaltes mit weit reichenden Konsequenzen für die Pflanze und Ökosysteme dar (Berry et al., 2010).

Warum jedoch sind alle Arten gezwungen, bei Erreichen bestimmter Wasserpotentiale die Transpiration einzuschränken? Bei allen untersuchten Arten etwa war die stomatäre Leitfähigkeit unter -30 bar bereits vernachlässigbar gering. Ein Absinken des Wassergehaltes hat Auswirkungen auf zelluläre Strukturen und Funktionen, von größerer Bedeutung sind jedoch Schäden im Bereich des Transportsystems (Tyree and Zimmermann, 2002). Diese Embolien blockieren die Wasserversorgung der Pflanze und intensivieren so den Trockenstress, auch wenn sich die Wasserverfügbarkeit im Boden wieder verbessert (Tyree et al., 1994). Manche Pflanzen scheinen in der Lage zu sein, derartige Embolien zu reparieren. Dieser noch wenig untersuchte und kaum verstandene Prozess dürfte jedoch sehr energieaufwändig sein. Manche Arten, insbesondere Koniferen, dürften keine effizienten Reparaturmöglichkeiten besitzen – für diese Arten ist

die Vermeidung von Embolien besonders wichtig (Nardini and Salleo, 2000; Sperry, 2004).

Mit den durchgeführten Messungen konnte eine zentrale Komponente des pflanzlichen Wasserhaushaltes – das Transpirationsverhalten - analysiert werden. Für eine Übertragung der Ergebnisse auf die Situation am natürlichen Standort ist jedoch zu beachten, dass weitere wichtige Aspekte noch nicht berücksichtigt wurden: Die Ausdehnung und Effizienz des Wurzelsystems beeinflusst maßgeblich die Wasserversorgung einer Pflanze und damit Dauer und Intensität des Trockenstresses während niederschlagsarmer Perioden (siehe z.B. Bréda et al., 2006). In diesem Zusammenhang von großer Bedeutung ist auch das Verhältnis der transpirierenden Blattfläche zur Größe des Wurzelsystems. Wie auch im Experiment beobachtet, kann die transpirierende Fläche durch Blattwurf verringert werden, wodurch der Stress für zentrale Pflanzenteile (Achsen) reduziert wird. Die Ergebnisse des Experiments können vermutlich auch nicht unmittelbar auf ausgewachsene Bäume übertragen werden, da sich diese in ihrer Hydraulik von Jungbäumen generell unterscheiden und die eingetopften Pflanzen in ihrem Wurzelraum mit Sicherheit limitiert waren. Nicht zuletzt sind die intraspezifische Variabilität hydraulischer Eigenschaften und mögliche Anpassungsstrategien von Bäumen noch unzureichend erforscht (z.B. Beikircher and Mayr, 2009). Dennoch stellen die erhobenen Daten eine wichtige Grundlage für weiterführende Untersuchungen dar, in denen insbesondere auch Langzeiteffekte und Auswirkungen von Trockenstress an natürlichen Standorten mit Mischbeständen berücksichtigt werden sollten.

Zusammenfassend ergibt sich sowohl aus der Metaanalyse als auch aus dem Austrocknungsexperiment, dass artspezifische Unterschiede in der Reaktion von Baumarten auf Trockenheit bestehen. Die untersuchten Nadelbäume legten dabei eine hydrostabile Strategie an den Tag und reduzierten die stomatäre Leitfähigkeit rascher als die untersuchten (hydraolabileren) Laubbäume, um damit negativere Wasserpotentiale und mögliche Embolien zu vermeiden. Bei milden Trockenheiten erlaubt die riskantere Strategie von Laubbäumen länger CO_2 zu fixieren, sie birgt aber bei länger andauernden Trockenperioden das Risiko von energieintensiv zu reparierenden Trockenschäden. Für die forstliche Anwendung dieser Erkenntnisse am natürlichen Standort müssen jedoch auch interspezifische Unterschiede in der Ausdehnung und Effizienz des Wurzelsystems, Unterschiedliche Anpassungspotentiale und altersabhängige Variabilität der Reaktionen auf Trockenstress berücksichtigt werden. Die im Rahmen dieses Projektes durchgeführten Analysen und die notwendigen, weiteren Studien werden zu verbesserten forstlichen Managementstrategien (Arten- und Sortenauswahl für Aufforstungen, Bewirtschaftungstechniken etc.) unter sich ändernden klimatischen Bedingungen führen.

Literaturverzeichnis

- Beikircher, B., Ameglio, T., Cochard, H., Mayr, S., 2010. Limitation of the Cavitron technique by conifer pit aspiration. *Journal of Experimental Botany*, 61(12): 3385-3393.
- Beikircher, B., Mayr, S., 2009. Intraspecific differences in drought tolerance and acclimation in hydraulics of *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana*. *Tree Physiology*, 29(6): 765-775.
- Berry, J.A., Beerling, D.J., Franks, P.J., 2010. Stomata: key players in the earth system, past and present. *Current Opinion in Plant Biology*, 13(3): 232-239.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6): 625-644.
- Brilli, F. et al., 2011. Leaf and ecosystem response to soil water availability in mountain grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(12): 1731-1740.
- Brunetti, M. et al., 2006. Precipitation variability and changes in the greater Alpine region over the 1800-2003 period. *Journal of Geophysical Research*, 111(D11): D11107.
- Ciais, P. et al., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(7058): 529-533.
- Cochard, H., 2002. A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell & Environment*, 25(6): 815-819.
- Cochard, H., Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur* L). *Annals of Forest Science*, 49(3): 225-233.
- Cochard, H., Lemoine, D., Dreyer, E., 1999. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant, Cell & Environment*, 22(1): 101-108.
- Gartner, K., Nadezhdina, N., Englisch, M., Čermak, J., Leitgeb, E., 2009. Sap flow of birch and Norway spruce during the European heat and drought in summer 2003. *Forest Ecology and Management*, 258(5): 590-599.
- Granier, A. et al., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(1-2): 123-145.
- Larcher, W., 2001. Ökophysiologie der Pflanzen. Ulmer-Verlag Stuttgart.
- Nardini, A., Salleo, S., 2000. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees - Structure and Function*, 15(1): 14-24.
- Pammenter, N.W., Van der Willigen, C., 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 18(8-9): 589-593.
- Rotach, M.W. et al., 1997. Nested regional simulation of climate change over the Alps for the scenario of a doubled greenhouse forcing. *Theoretical and Applied Climatology*, 57(3): 209-227.
- Smiatek, G., Kunstmann, H., Knoche, R., Marx, A., 2009. Precipitation and temperature statistics in high-resolution regional climate models: Evaluation for the European Alps. *Journal of Geophysical Research*, 114(D19): D19107.
- Sperry, J.S., 2004. Coordinating stomatal and xylem functioning – an evolutionary perspective. *New Phytologist*, 162(3): 568-570.
- Sperry, J.S., Donnelly, J.R., Tyree, M.T., 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 11(1): 35-40.
- Teuling, A.J. et al., 2010. Contrasting response of European forest and grassland energy exchange to heatwaves. *Nature Geoscience*, 3(10): 722-727.

- Tyree, M.T., Davis, S.D., Cochard, H., 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *International Association of Wood Anatomists Journal*, 15: 25.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer, Berlin.
- Viviroli, D., Dürr, H.H., Messerli, B., Meybeck, M., Weingartner, R., 2007. Mountains of the world, water towers for humanity: Typology, mapping, and global significance. *Water Resources Research*, 43(7): W07447.
- Wieser, G., Hammerle, A., Wohlfahrt, G., 2008. The Water Balance of Grassland Ecosystems in the Austrian Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40(2): 439-445.

Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Abbildungen

Abb. C-1: Aus der Datenbank extrahierte, maximale stomatäre Blattleitfähigkeiten. Wo möglich wurden pro Art Mittelwert und Standardabweichung berechnet - die Zahlen in Klammern nach dem Artnamen geben die entsprechende Stichprobengröße an.	14
Abb. C-2: Ergebnisse der Clusteranalyse mit maximaler stomatärer Blattleitfähigkeit und Mittagswasserpotential als untersuchte Variablen. Die Zuordnung der Arten zu den fünf Clustern ist farblich hervorgehoben.....	15
Abb. C-3: Beziehung zwischen maximaler stomatärer Blattleitfähigkeit und Mittagsblattwasserpotential. Die Zuordnung der Arten zu den fünf Clustern ist farblich hervorgehoben.....	16
Abb. C-4: Stomatäre Blattleitfähigkeit als Funktion des Blattwasserpotentials (Trockenstress steigt an je negativer Blattwasserpotential). Wo möglich wurden pro Art Mittelwert und Standardabweichung berechnet - die Zahlen in Klammern nach dem Artnamen geben die entsprechende Stichprobengröße an.	17
Abb. C-6: Stomatäre Leitfähigkeit während des Austrocknungs-Experiments bei Spirke (oben) und Tanne (unten). Die Messungen zu Mittag an Kontrollpflanzen (durchgezogene Linie) und Trockenheitsgestressten Pflanzen (strichliert) durchgeführt. Die Trockenperiode dauerte vom 3.7.-30.7.2012 (Spirke) und vom 3.7.-6.8.2012 (Tanne). Mittelwerte \pm Standardabweichung.	19
Abb. C-7: Stomatäre Leitfähigkeit versus Trockenstress (Blattwasserpotential zu Mittag) bei Tanne (AbAl), Lärche (LaDc), Fichte (PiAb), Zirbe (PiCe), Föhre (PiSy) und Spirke (PiUn). Es handelt sich um während des Austrocknungsexperimentes gemessene Werte. Mittelwerte \pm Standardabweichung.	20
Abb. C-8: Stomatäre Leitfähigkeit versus Trockenstress (Blattwasserpotential zu Mittag) bei Bergahorn (AcPs), Kastanie (CaSa), Buche (FaSy), Esche (FrEx), Stieleiche (QuRo) und Roteiche (QuRu). Es handelt sich um während des Austrocknungsexperimentes gemessene Werte. Mittelwerte \pm Standardabweichung.	21
Abb. C-9: Blattwasserpotential bei Erreichen von 50% der maximalen stomatären Leitfähigkeit bei Nadelbäumen (oben) und Laubbäumen (unten).	22
Abb. C-10: Leitfähigkeitsverlust aufgrund von Embolien vor- (schraffiert) und am Ende der Austrocknungsphase (voll) bei Nadelbäumen (oben) und Laubbäumen (unten). Mittelwerte \pm Standardabweichung.....	23
Abb. C-11: Auswirkungen des Trockenstresses auf die untersuchten Koniferenarten. Links Trockenheits-gestresste Pflanze, rechts Kontrolle.	25
Abb. C-12: Auswirkungen des Trockenstresses auf die untersuchten Laubholzarten. Links Trockenheits-gestresste Pflanze, rechts Kontrolle.	26

Tabellen

Tab. C- 1: Lateinische Namen der Baumarten, nach denen in der
Literaturrecherche gesucht wurde.8

Tab. C- 2: Variablen, die in die Datenbank aufgenommen wurden.....9

Tab. C- 3: Meta-Daten, die in die Datenbank aufgenommen wurden. 10